HAL
open science

Stratégies d'utilisation des sols agricoles pour concilier production et oiseaux spécialistes des milieux agricoles

Camille Dross

To cite this version:

Camille Dross. Stratégies d'utilisation des sols agricoles pour concilier production et oiseaux spécialistes des milieux agricoles. Ecologie, Environnement. Université Paris Saclay (COmUE), 2016. Français. NNT : 2016SACLA028 . tel-01467938v2

HAL Id: tel-01467938

https://theses.hal.science/tel-01467938v2

Submitted on 26 Apr 2018

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

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

NNT : 2016SACLA028

Thèse de doctorat
de
L'Université Paris-Saclay
préparée à
AgroParisTech
(Institut des sciences et industries du vivant
et de l'environnement)

Ecole Doctorale n° 581
ABIES : Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé
Spécialité de doctorat : Ecologie

Mme Camille Dross

Stratégies d'utilisation des sols agricoles pour concilier production et oiseaux spécialistes des milieux agricoles

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 15 décembre 2016:

Composition du Jury :

Mme Lecomte Jane	Professeur des universités Paris-Sud	Présidente
M. Benoît Marc	Directeur de recherche INRA	Rapporteur
M. Barbaro Luc	Chargé de recherche INRA	Rapporteur
M. Chiron François	Maître de conférence AgroParisTech	Examinateur
Mme Tichit Muriel	Directrice de recherche INRA	Directrice de thèse
M. Jiguet Frédéric	Professeur MNHN	Co-directeur de thèse

Je remercie d'abord Muriel, ma directrice de thèse, pour sa présence, sa disponibilité, et pour son regard exigeant mais toujours bienveillant. Merci Muriel pour tout le temps que tu as passé à m'écouter, à annoter mes écrits, et à m'aider à avancer. Merci aussi de m'avoir laissé le temps et la liberté de construire ma propre réflexion tout en m'aidant à la cadrer et en me forçant à développer mes pensées par écrit. Je voudrais ensuite remercier Frédéric, mon directeur de thèse, pour m'avoir fait partager la passion qu'il éprouve pour les oiseaux, et aussi pour m'avoir accompagnée dans ma fin de thèse.

Je remercie les membres de mon jury de thèse pour les discussions stimulantes au cours de ma soutenance, et pour leur bonne humeur et leur amabilité au cours du pot qui a suivi.

Je suis très reconnaissante aux membres de mon comité de thèse, Nicolas Loeuille, Olivier Thérond et Sandra Lavorel pour leur écoute et leurs conseils lors de chaque comité de thèse, importants points d'étape qui ont jalonné mon parcours. Je remercie aussi chaleureusement Francesco Accatino qui m'a beaucoup aidée dans la dernière partie de ma thèse. Je suis aussi reconnaissante à François Léger, qui a passé du temps à me faire bénéficier de son expertise.

Je remercie mes deux équipes de recherche, l'équipe CONCEPT et le CESCO, pour leur regard bienveillant sur mes travaux, leurs questions, leurs commentaires et leurs conseils. En particulier, je remercie Rodolphe Sabatier, et Federico Morelli pour les discussions que nous avons eues, ainsi que Marianne Le Bail pour ses questions toujours pertinentes en réunion d'équipe. Plus largement, je remercie toutes les équipes de recherche que j'ai eu l'occasion de côtoyer, et qui m'ont par leur travaux inspirée, ouvert l'esprit ou qui m'ont rappelé que derrière mes statistiques il y avait de vrais oiseaux et des personnes réelles, avec leurs propres raisons d'agir. En particulier, je remercie les bagueurs du CRPBO pour les merveilleuses journées de bagage à Fontainebleau, le « livestock group » pour m'avoir donné une autre vision de l'élevage, et l'ODR de Toulouse.

Je remercie aussi mon école doctorale qui m'a soutenue à chaque fois que j'en ai eu besoin, en particulier Alexandre Pery.

Je remercie aussi Morgane, Christine et Florence, sans qui rien ne tournerait rond à SADAPT ou à SIAFEE. Merci à toutes les trois pour tout, cela a vraiment été un plaisir de vous côtoyer. Je suis aussi reconnaissante à Corinne Fiers pour l'aide logistique à la préparation de la soutenance.

Je remercie aussi tous les observateurs qui participent chaque année au programme STOC. Sans eux cette thèse n'aurait pas été possible.

Je remercie mes camarades thésards (ou assimilés), que je ne peux pas tous citer : Alice, Anne-Sophie, Baptiste, Barbara, Duzan, Jiao, Joao-Pedro, Kevin, Madeleine, Mélanie, Mélanie, Muazzam, Océane, Pauline, Sara, Yoan, et les autres. Compagnons de bureau, de picnics ou de piscine, vous avez ensoleillé mes journées au labo (ou au muséum). Vous me manquez déjà.

Enfin je remercie ma famille et mes amis, qui m'ont encouragée, soutenue, et m'ont aidée à me changer les idées de temps en temps. Merci en particulier à ma mère, pour sa relecture attentionnée de mon manuscrit, et à Bastien, mon lien avec la vie en dehors de la thèse.

Table des matières

I. INTRODUCTION 13

1.1 CONCILIER ACTIVITES HUMAINES ET BIODIVERSITE 13

1.1.1 DES CHANGEMENTS DE BIODIVERSITE CAUSES PAR LES ACTIVITES HUMAINES 13

1.1.2 CONSEQUENCES DE LA PERTE DE BIODIVERSITE SUR LES ECOSYSTEMES OU LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES 15

1.1.3 UNE STRATEGIE DE PROTECTION DE LA NATURE : LA SANCTUARISATION D'ESPACES PROTEGES (OU MISE EN RESERVE) 18

1.2 CONCILIER AGRICULTURE ET BIODIVERSITE 20

1.2.1 PERSPECTIVES HISTORIQUES SUR LE DEBAT LAND SHARING/LAND SPARING 20

1.2.2 DES BONNES PRATIQUES POUR COMPARER LAND SPARING ET LAND SHARING 21

1.2.3 DES LIMITES A DEPASSER POUR ALLER PLUS LOIN 24

1.3 TIRER LES LEÇONS DU DEBAT POUR CONCILIER AGRICULTURE ET OISEAUX EN EUROPE 27

1.3.1 IMPACTS DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE SUR LES OISEAUX 27

1.3.2 LS2 EN EUROPE: DEFINIR LE LAND SPARING DANS UN CONTEXTE EUROPEEN? 32

1.3.3 AVANCEES RECENTES POUR REPENSER LES COMPROMIS PRODUCTION/BIODIVERSITE 33

1.3.4 LACUNES DE RECHERCHE POUR REVELER DES SOLUTIONS POUR OPTIMISER PRODUCTION ET BIODIVERSITE 36

1.4 QUESTIONS DE RECHERCHE 39

REFERENCES UTILISEES DANS L'INTRODUCTION 41

II. METHODOLOGIE GENERALE 47

2.1 ZONE D'ETUDE 47

2.2 APPROCHE CORRELATIVE 53

2.3 INDICATEURS DE BIODIVERSITE 54

2.3.1 LES OISEAUX COMMUNS COMME INDICATEUR DE BIODIVERSITE 54

2.3.2 SOURCE DES DONNEES : LE PROGRAMME STOC 54

2.3.3 CHOIX DE METRIQUES ET D'ECHELLES 55

2.4 INDICATEURS DE PRODUCTION A L'ECHELLE PRA 58

2.4.1 CARACTERISTIQUES DES SOURCES DE DONNEES 58

2.4.2 ESTIMATION DES SURFACES EN CULTURE ET DES EFFECTIFS ANIMAUX AU NIVEAU PRA 61

2.4.3 ESTIMATION DE LA PRODUCTION AU NIVEAU PRA, EN MASSES OU VOLUMES DE PRODUCTION « A LA PORTE DE LA FERME », EN ENERGIE ET EN VALEUR MONETAIRE 62

2.5 APPROCHE DE MODELISATION 64

2.5.1 VUE D'ENSEMBLE 64

2.5.2 VARIABLES DE DECISION 64

2.5.3 CONTRAINTES ET SCENARIOS 65

REFERENCES UTILISEES DANS LA PARTIE METHODOLOGIE GENERALE 67

III. DES COURBES PRODUCTION/BIODIVERSITE CONCAVES POUR DIFFERENTES METRIQUES DE BIODIVERSITE TAXONOMIQUE, PHYLOGENETIQUE ET FONCTIONNELLE 70

3.1 AVANT-PROPOS ET RESUME 70

3.2 ARTICLE CONCAVE TRADE-OFF CURVES BETWEEN CROP PRODUCTION AND TAXONOMIC, FUNCTIONAL AND PHYLOGENETIC DIVERSITY OF BIRDS 71

IV. DES COMMUNAUTES D'OISEAUX DOMINEES PAR DES GENERALISTES DANS LES REGIONS LAITIERES INTENSIVES ET PAR DES SPECIALISTES DANS LES REGIONS DE GRANDES CULTURES INTENSIVES 89

4.1 AVANT-PROPOS ET RESUME 89

4.2 ARTICLE CONTRASTING BIOTIC HOMOGENIZATION ALONG PRODUCTION GRADIENTS OF CROPS AND LIVESTOCK FOR BIRDS IN FRENCH FARMLANDS 91

V. STRATEGIES D'UTILISATION DES SOLS AGRICOLES POUR MAXIMISER LES ABONDANCES D'OISEAUX AGRICOLES SOUS CONTRAINTE DE PRODUCTION 123

5.1 AVANT-PROPOS ET RESUME 123

5.2 ARTICLE OPTIMIZING AGRICULTURAL LAND-USE AND INTENSITY TO MAXIMIZE THE FARMLAND BIRD INDEX WHILE MAINTAINING PRODUCTION: OPTIMAL WIN-NO-LOSS SOLUTION IS A MIX OF LAND SPARING AND LAND SHARING 125

VI. DISCUSSION GENERALE 167

6.1 RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS 167

6.2 LA STRATEGIE OPTIMALE COMBINE DANS LES MEMES REGIONS PRODUCTION VEGETALE ET HABITATS DE QUALITE POUR LES OISEAUX SPECIALISTES DES GRANDES CULTURES ET DES MILIEUX MIXTES 168

6.2.1 IMPACT DE L'INTENSIFICATION EN GRANDES CULTURES SUR LES SPECIALISTES DE GRANDES CULTURES ET DES MILIEUX MIXTES 168

6.2.2 DECLINAISON DE LA MEILLEURE STRATEGIE DANS LES REGIONS SPECIALISEES EN GRANDES CULTURES 169

6.3 LA STRATEGIE OPTIMALE DISTINGUE DES REGIONS D'ELEVAGE EXTENSIF GEREES POUR LA BIODIVERSITE ET DES REGIONS D'ELEVAGE INTENSIF GEREES POUR LA PRODUCTION 171

6.3.1 EXTENSIFICATION DES REGIONS D'ELEVAGE EXTENSIF 171

6.3.2 INTENSIFICATION DES REGIONS D'ELEVAGE INTENSIF 171

6.4 RETOUR SUR LE DEBAT LAND SHARING/LAND SPARING 172

6.4.1 LA SOLUTION OPTIMALE EST UN MELANGE DE LAND SPARING POUR L'ELEVAGE ET DE LAND SHARING POUR LES GRANDES CULTURES 172

6.4.2 PRINCIPALES INNOVATIONS DE CE TRAVAIL DE THESE PAR RAPPORT AUX TRAVAUX PREEXISTANTS 173

6.5 REFLEXIONS SUR LES METRIQUES UTILISEES 176

6.5.1 LA NECESSITE D'ALLER AU-DELA DE LA RICHESSE SPECIFIQUE POUR EVALUER DES MESURES DESTINEES A FAVORISER LA BIODIVERSITE 176

6.5.2 LES RISQUES LIES A L'UTILISATION DE METRIQUES AGREGEES 177

6.6 LIMITES ET UTILISATION DES RESULTATS OBTENUS 178

6.6.1 LIMITES METHODOLOGIQUES 178

6.6.2 PORTEE 179

6.7 PERSPECTIVES: 179

6.7.1 AMELIORATIONS DANS LA CONSTRUCTION DE SCENARIOS 179

6.7.2 ELARGIR A D'AUTRES TAXA 180

6.7.3 ENVISAGER DES COMPROMIS MULTI-ENJEUX AU-DELA DES COMPROMIS PRODUCTION/ BIODIVERSITE 180

VII. CONCLUSION 181

REFERENCES UTILISEES DANS LA DISCUSSION ET LA CONCLUSION 182

VIII. LITTERATURE GENERALE 185

Liste des encadrés

Encadré 1 : Quelques points de vocabulaire 58
Encadré 2 : Le protocole d'estimation verticale 59

Liste des figures

Figure I-1: Exemple d'homogénéisation taxonomique. 14
Figure I-2 Quatre exemples théoriques de relation rendement/densité 22
Figure I-3 Schémas représentant plusieurs stratégies théoriques de conciliation agriculture/biodiversité. 25
Figure I-4 Part de différents types d'utilisation des sols agricoles dans la SAU le long d'un gradient de production de viande et de lait. 31
Figure I-5 Courbe de Lorenz des surfaces agricoles cumulées dans les PRA considérées dans Teillard et al. (2016) 38
Figure II-1 Conséquences de l'industrialisation agricole en France 48
Figure II-2 Evolution des surfaces en prairies et de la taille des principaux cheptels depuis 1989. 48
Figure II-3 Carte des grandes zones d'élevage (Perrot et al. 2013) 51
Figure II-4 Production de céréales et oléo-protéagineux, de lait et de viande (bovins, ovins, caprins) en France 52
Figure II-5 Indices d'abondances de différents groupes d'oiseaux en France 57
Figure III-1 Summary of the biodiversity metrics considered in chapter 3. 77
Figure III-2 Relationships between different bird diversity metrics and crop edible energy. 81
Figure IV-1 Map of France including the 516 FBBS sites and 244 SARs used chapter 4 ... 97
Figure IV-2 Relationships between crop or livestock edible energy and different bird community descriptors 101
Figure IV-3 Relationships between different production metrics associated with the meat/crop gradient and bird community descriptors 103
Figure IV-4 Relationships between milk volume and the bird community descriptors for which milk volume was selected by the model selection process. 105
Figure IV-5 Relationships between value of production and the bird community descriptors for which value of production was selected by the model selection process. 105
Figure V-1 General overview of the model 130
Figure V-2 Trade-off between the Farmland Bird Index, crop production and livestock-based production. 144

Figure V-3 Trade-off between the mean local equivalent number of common farmland bird species (ENCFS) and four bird community descriptors 144
Figure V-4 Map of the three clusters of SARs built by agglomerative hierarchical clustering 146
Figure V-5 Land use change across clusters in the best win-no-loss allocation when compared to the reference state 147
Figure V-6 Change in crop composition intensity in the best allocation as a function of crop composition intensity in the reference state 148
Figure VI-1 Nouveaux éléments apportés dans ce travail de thèse par rapport aux travaux précédents 174

Liste des tableaux

Tableau I-1 Principaux impacts de pratiques agricoles sur les oiseaux et leur habitat 29
Tableau I-2 Cinq critiques des bonnes pratiques en matière de land sparing/land sharing et exemples de solutions 35
Tableau II-1 Nom des grandes régions d'élevage (Perrot et al. 2013). 51
Tableau II-2 Métriques de biodiversités utilisées dans ce travail 57
Tableau II-3 Contraintes sous lesquelles est effectuée l'optimisation dans chaque scénario 66
Table III-1 Approximate significance of smooth terms in the GAMMs explaining variations in the biodiversity metrics by variations in production. 80
Table III-2 Summary of the effect of taxonomic diversity and production on functional diversity 81
Table III-3 Summary of the effect of taxonomic diversity and production on phylogenetic diversity 82
Table IV-1 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for crop edible energy and livestock edible energy in the GAMMs selected by the model selection process investigating the relationship between the bird community descriptors and crop and livestock edible energy.. 100
Table IV-2 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for crop, milk and meat mass or volume in the GAMMs computing the relationship between the bird community descriptors and mass or volume of production 102
Table IV-3 R^2 figures and approximate significance of smooth terms edible energy in the GAMMs computing the relationship between the bird community descriptors and edible energy. 104
Table IV-4 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for value of production in the GAMMs computing the relationship between the bird community descriptors and crop and value of production. 106
Table V-1 Scenario definition through different types of constraints. 134
Table V-2 Estimates of the parameters for the crop production function 140
Table V-3 Estimates of the parameters for the livestock production function 140
Table V-4 Characteristics and performances of the allocations selected by the genetic algorithms 142
Table V-5 Arithmetic mean and standard deviations of the changes in individual species abundances in all scenarios 143
Table V-6 Mean values for 8 bird community metrics and production modelled for the best win-no-loss allocation 146

Liste des publications

Article publié :

Teillard F, Doyen L, **Dross C**, Jiguet F, Tichit M (2016) Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. Reg Environ Change 1–12. doi: 10.1007/s10113-016-0947-x

Articles en préparation :

Dross C, Jiguet F, Tichit M (en révision dans *Ecological Indicators*) Concave trade-off curves between crop production and taxonomic, functional and phylogenetic diversity of birds (chapitre 3)

Dross C, Princé K, Jiguet F, Tichit M (soumis à *Agriculture, Ecosystems & Environment*) Contrasting biotic homogenization along production gradients of crops and livestock for birds in French farmlands (chapitre 4)

Dross C, Accatino F, Léger F, Jiguet F, Tichit M (en préparation) Optimizing agricultural land-use and intensity under production constraints: optimal win-no-loss solution is a mix of land sparing and land sharing (chapitre 5)

Participation à des conférences internationales :

Dross C, Jiguet F, Tichit M (Septembre 2014) Studying relationships between biodiversity and provisioning ecosystem services: the risks of aggregating ecosystem service indicators. Ecosystem Service Partnership Conference, San José, Costa Rica.

Dross C, Jiguet F, Tichit M (Aout 2015) How biodiversity indicators shape the biodiversity/food production relationship. 27th International Congress or Conservation Biology (*ICCB*), le 4th European Congress for Conservation Biology (ECCB), Montpellier, France.

I. Introduction

1.1 Concilier activités humaines et biodiversité

1.1.1 Des changements de biodiversité causés par les activités humaines

La communauté scientifique s'accorde pour déplorer une perte massive et rapide de biodiversité au niveau mondial. Le rythme de disparition des espèces est plus rapide que tout ce qu'a connu la Terre auparavant, à l'exception peut-être de la crise du Crétacé (Barnosky et al. 2011). Pimm (2014) a calculé un taux d'environ 100 extinctions par million d'espèces et par an, soit 1000 fois le taux naturel. Bien qu'il y ait de grandes incertitudes sur les extinctions à venir (Pereira et al. 2010), il est probable qu'une grande part des espèces soit vouée à disparaître et la communauté scientifique parle de « sixième grande crise écologique ».

Au-delà des espèces en danger d'extinction, les abondances de nombreuses espèces même communes connaissent un important déclin (Collen et al. 2009). Plusieurs indicateurs ont été développés pour quantifier les variations d'abondance de groupes multi-spécifiques (Pereira et al. 2012) et la plupart d'entre eux montrent un déclin marqué. Ce déclin ne touche pas également toutes les espèces, certaines espèces (qualifiées d'espèces gagnantes) voient au contraire leur abondance augmenter et/ou colonisent de nouveaux milieux (McKinney and Lockwood 1999; Wilson et al. 1999; Gregory and van Strien 2010). Cela induit des changements importants dans la composition de la plupart des communautés.

On parle d'homogénéisation biotique quand ces changements conduisent à une plus grande similarité entre différents biotopes ou sites (Olden 2006). Il existe trois composantes de l'homogénéisation biotique (Olden et al. 2004) : homogénéisation taxonomique, génétique, et fonctionnelle. La figure I-1 présente un exemple d'homogénéisation taxonomique : à l'origine (à gauche) les deux sites n'ont aucune espèce en commun et ensuite ils deviennent plus similaires et ont 2 espèces sur 4 en commun. La conséquence de cette homogénéisation taxonomique est une diminution de la richesse spécifique totale ou γ, c'est-à-dire du nombre total d'espèces présentes. En revanche la richesse spécifique locale ou α, c'est-à-dire le nombre d'espèces dans un site, ne change pas.

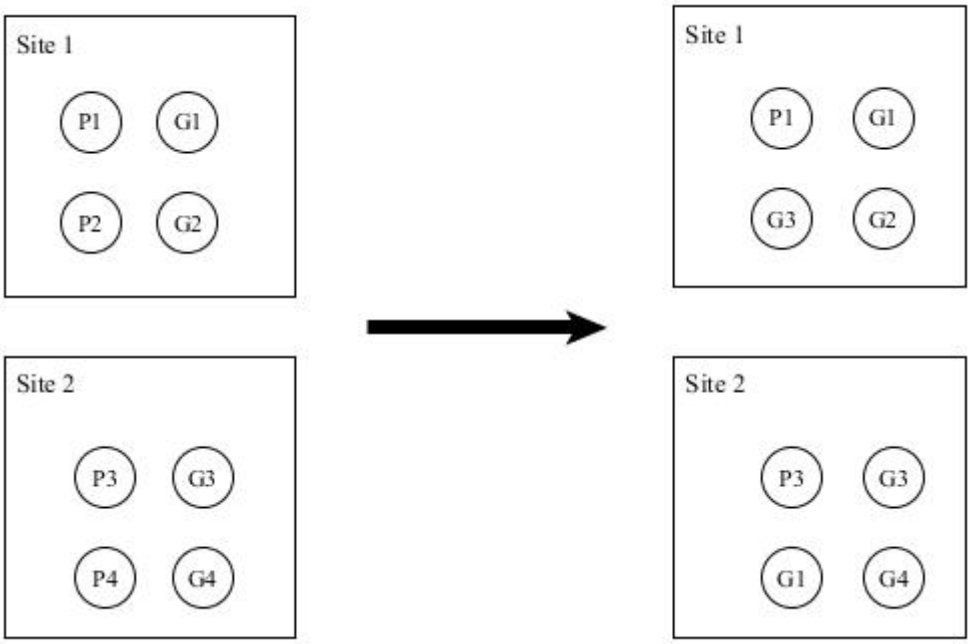


Figure I-1: Exemple d'homogénéisation taxonomique. Deux sites (rectangles) sont considérés. Chaque espèce présente dans le site est représentée par un cercle. A l'origine (à gauche), quatre espèces sont présentes dans chaque site (richesse spécifique locale $\alpha = 4$), sans aucune espèce en commun (richesse spécifique globale $\gamma = 8$). Les espèces gagnantes G1 et G3 colonisent le site où elles n'étaient pas présentes, les espèces perdantes P2 et P4 s'éteignent localement. Finalement (à droite) la richesse spécifique locale reste la même mais comme la similarité entre les deux sites a augmenté (2 espèces sur 4 en commun), la richesse spécifique globale γ a diminué (richesse spécifique globale $\gamma = 6$).

Théoriquement, une augmentation des perturbations dans un site devrait favoriser les espèces qui sont capables de survivre aux changements de leur milieu, aux dépens de celles qui ont besoin que leur milieu reste tel qu'il est. Julliard et al. (2004) définissent comme indice de spécialisation d'une espèce le coefficient de variation de son abondance relative dans différents milieux (forêt, broussailles, milieux humides, milieux agricoles, et milieux bâtis). Une espèce qui est à peu près aussi abondante dans tous ces milieux a un indice de spécialisation très faible, elle est dite généraliste et pourrait être favorisée par des perturbations du milieu. Une espèce qui est surtout abondante dans un type de milieux est dite spécialiste, elle a un indice de spécialisation élevé et devrait mal supporter les perturbations de son milieu. Plusieurs études empiriques confirment que les espèces spécialistes en déclin sont remplacées par des espèces généralistes (Clavel et al. 2011). Devictor et al. (2008) proposent de quantifier ce changement en utilisant un indice dit de spécialisation au niveau communauté calculé en faisant la moyenne des indices spécifiques des espèces présentes dans une communauté, pondérée par l'abondance relative de chaque espèce.

Ces changements majeurs de composition des communautés sont susceptibles d'avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement des écosystèmes, en particulier si les espèces gagnantes n'ont pas les mêmes caractéristiques (ou traits fonctionnels) que les espèces perdantes. C'est le cas en particulier si certains traits sont associés à une plus grande vulnérabilité (Jiguet et al. 2007). On peut mesurer des changements dans les traits fonctionnels des individus qui composent une communauté en mesurant la valeur moyenne pour ce trait au sein de la communauté, ou l'éventail des valeurs pour ce trait au sein de la communauté (Vandewalle et al. 2010).

Selon Pereira (2012), la cause directe la plus importante de la perte de biodiversité, de la disparition massive d'espèces, et des changements de composition des communautés est la destruction ou la dégradation d'habitats. D'autres causes directes incluent la surexploitation (en particulier dans le cas des pêches et des écosystèmes marins) , les espèces invasives, le changement climatique, et la pollution (Pereira et al. 2012). La responsabilité de l'homme est en tous cas prépondérante. Haberl et al. (2007) estiment qu'en 2000 l'homme s'est approprié près du quart (23.8%) de la production primaire terrestre nette, ce qui est considérable pour une seule espèce, et qui réduit drastiquement la biomasse disponible pour toutes les autres espèces hétérotrophes. Plusieurs études empiriques ont observé un lien entre appropriation par l'homme de la biodiversité primaire nette et perte d'espèces (Haberl et al. 2004; Haberl et al. 2005).

1.1.2 Conséquences de la perte de biodiversité sur les écosystèmes ou les services écosystémiques

Cette érosion de la biodiversité modifie le fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al. 2012) et donc les services écosystémiques, qui sont les contributions, directe ou indirectes, des écosystèmes au bien-être humain (Sukhdev 2010). Ces relations ont été étudiées à travers les approches dites BEF (biodiversity and ecosystem functioning) et BES (biodiversity and ecosystem services) dont nous résumons quelques points clés ci-dessous.

Plus de 600 expérimentations et un corpus important de théories ont permis d'explorer les liens entre diversité des organismes et fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al. 2012). Ainsi, l'acquisition de ressources, la production de biomasse, et, pour des communautés de plantes, le recyclage des nutriments sont généralement plus efficaces dans les communautés diversifiées (Cardinale et al. 2012). Des communautés diversifiées semblent aussi nécessaires pour assurer des fonctions diverses (Gamfeldt et al. 2008) et pour maintenir certaines propriétés émergentes, comme la production de biomasse à

travers le temps (Cardinale et al. 2012) ou les aléas environnementaux (Craine et al. 2003). Cela est d'autant plus vrai s'il s'agit de maintenir des fonctions diverses à travers le temps et les aléas environnementaux (Isbell et al. 2011).

Le lien entre biodiversité et services écosystémiques est globalement moins robuste. Certains services sont fournis par un groupe d'organismes en particulier (Ecosystem Service Providers (Kremen 2005) ou ESP). Cardinale et al. (2012) ont compilé quelques 1700 études qui évaluaient les relations entre diversité des organismes fournisseurs du service et intensité du service. Ils ont trouvé qu'une plus grande diversité de plantes cultivées permet d'améliorer la résistance aux adventices, le contrôle des maladies, la séquestration de carbone, le maintien de la matière organique des sols et, dans le cas de production fourragère, d'obtenir un meilleur rendement. Le lien entre pollinisation et diversité des pollinisateurs est moins clair, et dans certains cas une plus grande diversité d'insectes prédateurs ou parasitoïdes conduit à un contrôle biologique moins efficace, à cause d'actes de prédation ou de parasitisme intra-guilde (Vance-Chalcraft et al. 2007).

Dans les grandes synthèses évoquées ci-dessus (Isbell et al. 2011; Cardinale et al. 2012), principalement basées sur des essais manipulatifs, les SPU (service provider units) sont surtout des plantes et des invertébrés. Parmi les vertébrés, les oiseaux sont un groupe dont l'utilité pour l'homme a été historiquement très étudiée. L'ornithologie économique, très institutionnalisée aux Etats-Unis dès les années 1880, s'est développée pour étudier ou pour prouver l'utilité des oiseaux pour l'homme (Kronenberg 2014). En particulier, l'utilité de certains oiseaux pour l'agriculture était un argument de conservation important pour les naturalistes et protecteurs des animaux de l'époque (Bonjean 1861; Hamonville 1898). Récemment, avec le développement du concept de service écosystémique les liens entre oiseaux et agriculture font l'objet d'un regain d'intérêt et des synthèses récentes se focalisent sur certains groupes d'oiseaux comme fournisseurs de services écosystémiques (eg. Wenny et al. 2011). D'après ces auteurs, les services concernés sont le contrôle biologique (sur les adventices, ravageurs vertébrés ou arthropodes phytophages), la pollinisation, la dispersion de graines, l'équarrissage, l'ingénierie écosystémique, le recyclage des nutriments, et les services culturels, c'est-à-dire les contributions des oiseaux aux bénéfices non-matériels qui surviennent dans les relations homme-écosystèmes (définition adaptée de Chan et al. 2012). Il a aussi été suggéré que selon les caractéristiques des communautés d'oiseaux, ceux-ci pouvaient contribuer à contrôler (ou à disséminer) des zoonoses comme par exemple le virus du Nil occidental (Allan et al. 2009).

Le contrôle biologique, et en particulier le contrôle des arthropodes phytophages, est l'un des services écosystémiques pour lequel le rôle des oiseaux est le plus étudié. Plusieurs méta-analyses basées sur des études expérimentales ont montré des effets négatifs des oiseaux ou d'autres vertébrés insectivores sur les populations d'arthropodes phytophages et des effets positifs sur les végétaux (Mäntylä et al. 2010; Mooney et al. 2010), bien que ces vertébrés insectivores consomment aussi des ennemis naturels des arthropodes phytophages (Mooney et al. 2010). Le contrôle des populations d'arthropodes phytophages est en général plus efficace quand beaucoup d'espèces d'ennemis naturels sont présentes (Letourneau et al. 2009). Assez peu d'études ont quantifié le rôle des oiseaux dans le contrôle de populations de rongeurs ; leurs résultats montrent que la présence de rapaces comme l'effraie des clochers peut réduire considérablement les dommages infligés aux cultures par des rongeurs (Labuschagne et al. 2016). L'impact des oiseaux sur le contrôle de plantes adventices ou invasives est complexe. D'un côté, de nombreux oiseaux consomment des graines de plantes adventices (Wilson et al. 1999; Holland et al. 2006) et une étude suggère que les oiseaux peuvent consommer une part non négligeable de ces graines, même si ils n'en sont pas les prédateurs dominants (Holmes and Froud-Williams 2005). D'un autre côté, les oiseaux jouent un rôle important dans la dispersion de nombreuses plantes, y compris des plantes adventices ou invasives (Bartuszevige and Gorchov 2006; Lenda et al. 2012). Même les oiseaux granivores peuvent participer à la dispersion des graines qu'ils consomment (Hulme 2002), si des graines sont transportées par l'oiseau sans être consommées (Lenda et al. 2012), si l'oiseau meurt avant d'avoir fini de digérer (Bucher and Bocco 2009) ou si une part des graines consommées traverse sans dommage le système digestif de l'oiseau (Orłowski and Czarnecka 2009).

Les oiseaux sont de plus une source d'inspiration pour l'art. Ils sont très présents dans la littérature et la poésie, du poète persan Farid ud-Din' Attar (1119 env.-env. 1190) à la romancière américaine Harper Lee (1926-2016), en passant par Shakespeare (1564-1616), La Fontaine (1621-1695), et Victor Hugo (1802-1885). Ils ont inspiré de nombreux compositeurs de Clément Janequin (1485 env. -1558) à Ralph Vaughan Williams (1872-1958). Ils sont représentés avec une grande précision par le peintre Hieronymus van Aeken Bosch (1450/1460 env. – 1516). De nos jours, ils passionnent des milliers d'amateurs (en France la ligue pour la protection des oiseaux revendique 45 000 membres).

1.1.3 Une stratégie de protection de la nature : la sanctuarisation d'espaces protégés (ou mise en réserve)

La prise de conscience des impacts de l'homme sur la nature a donné naissance à des tentatives de protection. Des aires protégées comme le parc du Yellowstone aux Etats-Unis (1872) ou la réserve artistique de Fontainebleau en France (1861) ont vu le jour à partir du XIXème siècle (Ford 2004). Elles ont été l'outil principal utilisé pour la conservation tout au long du XXème siècle (Aubertin and Rodary 2008). En Amérique du Nord, ces aires protégées visaient à préserver la nature sauvage (wilderness) et à la garder éloignée de toute intervention humaine (Aubertin and Rodary 2008). Cette idée de nature sauvage à préserver de toute intervention humaine était et reste encore très présente dans la pensée de la conservation. Elle a été au cœur de la création d'aires protégées dans le monde entier, et, toujours selon Aubertin et Rodary (2008), elle a été mise en avant pour contrôler les populations autochtones dans de nombreuses colonies.

La communauté scientifique a tenté de guider la création de ces réserves, tant dans le choix des espaces à protéger que dans les stratégies de protection à mettre en place (Ford 2004). Dans les années 1970 un débat s'est formé au sein des communautés scientifiques pour savoir s'il était préférable, à surface totale égale, de créer une grande réserve ou plusieurs petites (SLOSS debate Diamond 1975; Simberloff and Abele 1976). Ses participants utilisaient un cadre de pensée issu de la biogéographie insulaire (MacArthur and Wilson 1967), théorie qui cherche à expliquer la richesse spécifique des îles. Cette théorie prédit que des grandes îles ou des îles plus proches peuvent supporter un plus grand nombre d'espèces que des îles plus petites ou plus isolées, parce que les taux d'extinction sont plus faibles dans les îles les plus grandes, et parce que les taux de colonisation sont plus faibles dans les îles les plus isolées. Diamond (1975) en déduisait qu'il était préférable de créer des réserves les plus grandes possibles, parce qu'une grande réserve pouvait maintenir des espèces qui ont besoin de grands territoires, et que les taux d'extinction y étaient plus faibles. Simberloff et Abele (1976) lui ont répondu que dans certains cas, en particulier si des interactions compétitives fortes empêchaient la coexistence de nombreuses espèces, plusieurs petites réserves pourraient permettre de maintenir plus d'espèces. Une grande réserve leur semblait aussi plus vulnérable à d'éventuelles catastrophes (incendie ou maladie très contagieuse).

Le débat qui s'est ensuivi a été virulent pendant une vingtaine d'années, mais ce cadre de pensée a montré deux principales limites. La première est qu'il repose sur une dichotomie très stricte entre réserves sans aucune perturbation de l'homme et milieux non protégés

qui entourent les réserves, où les espèces sauvages ne peuvent pas survivre. Or cette dichotomie s'est avérée peu adaptée aux réalités locales. L'exclusion de l'homme des aires protégées a causé de nombreux conflits et a eu des conséquences parfois très graves sur les populations locales (Aubertin and Rodary 2008). Cela a mené à une forte remise en cause de cette exclusion à partir des années 1970, ainsi qu'à une participation politique et économique des populations locales à de nombreux programmes de conservation et à la création de réserves (Aubertin and Rodary 2008). Par ailleurs, certaines espèces peuvent trouver des ressources et se développer aussi dans certains milieux où l'homme est présent. De plus la part de la planète que l'on peut protéger par des réserves est assez faible étant donnée l'emprise actuelle de l'homme : l'agriculture à elle seule occupe 34% des terres émergées (Ramankutty et al. 2008). Il semble difficile de sanctuariser une aire suffisante pour permettre une réelle protection de la biodiversité (Pimentel et al. 1992). Il est donc important de favoriser aussi la biodiversité dans les milieux où l'homme est présent (Franklin and Lindenmayer 2009).

La seconde limite du cadre de pensée du SLOSS est qu'il ignore entièrement les interactions entre réserve et autres milieux. La nécessité de considérer les réserves en interaction avec les espaces non protégés qui les entourent s'est imposée dans les années 2000. Les milieux qui entourent une réserve ou une parcelle d'habitat non anthropisé ont une influence sur la survie et la dynamique des espèces à l'intérieur de la réserve ou de la parcelle non anthropisée (Jules and Shahani 2003; Murphy and Lovett-Doust 2004; Driscoll et al. 2013), même si ces espèces ne peuvent pas survivre en dehors de la réserve ou de la parcelle anthropisée (Prugh et al. 2008; Driscoll et al. 2013). Inversement, des parcelles peu anthropisées dans un paysage artificialisé ont un impact sur les milieux qui les entourent (Landis et al. 2000; Tscharntke et al. 2005b).

1.2 Concilier agriculture et biodiversité

1.2.1 Perspectives historiques sur le débat land sharing/land sparing

La deuxième moitié du XXème siècle a connu une explosion de la population et de la production agricole mondiale, qui ont été respectivement multipliées par 2.4 (Insee 2015) et par 2.6 (Mazoyer and Roudart 2005). Cette augmentation de la production agricole s'explique en grande partie par une augmentation des rendements et dans une moindre mesure par l'expansion des terres agricoles (Mazoyer and Roudart 2005). Cette augmentation des rendements a reposé sur des changements majeurs des systèmes agricoles, et notamment sur le développement de l'usage des engrais et de produits phyto- ou zoo-sanitaires, la sélection des plantes et des animaux, et la mécanisation (Mazoyer and Roudart 1997). Elle a été rendue possible par les avancées de plusieurs disciplines scientifiques comme l'agronomie, la chimie, ou l'écophysiologie.

Mais dès les années 60, ces changements ont été critiqués, en partie à cause de leurs conséquences sur l'environnement et la biodiversité (Carson 1962). Ces critiques, minoritaires au départ, se sont intensifiées dans les années 70. La communauté scientifique a pris conscience des impacts négatifs de l'agriculture sur les espèces sauvages, à la fois par l'intensification des pratiques agricoles (McLaughlin and Mineau 1995) et par la perte d'habitats causée par l'expansion agricole : les surfaces en culture ont augmenté de 17% entre 1950 et 1980 (Ramankutty and Foley 1999).

Pour répondre à ces nouvelles préoccupations, une partie de la communauté scientifique a pris position en faveur de nouvelles formes d'agriculture plus en harmonie avec la nature (Beus and Dunlap 1990), remettant en cause l'utilisation des techniques qui avaient rendu possible l'augmentation des rendements. Les scientifiques appartenant aux disciplines les plus impliquées dans le développement de ces techniques (sciences animales, agronomie) se sont montrés peu réceptifs aux discours des tenants de ces nouvelles formes d'agriculture (Beus and Dunlap 1992). Au contraire, certains d'entre eux (Waggoner 1996; Trewavas 2001) ont appelé à continuer à augmenter les rendements de manière à concentrer la production sur des surfaces aussi faibles que possible pour « garder » des terres pour la biodiversité et limiter les pertes d'habitats.

En 2005, des écologues de l'université de Cambridge ont reformulé le débat en opposant explicitement ces deux stratégies d'usage des terres pour concilier agriculture et protection de la biodiversité (Green et al. 2005). La première consiste à mettre en place une

agriculture d'intensité modérée « respectueuse de la biodiversité », capable d'assurer sur un même espace production agricole et biodiversité (« land sharing »). La seconde, rebaptisée « land sparing », consiste à concentrer et intensifier la production agricole sur des terres émergées déjà en culture et à consacrer les terres restantes à la protection de la biodiversité.

Comme le débat SLOSS trente ans plus tôt, le débat « land sparing/ land sharing » fait depuis 10 ans l'objet de prises de position énergiques de chaque côté (Fischer et al. 2014). Il partage aussi certaines des limites théoriques qui ont contribué à l'abandon du débat SLOSS (1.1.3). Premièrement, comme le cadre de pensée SLOSS, les interactions entre la réserve et les zones cultivées sont ignorées, en particulier les fuites de produits phytosanitaires ou azotés. Ensuite, il n'est pas facilement applicable dans la réalité parce qu'il ne prend pas en compte les réalités économiques et sociales des populations humaines présentes. 70% des gens qui ont faim à travers le monde sont des fermiers pauvres, qui n'ont pas les moyens de payer les intrants extérieurs sur lesquels repose l'intensification promue dans le « land sparing », et pour qui les conséquences d'une intensification basée sur les intrants pourrait être dramatique (Kremen 2015). Par ailleurs, la demande en produits agricoles ne reste pas constante quels que soient les rendements, au contraire, l'augmentation des rendements peut faire baisser les prix et augmenter la demande (Desquilbet et al. 2013). Inversement, une diminution des rendements peut causer une augmentation importante des prix. Le lien entre variations de rendements et variation de prix n'est cependant pas automatique.

1.2.2 Des bonnes pratiques pour comparer land sparing et land sharing

Un peu plus d'une vingtaine d'articles (revue dans Kremen, 2015; Law and Wilson, 2015) ont explicitement comparé ces deux stratégies d'usage des terres. Face à la diversité des travaux sur « sparing / sharing » et à la difficulté de comparer leurs résultats, les écologues promoteurs de la dichotomie « sparing/ sharing » recommandent des bonnes pratiques. Celles-ci consistent à classer chaque espèce selon la stratégie qui la favorise le plus (pour un objectif de production fixé) puis à choisir la stratégie qui favorise le plus grand nombre d'espèces (Phalan et al. 2011).

La première étape consiste, pour chaque espèce considérée, à estimer à partir de données empiriques une courbe rendement/densité (yield-density relationship), c'est-à-dire la courbe de réponse de la densité de l'espèce au rendement agricole (4 exemples sont présentés en figure I-2). Cette courbe empirique rendement/densité est ensuite utilisée

pour prédire la densité de chaque espèce à partir du rendement agricole, comme s'il existait une relation de causalité directe entre rendement agricole et densité de l'espèce. Cette relation de causalité pourrait alors s'écrire $d = f(y)$, où d est la densité de l'espèce et y le rendement agricole.

La seconde étape des bonnes pratiques consiste à catégoriser chaque espèce selon le type de paysage qui la favorise le plus. Les espèces perdantes sont celles qui peuvent être moins abondantes en présence d'agriculture que dans le milieu non cultivé (Figures I-2a et I-2b). Les espèces gagnantes sont celles qui sont plus abondantes en présence d'agriculture, quel que soit le rendement (Figures I-2c et I-2d). L'abondance totale de l'espèce dans le paysage peut se calculer de la façon suivante :

- Dans le cas d'une stratégie de type « land sharing » toute la surface disponible est occupée par de l'agriculture d'intensité modérée et de rendement intermédiaire y_{int}, l'abondance N_{LSH} peut se calculer comme suit :

$$N_{LSH} = f(y_{int}) * S$$

où S est la surface totale.

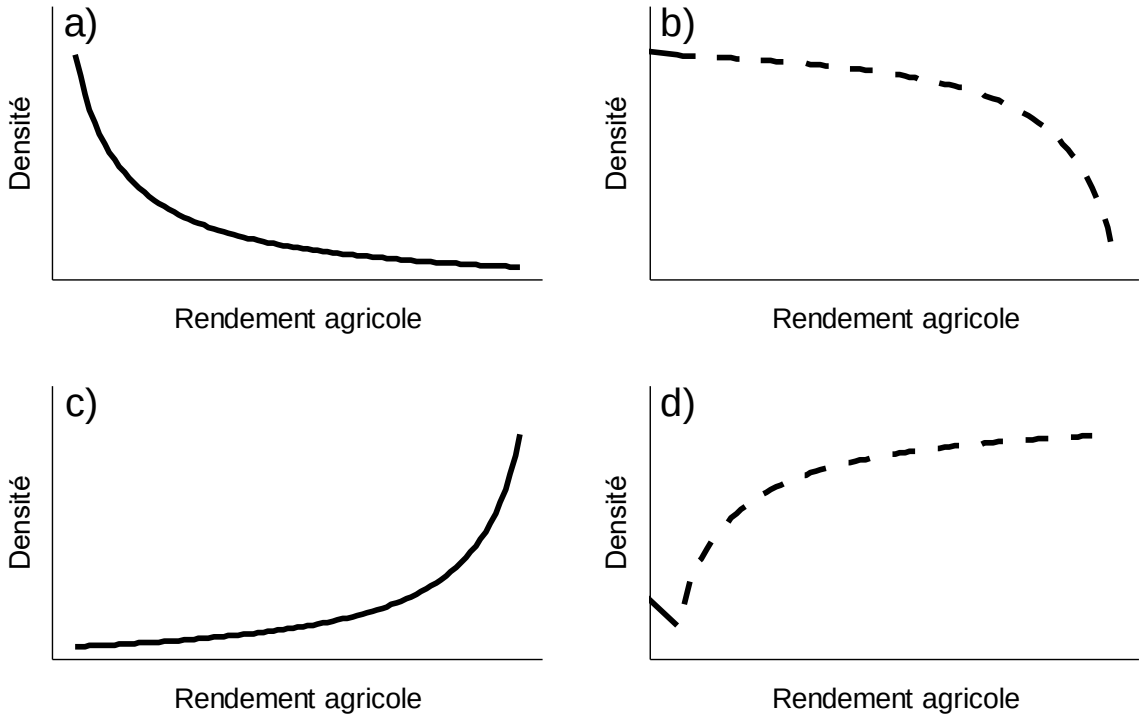


Figure I-2 Quatre exemples théoriques de relation rendement/densité. a : espèce vulnérable à l'agriculture même peu intensive, favorisée par le « land sparing » ; b : espèce vulnérable surtout à l'agriculture intensive, favorisée par le « land sharing » ; c : espace gagnante favorisée par l'agriculture intensive et le « land sparing »; d : espèce gagnante favorisée par le « land sharing ». Adapté de Phalan et al. (2011)

- Dans le cas d'une stratégie de type « land sparing », une part x de la surface est mise en réserve (rendement nul), et le reste est exploité au rendement maximal. L'abondance N_{LSP} se calcule comme suit :

$$N_{LSP} = S * \ (x * f(0) + (1 - x) * f(y_{max}))$$

Il est alors possible de comparer les deux stratégies pour une même production totale P. L'égalité des productions impose :

$$y_{int} = (1 - x) * y_{max} = \frac{P}{S}$$ [1]

Si

$$f(0 + (1 - x) * y_{max}) < x * f(0) + (1 - x) * f(y_{max})$$

l'espèce est plus abondante dans un paysage de type « land sparing » que dans un paysage de type « land sharing », on dit qu'elle est favorisée par le « land sparing » pour la production P.

Inversement, si

$f(0 + (1 - x) * y_{max}) > x * f(0) + (1 - x) * f(y_{max})$

l'espèce est favorisée par le « land sharing » pour la production P.

Si la courbe rendement/densité d'une espèce est convexe, comme les courbes représentées en figure I-2a et I-2c, on peut écrire quel que soit x :

$$f(0 + (1 - x) * y_{max}) \leq x * f(0) + (1 - x) * f(y_{max})$$

l'espèce est donc favorisée par le « land sparing » quelle que soit la production.

Inversement, si la courbe rendement/densité d'une espèce est concave (figure I-2b et I-2d), l'espèce est favorisée par le « land sharing » quelle que soit la production. Si la relation rendement/densité est plus complexe, la meilleure stratégie pour cette espèce dépend de la production P.

La troisième et dernière étape consiste à compter le nombre d'espèces dans chaque catégorie. Phalan et al. (2011), observant que la majorité des espèces perdantes est

---

[1] En effet, la production s'obtient en multipliant la surface par le rendement. La production dans un paysage de type land sharing s'obtient en multipliant le rendement intermédiaire par la surface S. La production dans un paysage de type land sparing s'obtient en multipliant y_{int} par la surface en culture $(1 - x) * S$. L'égalité des productions s'écrit $S * y_{int} = S * (1 - x) * y_{max}$.

favorisée par le « land sparing », quel que soit l'objectif de production, conclut en faveur de cette stratégie.

1.2.3 Des limites à dépasser pour aller plus loin

Nous présentons cinq critiques de ces bonnes pratiques (résumées plus bas dans la partie 1.3.3). Tout d'abord, elles ne permettent de considérer qu'un champ des possibles extrêmement réduit (Figure I-3). Le système entier est déterminé par deux variables : la part x des terres utilisée pour l'agriculture et le rendement. Cela permet de considérer une stratégie de « land sparing » caricatural (Figure I-3a) où toutes les terres en culture produisent un rendement maximal, une stratégie de « land sharing » caricatural (Figure I-3b), où toutes les terres sont mises en culture avec un rendement très faible. Cela permet aussi éventuellement de considérer des stratégies intermédiaires, avec un rendement intermédiaire (Figure I-3c). Ces deux stratégies caricaturales ne sont vraisemblablement pas des solutions optimales (Kremen 2015). En effet, une solution « land sharing » caricaturale mènerait à l'extinction toutes les espèces qui ne peuvent pas survivre en milieu cultivé. Inversement, certaines espèces ont besoin d'une agriculture peu intensive. Il faudrait pouvoir penser des solutions plus complexes, associant par exemple différents niveaux d'intensité et de production (Figure I-3d). Cela implique un changement de perspective **: il faut passer de la comparaison de stratégies simples et prédéfinies à la construction de stratégies permettant d'atteindre les objectifs.**

Deuxièmement, les bonnes pratiques telles qu'elles sont formulées ne permettent pas de prendre en compte l'hétérogénéité des conditions climatiques, écologiques ou pédologiques présentes dans le système. Cette limite est d'autant plus importante que l'échelle de l'étude est grande (Grau et al. 2013). Les décisions de politiques publiques se prennent généralement à un niveau (région, pays) où l'hétérogénéité des conditions est importante. Il est important de la prendre en compte, parce que toutes les terres ne sont pas également adaptées à l'agriculture et parce que toutes les espèces ne peuvent pas survivre partout. **Il faudrait penser des stratégies spatialisées qui prennent en compte les conditions locales (exemple Figure** I-**3e).**

Troisièmement, le calcul de l'abondance (étape 2) ne prend pas du tout en compte les effets de voisinage ou d'interaction entre la réserve et les zones cultivées. Cette limite, déjà signalée ci-dessus (en 1.2.1), est une limite importante parce que l'intensification des zones cultivées peut avoir un impact important sur les dynamiques de population à l'intérieur de la réserve par trois voies (Driscoll et al. 2013). Elle peut diminuer la capacité

des espèces à se déplacer vers une autre réserve. Elle peut causer une modification de l'environnement abiotique des réserves, par exemple par fuites de produits azotées ou de produits phytosanitaires vers la réserve. Enfin, des espèces présentes en milieu cultivé peuvent envahir la réserve, parfois au détriment des espèces qui y sont déjà. Teillard et al (2015) ont observé un impact de l'intensité agricole dans les régions voisines sur les communautés d'oiseaux d'une région. **Il faudrait prendre en compte les effets de voisinage ou d'interactions entre réserve et zones cultivées.**

Quatrièmement, ces bonnes pratiques posent comme postulat qu'on peut prédire la densité d'une espèce dans un milieu à partir des courbes densité/rendement (étape 1). Cela repose sur une hypothèse **forte et non testée** : celle d'une causalité entre rendement agricole et densité d'une espèce. Dans l'article original de Phalan et al. (2011), plusieurs formes sont envisagées pour la relation entre rendement agricole et densité de l'espèce, mais l'existence même de cette relation n'est pas testée contre un modèle nul (pas de relation entre rendement agricole et densité de l'espèce). Même si la relation entre rendement

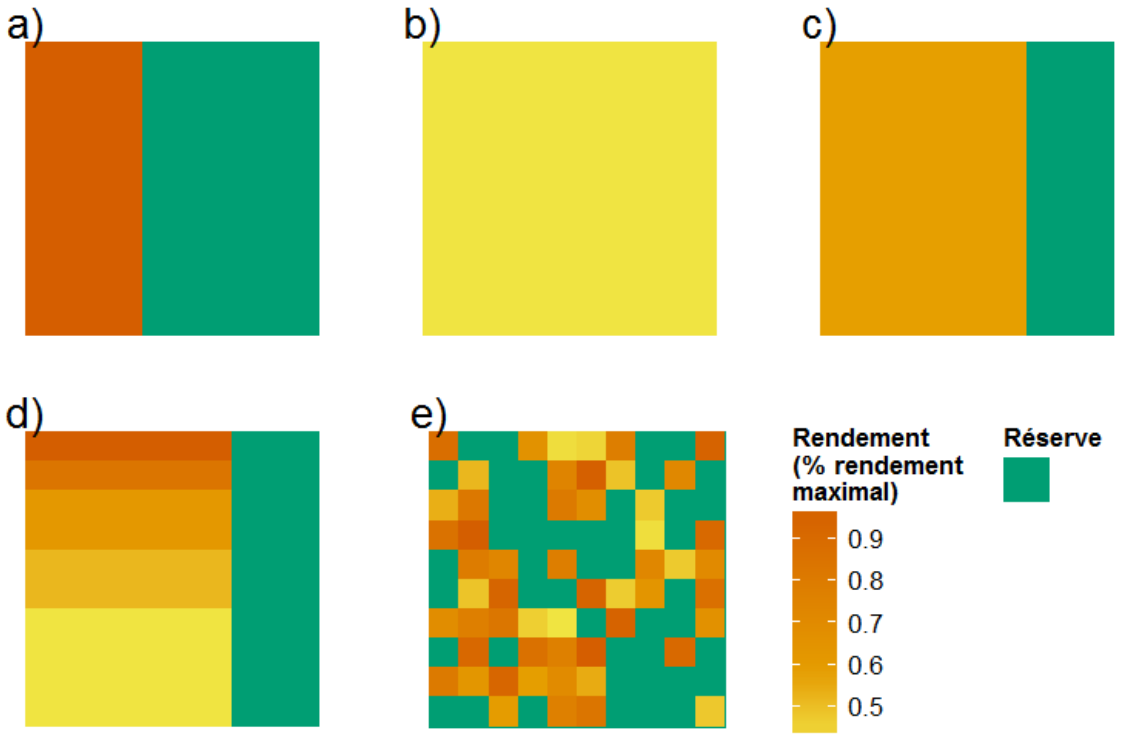


Figure I-3 Schémas représentant plusieurs stratégies théoriques de conciliation agriculture/biodiversité. a : stratégie « land sparing » ; b : stratégie « land sharing »; c : stratégie intermédiaire ; d : stratégie associant différents niveaux de production ; e : stratégie spatialisée associant différents niveaux de production.

agricole et densité de l'espèce était significative, le lien de causalité serait discutable parce que rendement et densité d'une espèce sont des résultantes d'un système complexe qui est influencé par des déterminants pédoclimatiques et par les actions humaines. Un même rendement peut caractériser des situations très différentes, par exemple en termes de pratiques agricoles. **Il serait préférable d'étudier l'impact de certaines actions humaines sur le rendement et les abondances des espèces que l'on veut préserver.**

Enfin, le critère utilisé pour conclure (étape 3) est également discutable. En effet, choisir la stratégie qui favorise le plus d'espèces n'assure que cela : plus de la moitié des espèces sont plus abondantes que pour une autre stratégie. Cela n'assure pas la survie de toutes les espèces ou des espèces les plus menacées (Butsic and Kuemmerle 2015). Cela ne garantit pas le maintien du nombre d'individus (ou de la biomasse) dans la communauté, en particulier si les espèces ainsi favorisées ne sont pas les plus communes (Inger et al. 2014). Cela n'assure pas non plus le maintien de suffisamment d'espèces communes pour assurer le fonctionnement de l'écosystème. Cela ne donne aucune garantie pour les espèces restantes, qui peuvent disparaître sans que le critère ne le signale. **Il faudrait utiliser un critère de biodiversité qui corresponde aux attentes des acteurs ou qui soit institutionnellement reconnu.**

1.3 Tirer les leçons du débat pour concilier agriculture et oiseaux en Europe

1.3.1 Impacts de l'intensification agricole sur les oiseaux

Dans la suite de ce travail, nous nous concentrons sur les oiseaux communs. En effet ce groupe, très facile à recenser, a été très étudié et les impacts de l'agriculture sur les communautés d'oiseaux sont assez bien connus. L'intensification agricole, qui consiste à utiliser des pratiques visant à maximiser la production agricole, impacte les communautés d'oiseaux à plusieurs échelles. Nous allons différencier ici les pratiques et les mécanismes à l'échelle du champ et à l'échelle du paysage.

Intensification des pratiques agricoles à l'échelle du champ

A l'échelle du champ (et de ses bordures), l'intensification agricole a trois principaux types d'impact : 1) une réduction des ressources et des habitats disponibles, 2) des fluctuations temporelles dans la disponibilité des ressources, et 3) une augmentation des perturbations physiques et chimiques (Tableau I-1).

Les principales ressources et habitats concernés sont les graines, et en particulier les graines d'adventices, les arthropodes, les sites de nidification et les zones refuges où les oiseaux peuvent se cacher en cas d'attaque d'un prédateur. Ces 4 types de ressources sont impactés par l'intensification des pratiques agricoles. 1) La disponibilité en graines est réduite par l'application d'herbicide, la perte des bordures non cultivées et les semis automnaux en grandes cultures, et le drainage et les fauches précoces en prairies (Wilson et al. 1999; Vickery et al. 2002; Newton 2004; Mccracken and Tallowin 2004; Sabatier et al. 2015). 2) La disponibilité ou l'accessibilité des arthropodes sont diminués par l'application d'insecticides, le travail du sol, la perte de bordures non cultivées, le drainage et/ou le re-semis de prairies et certaines pratiques de fauche et de pâturage (House and Parmelee 1985; Wilson et al. 1999; Vickery et al. 2002; Newton 2004; Sabatier et al. 2015). 3) La disparition des haies, le retournement ou l'intensification des prairies et les semis automnaux réduisent le nombre et la qualité des sites de nidifications (Hinsley and Bellamy 2000; Vickery et al. 2002; Newton 2004). 4) L'intensification des prairies et les semis automnaux changent la hauteur des couverts végétaux, ce qui peut avoir un impact sur le risque de prédation sur les adultes en recherche de nourriture ou sur les nids (Whittingham and Evans 2004).

Plusieurs pratiques agricoles causent des fluctuations temporelles dans la disponibilité des ressources. Certains types de travail du sol enfouissent les graines hors de portée des

oiseaux (Marshall and Brain 1999), ce qui cause une brusque diminution de la quantité de graines accessibles. La gestion intensive des prairies entraîne une perte de diversité des communautés de plantes (Wilson et al. 1999), ce qui pourrait causer des fluctuations temporelles importantes dans la disponibilité des graines (Sabatier et al. 2015). L'application de pesticides provoque des changements brusques dans la disponibilité en invertébrés (Prasifka et al. 2005) et probablement en graines. Les activités de récolte ou de fauche retirent une grande part des ressources en graines présentes et changent brusquement la hauteur du couvert, et donc la qualité de sites pour la nidification, l'accessibilité des arthropodes, et le risque de prédation.

Plusieurs pratiques agricoles ont des impacts directs sur les oiseaux. Le travail du sol, les activités de récolte ou de fauche, et le piétinement par le bétail détruisent physiquement des nids (Solis and de Lope 1995; Sabatier et al. 2016). Les insecticides ingérés par les oiseaux (par exemple à travers l'ingestion de graines traitées), inhalés, ou absorbés par simple contact peuvent induire leur mort, ralentir leur croissance ou diminuer leur succès reproducteur (Gibbons et al. 2015).

Les espèces les plus vulnérables à ces impacts sont probablement les espèces spécialistes des milieux agricoles, qui y nichent et y trouvent l'essentiel de leurs ressources. Ces espèces ne peuvent pas compenser dans les habitats environnants les pertes ou les fluctuations temporelles de ressources en milieu agricole. Elles sont aussi probablement plus exposées à être empoisonnées par des pesticides : comme elles passent le plus de temps en milieu agricole, elles ont le plus grand risque d'être présentes pendant un épandage ; et comme elles trouvent l'essentiel de leurs ressources en milieu agricole, elles ingèrent probablement des doses de pesticide plus importantes que les autres espèces. Nicher en milieu agricole, en particulier à même le sol, semble aussi être un facteur de risque important (Bas et al. 2009).

Les espèces spécialistes des milieux agricoles sont en déclin en Europe (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006). Ce déclin est plus important dans les pays où l'agriculture est plus intensive (Donald et al. 2006) ; et au sein d'un même pays, ce déclin est localisé dans les zones d'agriculture intensive et pas dans les zones dites à « haute valeur

Tableau I-1 Principaux impacts de pratiques agricoles sur les oiseaux et leur habitat. ↘, diminution ; ⇅, effets variables. Sources : (1), Newton (2004) ; (2), Hinsley et Bellamy (2000) ; (3), Vickery et al. (2002) ; (4), Wilson et al. (1999); (5), House and Parmelee (1985) ; (6), Cunningham et al. (2004) ; (7), Marshall et Brain (1999); (8), Solis et de Lope (1995) ; (9), Gibbons et al. (2015) ;(10), Prasifka et al (2005); (11), Mineau (2011) ; (12), Sabatier et al. (2015) ; (13), Peggie et al. (2011)

Pratique agricole	**Conséquences sur la disponibilité en ressources**	**Conséquences sur la stabilité temporelle de la disponibilité en ressources**	**Impacts directs**
Semis automnaux	↘ graines (1) ↘ sites nidification (1)		
Travail du sol	↘ invertébrés (4, 5, 6) ↘ accessibilité des graines (7) ↘ sites nidifications (8)	Changements brusques dans la disponibilité des graines (7)	Destruction des nids (eg 8)
Application de pesticides (herbicide ou insecticide)	↘ invertébrés (4, 9) ↘ graines (1, 4)	Changements brusques dans la disponibilité des invertébrés (10)	Empoisonnement (9, 11)
Intensification de l'utilisation des prairies	⇅ disponibilité invertébrés (12) ⇅ accessibilité invertébrés (12) ⇅ graines (4) ↘ sites nidification (1)	Changements brusques dans la disponibilité des invertébrés et des graines (1, 13)	Destruction de nids (14)
Destruction d'éléments semi-naturels	↘ sites nidification (1, 2) ↘ graines (3) ↘ invertébrés (1,3) ↘ refuges (2)		

naturelle » (Doxa et al. 2012). En zones arables, les espèces les plus spécialistes sont les plus vulnérables aux applications de pesticides (Filippi-Codaccioni et al. 2010a). Chiron et al. (2014) ont observé un nombre d'espèces d'oiseaux plus élevé et un indice de spécialisation des communautés plus bas dans les champs ayant subi le plus d'applications d'herbicide. Il est possible que cela soit dû à la colonisation par des généralistes de champs désertés par les spécialistes.

Intensification de la production végétale à l'échelle du paysage

A l'échelle du paysage, l'intensification en grandes cultures ou en élevage de granivores s'accompagne en général d'une homogénéisation du paysage. Les champs deviennent plus grands, les bordures de champs disparaissent et les prairies sont retournées (Tscharntke et al. 2005a). Cette simplification des paysages par expansion de la surface en grandes cultures entraîne une perte de sols permanents et donc de sites de nidification pour de nombreuses espèces, et une diminution des abondances d'invertébrés. Elle a un effet négatif sur la plupart des espèces, sur l'abondance totale, la richesse spécifique totale, et l'indice de Shannon[2] des communautés d'oiseaux (Chiron et al. 2014; Jeliazkov et al. 2016) mais elle semble avoir plutôt un effet positif sur les espèces agricoles les plus spécialistes (Filippi-Codaccioni et al. 2010a; Chiron et al. 2014). Au sein des espèces spécialistes des milieux agricoles, les espèces spécialistes de terres arables semblent être les seules à bénéficier de cet effet positif (Teillard et al. 2014).

Effets paysagers de la gestion des prairies

Les espèces spécialistes des prairies sont très vulnérables aux pratiques de gestion des prairies. Si au niveau communauté, ces espèces sont favorisées par des étendues de prairie les plus homogènes possibles (Teillard et al. 2014), les besoins des différentes espèces diffèrent souvent entre elles (eg. Whittingham and Evans 2004). Même parmi les espèces qui nichent en prairie, chaque espèce a ses critères de sélection de site de nidification, ses préférences en matière de structure du couvert, ses dates de ponte et de nidification. Par exemple, le Vanneau huppé pond fin mars ou début avril et élève ses petits avant le premier mai (Durant et al. 2007). Pendant cette période, il a besoin de faibles hauteurs d'herbe, et peut abandonner son nid si l'herbe devient trop haute (Durant et al. 2007). La Bécassine des marais, elle, niche beaucoup plus tard et dans des herbes bien plus hautes (Durant et al. 2007). Sabatier (2014; 2015) suggère qu'il est possible d'organiser les paysages de

---

[2] L'indice de Shannon est un indice de diversité spécifique qui se calcule à partir des abondances relatives p_s des différentes espèces s dans une communauté :

$$I_{shannon} = -\sum_{espece\ s} p_s * \ln(p_s)$$

prairies pour qu'ils correspondent aux besoins de plusieurs espèces tout en garantissant une viabilité économique.

Intensification de la production animale à l'échelle du paysage

L'intensification de la production animale ne s'accompagne pas d'une homogénéisation du paysage (Domingues et al. 2016), parce que les animaux sont nourris de différentes ressources végétales (Devun and Guinot 2012). L'herbe (conservée ou pâturée) fait partie de l'alimentation des ruminants même en zone d'élevage intensif, au côté de céréales et oléo-protéagineux (achetés ou produits sur place) et du maïs ensilage (Devun and Guinot 2012). La figure I-4 montre que prairies et grandes cultures coexistent dans les régions où la production animale est la plus importante.

Peu d'articles ont étudié l'effet de l'intensification de la production animale sur les oiseaux (sauf sur l'Hirondelle rustique, Musitelli et al. 2016), en particulier à l'échelle du paysage. C'est un grand manque dans la littérature actuelle, en particulier étant donné l'emprise directe et indirecte de l'élevage sur les terres émergées : Ramankutty et al. (2008) estiment que 22% des terres émergées sont utilisées directement pour l'élevage ; et Steinfeld et al. (2006) estiment qu'un tiers de la production mondiale de céréales est utilisée pour l'alimentation des ruminants.

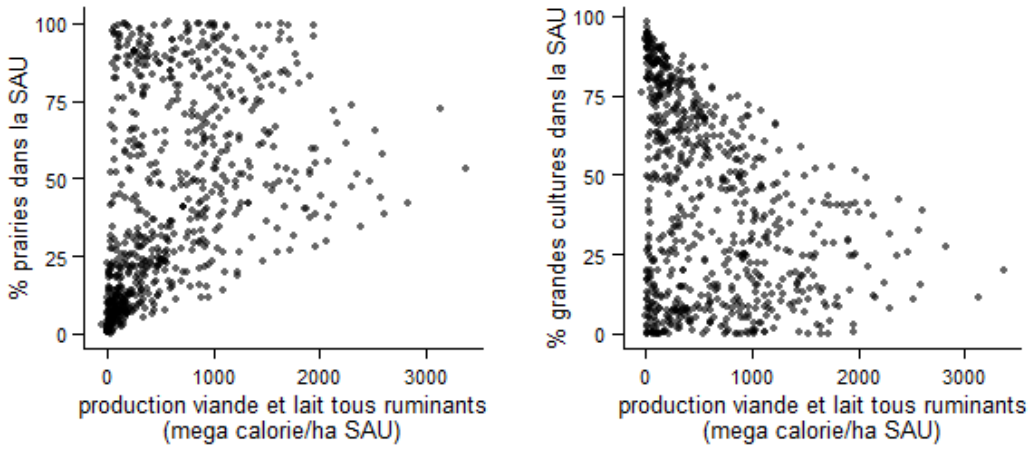


Figure I-4 Part de différents types d'utilisation des sols agricoles dans la SAU le long d'un gradient de production de viande et de lait, c'est-à-dire une série de petites régions agricole avec des niveaux de production croissants. Prairies, prairies permanentes, artificielles ou temporaires ; grandes-cultures, céréales, oléo-protéagineux, et cultures industrielles ; SAU, Surface agricole utile. Source des données : Agreste-MAAF (2014). Les régions où la production animale en énergie est très faible correspondent soit à des régions spécialisées dans les grandes cultures (grande part de la SAU dédiées à ces cultures), soit à des régions spécialisées en production de viande, dont la contribution à la production en énergie est très faible par rapport au lait.

1.3.2 LS2 en Europe: définir le land sparing dans un contexte européen?

En Europe et en particulier en Europe de l'Ouest, l'agriculture s'est développée plus vite que sur d'autres continents, et elle a occupé très tôt une part substantielle des terres disponibles. Kaplan et al. (2009) estiment que 1 000 ans avant notre ère, plus de 20% des terres utilisables pour l'agriculture étaient déjà exploitées en Europe de l'Ouest et en Europe Centrale. Depuis l'homme a utilisé de plus en plus de terres pour l'agriculture (avec des reculs néanmoins pendant la chute de l'Empire romain et pendant la peste noire) jusqu'en 1850 où presque toutes les terres disponibles étaient exploitées. La nature sauvage ne concerne donc en Europe de l'Ouest que des petits fragments dispersés dans des paysages anthropisés (Aubertin and Rodary 2008), et ces fragments sont pour la plupart protégés. De plus, l'agriculture n'est pas en expansion, il n'y a pas de risque de destruction d'habitats vierges par expansion de l'agriculture. Par contre, les prairies extensives et peu productives sont en réduction en Europe, menacées par l'intensification ou la transformation en cultures quand c'est possible et l'abandon quand elles sont situées dans des zones où on ne peut pas mettre de culture. Par exemple, la France perd chaque année 60 000 hectares de prairies permanentes (moyenne depuis 2001, données Agreste-MAAF).

De nombreuses espèces en Europe sont inféodées aux milieux agricoles. L'action de l'homme est nécessaire pour maintenir les habitats (prairies, grandes cultures, ou milieux mixtes) auxquels ces espèces sont adaptées. Dans le cas des prairies, certains chercheurs estiment que l'action de l'homme permet de remplir la place écologique laissée vide par la disparition des grands herbivores entre 50 000 et 5 000 ans avant notre ère (Vera 2000). Les espèces qui ont co-évolué avec les grands herbivores retrouvent un habitat acceptable dans les prairies extensives. Ces prairies sont très riches en biodiversité (Dengler et al. 2014). La présence de grands herbivores est nécessaire pour y maintenir un grand nombre d'espèces, comme par exemple les espèces de plantes herbacées tolérantes au stress et moins compétitives (Timmermann et al. 2015).

Très peu d'études ont comparé explicitement les stratégies « land sharing » et « land sparing » en Europe de l'Ouest (Kremen 2005), et celles qui l'on fait ont utilisé comme réserve des milieux agricoles extensifs jugés dignes d'être protégés. Hodgson et al. (2010) considèrent comme réserve des prairies gérées par l'homme en vue de protéger la biodiversité et non pas à visée de production. Ils comparent une stratégie comprenant ces réserves et des fermes conventionnelles, à une stratégie d'agriculture biologique avec moins de réserves. Ils calculent que pour les papillons, la stratégie « land sparing » est

préférable si les rendements de l'agriculture biologique sont inférieurs à 87% des rendements de l'agriculture conventionnelle. Les quelques fragments d'habitats vierges non prairiaux qui restent en Europe n'étant pas en danger, contrairement aux prairies extensives et peu productives dont dépendent de nombreuses espèces**, il nous semble judicieux de considérer les prairies permanentes comme une réserve au sein des milieux agricoles.**

En Europe de l'ouest, les prairies sont surtout en zone peu productive, par exemple dans les montagnes. Les terres les plus productives ont la plupart du temps depuis longtemps été converties en terres arables. **Il semble particulièrement important de prendre en compte les différences entre zones d'agriculture marginale, où le potentiel pédoclimatique est faible et zones à haut potentiel pédoclimatique, qui sont souvent gérées de manière intensive.**

1.3.3 Avancées récentes pour repenser les compromis production/biodiversité

Nous présentons 3 modèles récents qui permettent de reformuler le problème des stratégies d'usage des terres pour concilier production et biodiversité en dépassant certaines des limites identifiées en 1.2.3 (Tableau I-2).

Premièrement, Ekroos et al. (2014) proposent un modèle conceptuel pour étudier la frontière d'efficience entre production et biodiversité. Le système considéré est constitué de deux paysages de productivité inégale. Au sein de chaque paysage, la proportion d'habitats non cultivés (« land sparing » à petite échelle, Ekroos et al. 2013) et l'intensité des zones en cultures peuvent varier indépendamment. Les espèces présentes sont divisées entre espèces dont la conservation soulève des craintes et espèces fournissant des services écosystémiques. La production dépend de l'intensité et des services écosystémiques fournis par cette dernière catégorie d'espèces. Elle est maximale à des niveaux intermédiaires d'intensité ou à des niveaux maximaux d'intensité associés à la présence d'habitats non cultivés dans le paysage. Ce modèle répond partiellement aux cinq critiques formulées ci-dessus : 1) il envisage les deux types de mesures (baisse de l'intensité et réduction de la surface cultivée, Batáry et al. 2015) de manière combinée dans chaque paysage ; 2) il prend en compte deux paysages différents ; 3) il prend en compte l'effet bénéfique des habitats non cultivés sur la production ; 4) les critères de production et de biodiversité sont modélisés à partir des variables de décision qui formalisent les mesures appliquées dans chaque paysage ; et 5) le critère de biodiversité choisi, le nombre d'espèces dont l'état de conservation est préoccupant dans le territoire, a un sens. Pour

autant, le modèle est volontairement très simple ; il repose sur des relations non-prouvées entre les variables de décision et les critères de production et de biodiversité ; il ne prend pas en compte les effets potentiellement nocifs de l'intensification des terres en cultures sur les espèces dont l'état de conservation est préoccupant ; et le critère de biodiversité choisi se prête difficilement à des changements d'échelles, puisqu'il est impossible de calculer le nombre total d'espèces dans un système composé de plusieurs paysages en sommant simplement les nombres d'espèces de chaque paysage. Il semble pouvoir difficilement s'appliquer à un ensemble de multiples paysages comme par exemple un pays.

Deuxièmement, Butsic et Kuemmerle (2015) proposent un modèle théorique qui répond aux critiques 1 et 5 identifiées ci-dessus, et permet de changer de perspectives sur le débat land sparing/ land sharing et révéler des solutions optimales et complexes. Leur modèle divise le système en différentes unités de gestion indépendantes. A chaque unité de gestion peut être attribué un niveau de rendement. Des zones protégées et zones agricoles d'intensité variable peuvent ainsi être associées pour construire des stratégies d'usage des terres au-delà de la dichotomie sparing / sharing. Le problème est ensuite analysé à l'aide d'une approche d'optimisation. Celle-ci maximise la production en maintenant l'abondance de toutes les espèces considérées ou maximise les abondances de toutes les espèces en maintenant une production fixée. Ce modèle constitue une avancée significative dans la façon de formuler le problème des stratégies d'usage des terres pour concilier production et biodiversité, mais il ne répond pas aux critiques 2 à 4. Il s'appuie sur des courbes théoriques liant la densité de chaque espèce au rendement et ne prend en compte ni une éventuelle hétérogénéité spatiale, ni les interactions entre les types d'usage des terres. De plus, il n'a jamais (à notre connaissance) été testé avec des données empiriques.

Finalement, Teillard et al. (2016) adaptent le modèle proposé par Green et al (2005) et le testent avec des données d'observation sur les principaux agroécosystèmes français. Leur modèle ne vise pas, comme dans le schéma sparing / sharing classique, à répartir les terres disponibles entre zones agricoles et zones protégées mais à associer différents types d'agriculture pour concilier biodiversité et production agricole. La France est divisée en Petites Régions Agricoles (PRA) supposées gérées de manière homogène et indépendante. Le modèle est spatialement explicite et chacune des N = 590 PRA prises en compte dans l'analyse est gérée indépendamment, ce qui permet d'envisager un grand nombre de stratégies. Toute allocation de l'intensité agricole, définie comme le ratio entre la dépense

en intrants et la surface agricole (c'est-à-dire une valeur par PRA) définit une stratégie d'usage des terres agricoles et détermine un niveau de production et de biodiversité. Le niveau d'intensité d'une PRA détermine directement son niveau de production alors que la relation entre l'intensité et les caractéristiques des communautés d'oiseaux qui y vivent est plus complexe et fait intervenir des variables climatiques, l'utilisation des sols (supposée constante) et l'intensité des PRA voisines. Ce modèle est ensuite utilisé pour révéler des stratégies qui maximisent simultanément la productivité moyenne et la variabilité des communautés d'oiseaux, dans le cadre de trois scénarios : extensification, intensification, et réallocation de l'intensité.

Tableau I-2 Cinq critiques des bonnes pratiques en matière de land sparing/land sharing et exemples de solutions. PRA, petite région agricole

	Critique	Solutions proposées dans la littérature
1	Un champ des possibles réduits à deux « mauvaises » solutions	Modélisation spatialement explicite où chaque parcelle du paysage peut être gérée indépendamment des autres (Butsic 2015, Teillard 2016)
2	Absence de prise en compte de l'hétérogénéité des conditions locales	Prise en compte de variables climatiques (Teillard, 2016) ou de différences de potentiel de production (Ekroos 2014)
3	Absence de prise en compte des interactions entre réserve et zones cultivées	Approche paysagère du lien entre agriculture et biodiversité (Ekroos 2014) Prise en compte de l'intensité des PRA voisines (Teillard, 2016)
4	Hypothèse de causalité directe entre rendement et densité de chaque espèce	Variables de management communes : -intensité agricole pour Teillard (2016) -intensité et proportion d'habitats hors culture Ekroos (2014). Ces auteurs considèrent de plus un lien de causalité entre présence d'espèces qui fournissent des services et production
5	Critère de biodiversité discutable	-maintien de toutes les espèces à un niveau jugé suffisant (Butsic 2015) - nombre d'espèces d'intérêt dans le territoire (Ekroos 2014)

Le modèle proposé par Teillard (2016) répond partiellement aux quatre premières critiques énoncées ci-dessus (en 1.2.3). Il élargit le champ des possibles (critique 1) en permettant la gestion de chaque PRA de façon indépendante des autres. L'hétérogénéité des conditions locales et l'intensité des PRA voisines sont prises en compte dans le calcul de la biodiversité, ce qui permet de répondre partiellement aux critiques 2 et 3. Il s'émancipe des courbes rendement/densité (critique 4) par le biais d'un variable de décision qui impacte à la fois rendement et biodiversité.

1.3.4 Lacunes de recherche pour révéler des solutions pour optimiser production et biodiversité

Le travail de Teillard et al. (2016) comporte, à notre avis, trois principales faiblesses.

La première concerne le critère de biodiversité. Les critères optimisés sont les coefficients de variation à travers toutes les PRA de plusieurs indices qui caractérisent les communautés d'oiseaux au sein d'une PRA, comme l'indice trophique, l'indice de spécialisation prairies et l'indice de spécialisation. La performance de biodiversité est élevée quand les PRA abritent des communautés très différentes c'est-à-dire quand certaines PRA sont dominées par des généralistes et d'autres par des spécialistes ; ou encore quand certaines PRA sont dominées par des insectivores et d'autres par des granivores, etc. **Ce critère de biodiversité favorise ainsi les communautés qui ont un indice moyen (trophique, de spécialisation ou de spécialisation prairies) extrême**. Or, pour avoir un indice moyen extrême, une communauté doit être dominée par des individus ayant des caractéristiques similaires. Dans le cas de l'indice de spécialisation, les communautés qui ont l'indice de spécialisation le plus bas sont dominées par des généralistes. Considérant que les espèces généralistes remplacent dans les milieux perturbés les espèces spécialistes (Clavel et al. 2011) et que les spécialistes agricoles sont particulièrement en déclin (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006), il nous semble très discutable de vouloir favoriser des communautés dominées par des généralistes. De l'autre côté, les communautés les plus spécialisées sont des communautés pauvres en espèces (Filippi-Codaccioni et al. 2010a) avec peu d'individus. S'il est exact que ces communautés sont dominées par des spécialistes des grandes cultures qu'il faut protéger (par exemple : Alouette des champs, Bruant proyer, et Caille des blés) ce ne sont pas les communautés où ces espèces sont les plus abondantes, mais les communautés où aucune autre espèce n'est présente. **Ce critère de biodiversité favorise ainsi les communautés les plus homogènes ou les plus pauvres.** Dans le cas de l'indice de spécialisation en prairies, favoriser les communautés avec un indice extrême a un peu plus de sens, puisque les

communautés dominées par des spécialistes des prairies sont aussi généralement assez riches en espèces et caractéristiques de régions spécialisées en élevage extensif.

La deuxième faiblesse du travail de Teillard et al. (2016) concerne le critère de production et la relation fonctionnelle entre intensité agricole et production. En effet, le critère de production est la moyenne des rendements de toutes les PRA, et ne prend pas du tout en compte les différences de surfaces agricoles utiles. Comme les surfaces agricoles utiles diffèrent beaucoup entre PRA (coefficient de Gini = 0.5, courbe de Lorenz en figure I-5), il serait probablement mieux de prendre en compte ces différences. De plus, la relation fonctionnelle entre intensité agricole et production ignore le contexte, notamment l'utilisation des sols (pourtant incluse dans les relations avec la biodiversité) et le climat alors que de nombreux travaux en agronomie soulignent l'importance de celui-ci. Le scénario « intensification » envisage une intensification des zones à faible potentiel pédoclimatique actuellement en élevage extensif qui permettrait d'augmenter considérablement la production mais ferait disparaître les communautés d'oiseaux caractéristiques de ces zones. Dans la réalité, une telle intensification se heurterait probablement à des contraintes pédoclimatiques et économiques.

La dernière faiblesse du travail de Teillard et al. (2016) repose dans la variable de management choisie, qui ne permet pas de séparer les trois grands pans de l'intensification agricole identifiés en 1.3.1 : l'intensification des pratiques à l'échelle du champ, l'intensification de la production végétale à l'échelle du paysage, et l'intensification de la production animale à l'échelle du paysage.

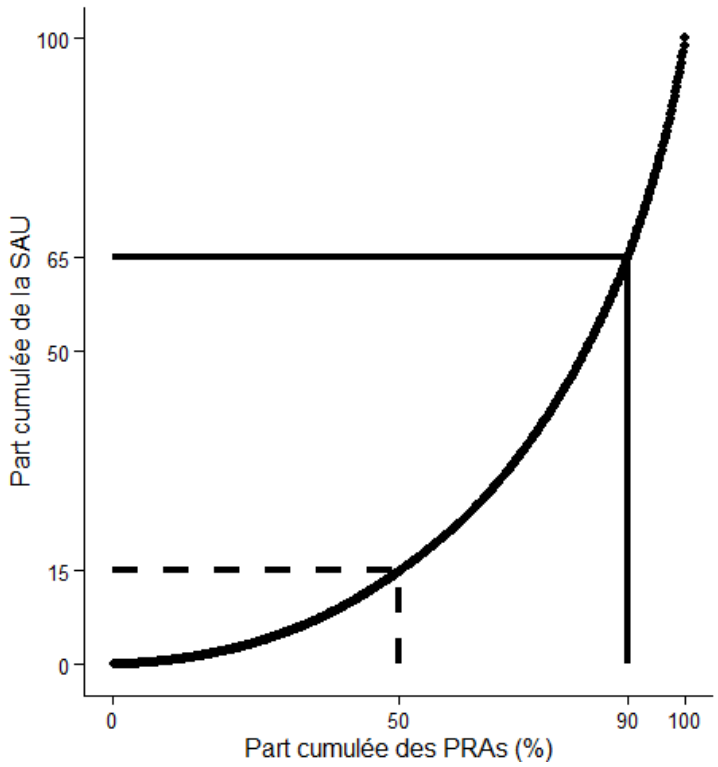


Figure I-5 Courbe de Lorenz des surfaces agricoles cumulées dans les PRA considérées dans Teillard et al. (2016). Les 50% de petites régions agricoles avec les surfaces agricoles les plus faibles constituent moins de 15% de la surface agricole totale (lignes pointillées) ; les 10% de petites régions agricoles avec la plus grande surface agricole constituent 35% de la surface agricole totale (lignes pleines)

1.4 Questions de recherche

Des nombreux travaux qui ont cherché des solutions pour concilier protection des oiseaux communs et production agricole se dégagent trois enseignements. L'intensification des pratiques à l'échelle du champ a généralement des effets négatifs sur les oiseaux, en particulier les espèces spécialistes, et en particulier en paysage simplifié. En grandes cultures, la simplification des paysages est favorable aux spécialistes des terres arables mais défavorables à toutes les autres espèces, beaucoup plus nombreuses. L'élevage extensif de ruminants est généralement favorable aux oiseaux prairiaux, qui sont très vulnérables à l'intensification à l'échelle du champ. Les impacts paysagers de l'intensification de l'élevage des ruminants sont moins bien connus.

L'objectif de cette thèse est le suivant :

Révéler des stratégies pour enrayer le déclin des oiseaux agricoles tout en maintenant la production dans un territoire partagé entre grandes cultures et élevage de ruminants

Il se décline en 3 ensembles de sous-questions qui seront traitées dans les 3 chapitres de cette thèse.

- **Quelles est la forme des compromis entre production et biodiversité locale ?**

Il s'agit ici déterminer la forme des compromis entre biodiversité locale et production agricole. Nous nous attendons à observer des pertes de biodiversité le long de différents gradients de production. Nous voulons vérifier si ces pertes sont plus abruptes dans les régions spécialisées en grandes cultures, qui ont de hauts niveaux de production végétale et des paysages simplifiés. Cela se traduirait par des relations production/biodiversité de forme concave.

- **Comment les communautés d'oiseaux sont-elles modifiées le long des différents gradients de production ?**

Il s'agit ici d'analyser les changements fonctionnels et compositionnels des communautés d'oiseaux le long de gradients de production de viande, de lait, et de produit végétaux. Ce chapitre devrait permettre de comparer de façon qualitative l'effet de l'intensification de la production végétale et de la production de lait sur les communautés d'oiseaux et de déterminer quels groupes fonctionnels sont impactés par chaque type de production.

- **Comment les stratégies qui maximisent les abondances d'oiseaux agricoles en maintenant la production se différencient-elles dans les régions d'élevage et les régions de grandes cultures ?**

Il s'agit ici d'un travail de modélisation qui vise à révéler à l'échelle de la France une stratégie qui optimise la moyenne géométrique des abondances d'oiseaux agricole sous une double contrainte de production animale et végétale. Les changements envisagés en régions d'élevage et en régions de grandes cultures seront comparés.

Après un chapitre méthodologique (chapitre II), ces trois sous-questions seront abordées au cours de trois chapitres successifs (chapitres III, IV, et V). Les résultats obtenus seront ensuite discutés dans le chapitre VI.

Références utilisées dans l'introduction

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective, 2014. La statistique, l'évaluation et la prospective agricole [WWW Document]. URL http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/ (accessed 10.15.14).

Allan, B.F., Langerhans, R.B., Ryberg, W.A., Landesman, and others, 2009. Ecological correlates of risk and incidence of West Nile virus in the United States. Oecologia 158, 699–708. doi:10.1007/s00442-008-1169-9

Aubertin, C., Rodary, E. (Eds.), 2008. Aires protégées, espaces durables ? IRD éd., Marseille, France.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth/'s sixth mass extinction already arrived? Nature 471, 51–57. doi:10.1038/nature09678

Bartuszevige, A.M., Gorchov, D.L., 2006. Avian Seed Dispersal of an Invasive Shrub. Biol. Invasions 8, 1013–1022. doi:10.1007/s10530-005-3634-2

Bas, Y., Renard, M., Jiguet, F., 2009. Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. Agric. Ecosyst. Environ. 134, 143–147. doi:10.1016/j.agee.2009.06.006

Batáry, P., Dicks, L.V., Kleijn, D., Sutherland, W.J., 2015. The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. Conserv. Biol. 29, 1006–1016. doi:10.1111/cobi.12536

Beus, C.E., Dunlap, R.E., 1992. The Alternative-Conventional Agriculture Debate: Where Do Agricultural Faculty Stand? 1. Rural Sociol. 57, 363–380.

Beus, C.E., Dunlap, R.E., 1990. Conventional versus Alternative Agriculture: The Paradigmatic Roots of the Debate*. Rural Sociol. 55, 590–616. doi:10.1111/j.1549-0831.1990.tb00699.x

Bonjean, L.-B., 1861. Rapport sur diverses pétitions demandant des mesures protectrices des oiseaux utiles à l'agriculture. impr. C. Lahure, Paris, France.

Bucher, E.H., Bocco, P.J., 2009. Reassessing the importance of granivorous pigeons as massive, long-distance seed dispersers. Ecology 90, 2321–2327. doi:10.1890/08-2077.1

Butsic, V., Kuemmerle, T., 2015. Using optimization methods to align food production and biodiversity conservation beyond land sharing and land sparing. Ecol. Appl. 25, 589–595. doi:10.1890/14-1927.1

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67. doi:10.1038/nature11148

Chan, K.M.A., Satterfield, T., Goldstein, J., 2012. Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. Ecol. Econ. 74, 8–18. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.11.011

Chiron, F., Chargé, R., Julliard, R., Jiguet, F., Muratet, A., 2014. Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. Agric. Ecosyst. Environ. 185, 153–160. doi:10.1016/j.agee.2013.12.013

Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? Front. Ecol. Environ. 9, 222–228. doi:10.1890/080216

Collen, B., Loh, J., Whitmee, S., McRAE, L., Amin, R., Baillie, J.E.M., 2009. Monitoring Change in Vertebrate Abundance: the Living Planet Index. Conserv. Biol. 23, 317–327. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.01117.x

Craine, J.M., Reich, P.B., David Tilman, G., Ellsworth, D., Fargione, J., Knops, J., Naeem, S., 2003. The role of plant species in biomass production and response to elevated CO2 and N. Ecol. Lett. 6, 623–625.

Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., 2014. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. Agric. Ecosyst. Environ., Biodiversity of Palaearctic grasslands: processes, patterns and conservation 182, 1–14. doi:10.1016/j.agee.2013.12.015

Desquilbet, M., Dorin, B., Couvet, D., 2013. Land sharing vs. land sparing for biodiversity: How agricultural markets make the difference (TSE Working Paper No. 13–435). Toulouse School of Economics (TSE).

Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. Glob. Ecol. Biogeogr. 17, 252–261. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x

Devun, J., Guinot, C., 2012. Alimentation des bovins : Rations moyennes et autonomie alimentaire. Institut de l'Elevage. 43 pages.

Diamond, J.M., 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. Biol. Conserv. 7, 129–146.

Domingues, J.P., Gameiro, A.H., Bonaudo, T. Gabrielle, B., Tichit, M., 2016. Livestock farming system diversity and resource use efficiency – What the history tells for France? Presentation at the 67th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science Belfast UK

Donald, P.F., Gree, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc. Biol. Sci. 268, 25–29. doi:10.1098/rspb.2000.1325

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. Agric. Ecosyst. Environ. 116, 189–196. doi:10.1016/j.agee.2006.02.007

Doxa, A., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Devictor, V., Jiguet, F., 2012. Preventing biotic homogenization of farmland bird communities: The role of High Nature Value farmland. Agric. Ecosyst. Environ. 148, 83–88. doi:10.1016/j.agee.2011.11.020

Driscoll, D.A., Banks, S.C., Barton, P.S., Lindenmayer, D.B., Smith, A.L., 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. Trends Ecol. Evol. 28, 605–613. doi:10.1016/j.tree.2013.06.010

Durant, D., Tichit, M., Kernéïs, E., Fritz, H., 2007. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives—a review. Biodivers. Conserv. 17, 2275–2295. doi:10.1007/s10531-007-9310-3

Ekroos, J., Kuussaari, M., Tiainen, J., Heliola, J., Seimola, T., Helenius, J., 2013. Correlations in species richness between taxa depend on habitat, scale and landscape context. Ecol. Indic. 34, 528–535. doi:10.1016/j.ecolind.2013.06.015

Ekroos, J., Olsson, O., Rundlof, M., Watzold, F., Smith, H.G., 2014. Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? Biol. Conserv. 172, 65–71. doi:10.1016/j.biocon.2014.02.013

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J., Julliard, R., 2010. Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. Biol. Conserv. 143, 883–890. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.035

Fischer, J., Abson, D.J., Butsic, V., Chappell, M.J., Ekroos, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Smith, H.G., von Wehrden, H., 2014. Land Sparing Versus Land Sharing: Moving Forward. Conserv. Lett. 7, 149–157. doi:10.1111/conl.12084

Ford, C., 2004. Nature, Culture and Conservation in France and Her Colonies, 1840-1940. Past Present 173–198.

Franklin, J.F., Lindenmayer, D.B., 2009. Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. Proc. Natl. Acad. Sci. 106, 349–350. doi:10.1073/pnas.0812016105

Gamfeldt, L., Hillebrand, H., Jonsson, P.R., 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. Ecology 89, 1223–1231. doi:10.1890/06-2091.1

Gibbons, D., Morrissey, C., Mineau, P., 2015. A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. Environ. Sci. Pollut. Res. 22, 103–118. doi:10.1007/s11356-014-3180-5

Grau, R., Kuemmerle, T., Macchi, L., 2013. Beyond "land sparing versus land sharing": environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. Curr. Opin. Environ. Sustain., Human settlements and industrial systems 5, 477–483. doi:10.1016/j.cosust.2013.06.001

Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A., 2005. Farming and the Fate of Wild Nature. Science 307, 550–555. doi:10.1126/science.1106049

Gregory, R.D., van Strien, A., 2010. Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. Ornithol. Sci. 9, 3–22.
Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzar, C., Gingrich, S., Lucht, W., Fischer-Kowalski, M., 2007. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 12942–12947.
Haberl, H., Plutzar, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Pollheimer, M., Schulz, N.B., 2005. Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. Agric. Ecosyst. Environ. 110, 119–131. doi:10.1016/j.agee.2005.03.009
Haberl, H., Schulz, N.B., Plutzar, C., Erb, K.H., Krausmann, and others, 2004. Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 102, 213–218. doi:10.1016/j.agee.2003.07.004
Hamonville, J.C.L.T., 1898. Atlas de poche des oiseaux de France, Belgique et Suisse, utiles ou nuisibles. P. Klincksieck, Paris, France.
Hinsley, S.., Bellamy, P.., 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. J. Environ. Manage. 60, 33–49. doi:10.1006/jema.2000.0360
Hodgson, J.A., Kunin, W.E., Thomas, C.D., Benton, T.G., Gabriel, D., 2010. Comparing organic farming and land sparing: optimizing yield and butterfly populations at a landscape scale. Ecol. Lett. 13, 1358–1367. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01528.x
Holland, J., Hutchison, M., Smith, B., Aebischer, N., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. Ann. Appl. Biol. 148, 49–71. doi:10.1111/j.1744-7348.2006.00039.x
Holmes, R.J., Froud-Williams, R.J., 2005. Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. Agric. Ecosyst. Environ. 105, 23–27. doi:10.1016/j.agee.2004.06.005
Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O'Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature 486, 105–108. doi:10.1038/nature11118

House, G.J., Parmelee, R.W., 1985. Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. Soil Tillage Res. 5, 351–360. doi:10.1016/S0167-1987(85)80003-9
Hulme, P.E., 2002. Seed-eaters: Seed Dispersal, Destruction and Demography, in: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (Eds.), Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Wallingford, Oxon, UK, Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord, pp. 257–173.
Inger, R., Gregory, R., Duffy, J.P., Stott, I., Voříšek, P., Gaston, K.J., 2014. Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. Ecol. Lett. n/a-n/a. doi:10.1111/ele.12387
Insee, 2015. Population - Évolution de la population [WWW Document]. URL http://www.insee.fr/fr/themes/document.asp?ref_id=T12F031 (accessed 9.23.15).
Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., and others, 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. Nature 477, 199–202. doi:10.1038/nature10282
Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., Chiron, F., 2016. Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. 216, 9–22. doi:10.1016/j.agee.2015.09.017
Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Glob. Change Biol. 13, 1672–1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x
Jules, E.S., Shahani, P., 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. J. Veg. Sci. 14, 459–464. doi:10.1111/j.1654-1103.2003.tb02172.x

Julliard, R., Jiguet, F., Couvet, D., 2004. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? Glob. Change Biol. 10, 148–154. doi:10.1111/j.1365-2486.2003.00723.x
Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Zimmermann, N., 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. Quat. Sci. Rev. 28, 3016–3034. doi:10.1016/j.quascirev.2009.09.028
Kremen, C., 2015. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. Ann. N. Y. Acad. Sci. n/a-n/a. doi:10.1111/nyas.12845
Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? Ecol. Lett. 8, 468–479. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x
Kronenberg, J., 2014. What can the current debate on ecosystem services learn from the past? Lessons from economic ornithology. Geoforum 55, 164–177.
Labuschagne, L., Swanepoel, L.H., Taylor, P.J., Belmain, S.R., Keith, M., 2016. Are avian predators effective biological control agents for rodent pest management in agricultural systems? Biol. Control 101, 94–102. doi:10.1016/j.biocontrol.2016.07.003
Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. Annu. Rev. Entomol. 45, 175–201. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.175
Law, E.A., Wilson, K.A., 2015. Providing context for the land-sharing and land-sparing debate. Conserv. Lett. n/a-n/a. doi:10.1111/conl.12168
Lenda, M., Skórka, P., Knops, J.M.H., Moroń, D., Tworek, S., Woyciechowski, M., 2012. Plant establishment and invasions: an increase in a seed disperser combined with land abandonment causes an invasion of the non-native walnut in Europe. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 279, 1491–1497. doi:10.1098/rspb.2011.2153
Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R., 2009. Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40, 573–592. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320
MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J., Etats-Unis d'Amérique.

Mäntylä, E., Klemola, T., Laaksonen, T., 2010. Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. Oecologia 165, 143–151. doi:10.1007/s00442-010-1774-2
Marshall, E.J.P., Brain, P., 1999. The horizontal movement of seeds in arable soil by different soil cultivation methods. J. Appl. Ecol. 36, 443–454. doi:10.1046/j.1365-2664.1999.00412.x
Mazoyer, M., Roudart, L. (Eds.), 2005. La fracture agricole et alimentaire mondiale: nourrir l'humanité aujourd'hui et demain. Universalis, Paris, France.
Mazoyer, M., Roudart, L., 1997. Histoire des agricultures du monde: du néolithique à la crise contemporaine. Éd. du Seuil, DL 1997, Paris, France.
Mccracken, D.I., Tallowin, J.R., 2004. Swards and structure: the interactions between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. Ibis 146, 108–114. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00360.x
McKinney ML, Lockwood JL, 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol. Evol. 14, 450–453.
McLaughlin, A., Mineau, P., 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. 55, 201–212. doi:10.1016/0167-8809(95)00609-V
Mooney, K.A., Gruner, D.S., Barber, N.A., Van Bael, S.A., Philpott, S.M., Greenberg, R., 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. Proc. Natl. Acad. Sci. 107, 7335–7340.
Murphy, H.T., Lovett-Doust, J., 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? Oikos 105, 3–14. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12754.x
Musitelli, F., Romano, A., Møller, A.P., Ambrosini, R., 2016. Effects of livestock farming on birds of rural areas in Europe. Biodivers. Conserv. 25, 615–631. doi:10.1007/s10531-016-1087-9

Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. Ibis 146, 579–600. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x

Olden, J.D., 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. J. Biogeogr. 33, 2027–2039. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x

Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends Ecol. Evol. 19, 18–24. doi:10.1016/j.tree.2003.09.010

Orłowski, G., Czarnecka, J., 2009. Granivory of birds and seed dispersal : viable seeds of Amaranthus retroflexus L. recovered from the droppings of the Grey Patridge Perdix perdix L. Pol. J. Ecol. Vol. 57, 191–196.

Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., and others, 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. Science 330, 1496–1501. doi:10.1126/science.1196624

Pereira, H.M., Navarro, L.M., Martins, I.S., 2012. Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. Annu. Rev. Environ. Resour. 37, 25–50. doi:10.1146/annurev-environ-042911-093511

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. Science 333, 1289–1291. doi:10.1126/science.1208742

Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A.S., Onsi, D.E., Corzilius, D.B., 1992. Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forestry Systems. BioScience 42, 354–362. doi:10.2307/1311782

Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., Sexton, J.O., 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science 344, 1246752. doi:10.1126/science.1246752

Prasifka, J.R., Hellmich, R.L., Dively, G.P., Lewis, L.C., 2005. Assessing the Effects of Pest Management on Nontarget Arthropods: The Influence of Plot Size and Isolation. Environ. Entomol. 34, 1181–1192. doi:10.1093/ee/34.5.1181

Prugh, L.R., Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S., 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 20770–20775. doi:10.1073/pnas.0806080105

Ramankutty, N., Evan, A.T., Monfreda, C., Foley, J.A., 2008. Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. Glob. Biogeochem. Cycles 22, GB1003. doi:10.1029/2007GB002952

Ramankutty, N., Foley, J.A., 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. Glob. Biogeochem. Cycles 13, 997–1027. doi:10.1029/1999GB900046

Sabatier, R., Doyen, L., Tichit, M., 2014. Heterogeneity and the trade-off between ecological and productive functions of agro-landscapes: A model of cattle–bird interactions in a grassland agroecosystem. Agric. Syst., Designing sustainable agricultural production systems for a changing world: Methods and applications 126, 38–49. doi:10.1016/j.agsy.2013.02.008

Sabatier, R., Durant, D., Ferchichi, S., Haranne, K., Léger, F., Tichit, M., 2016. Effect of cattle trampling on ground nesting birds on pastures: an experiment with artificial nests. Eur. J. Ecol. 1, 5–11. doi:10.1515/eje-2015-0012

Sabatier, R., Durant, D., Hazard, L., Lauvie, A., Lécrivain, E., Magda, D., Martel, G., Roche, B., De Sainte Marie, C., d'Eyry, F.T., others, 2015. Towards biodiversity-based livestock systems: review of evidence and options for improvement. CAB Rev. Perspect. Agric. Vet. Sci. Nutr. Nat. Resour. 10, 1–13.

Simberloff, D.S., Abele, L.G., 1976. Island biogeography theory and conservation practice. Science 191, 285–286. doi:10.1126/science.191.4224.285

Solis, J.C., de Lope, F., 1995. Nest and Egg Crypsis in the Ground-Nesting Stone Curlew Burhinus oedicnemus. J. Avian Biol. 26, 135. doi:10.2307/3677062

Steinfeld, H., Wassenaar, T., Jutzi, S., 2006. Livestock production systems in developing countries: status, drivers, trends. Rev. Sci. Tech. Int. Off. Epizoot. 25, 505–516.

Sukhdev, P., 2010. The economics of ecosystems and biodiversity mainstreaming the economics of nature: a synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB. TEEB, [S.l.].

Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F., Tichit, M., 2014. Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. Biol Conserv 176:243–251. doi: 10.1016/j.biocon.2014.06.001

Teillard, F., Doyen, L., Dross, C., Jiguet, F., Tichit, M., 2016. Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. Reg. Environ. Change. doi:10.1007/s10113-016-0947-x

Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. PLoS ONE 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674

Timmermann, A., Damgaard, C., Strandberg, M.T., Svenning, J.-C., 2015. Pervasive early 21st-century vegetation changes across Danish semi-natural ecosystems: more losers than winners and a shift towards competitive, tall-growing species. J. Appl. Ecol. 52, 21–30. doi:10.1111/1365-2664.12374

Trewavas, A.J., 2001. The population/biodiversity paradox. Agricultural efficiency to save wilderness. Plant Physiol. 125, 174–179.

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005a. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol. Lett. 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x

Tscharntke, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J.J.A., 2005b. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop—noncrop interface. Ann. Zool. Fenn. 42, 421–432.

Vance-Chalcraft, H.D., Rosenheim, J.A., Vonesh, J.R., Osenberg, C.W., Sih, A., 2007. The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. Ecology 88, 2689–2696. doi:10.1890/06-1869.1

46Vandewalle, M., Bello, F. de, Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Silva, P.M. da, Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodivers. Conserv. 19, 2921–2947. doi:10.1007/s10531-010-9798-9

Vera, F.W.M., 2000. Grazing ecology and forest history. Wallingford (Oxon), Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord, Etats-Unis d'Amérique.

Vickery, J., Carter, N., Fuller, R.J., 2002. The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. Agric. Ecosyst. Environ., The Ecology of Field Margins in European Farming Systems 89, 41–52. doi:10.1016/S0167-8809(01)00317-6

Waggoner, P.E., 1996. How Much Land Can Ten Billion People Spare for Nature? Daedalus 125, 73–93.

Wenny, D.G., DeVault, T.L., Johnson, M.D., Kelly, D., H. Sekercioglu, C., Tomback, D.F., Whelan, C.J., 2011. The Need to Quantify Ecosystem Services Provided by Birds. The Auk 128, 1–14. doi:10.1525/auk.2011.10248

Whittingham, M.J., Evans, K.L., 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. Ibis 146, 210–220. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00370.x

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agric. Ecosyst. Environ. 75, 13–30. doi:10.1016/S0167-8809(99)00064-X

II. Méthodologie générale

2.1 Zone d'étude

Ce travail est centré sur les milieux agricoles en France métropolitaine hors Corse. Les milieux agricoles sont très importants pour la protection de la biodiversité en France. Ils occupent la moitié du territoire métropolitain et près du tiers des espaces du réseau Natura 2000 (79/409/CEE), qui sont des espaces jugés dignes d'être protégés de par la rareté ou la fragilité des espèces qui y vivent (MEEM 2014). L'élevage traditionnel, qui est présent dans cinq des sept parcs nationaux présents sur le territoire métropolitain, est lui-même considéré comme un patrimoine culturel à préserver.

Au cours de la seconde moitié du XXème siècle, l'agriculture en France a connu dans la plupart des régions une industrialisation des modes de production, basée sur l'amélioration génétique des animaux et des plantes, l'utilisation massive d'intrants (engrais, produits phytosanitaires, antibiotiques, et aliments), la spécialisation des exploitations et des régions, et la généralisation de la mécanisation (Flamant 2010). Cette industrialisation a permis un bond énorme de productivité (par exemple figure II-1a), associé à une diminution considérable de la main d'œuvre agricole (Figure II-1b).

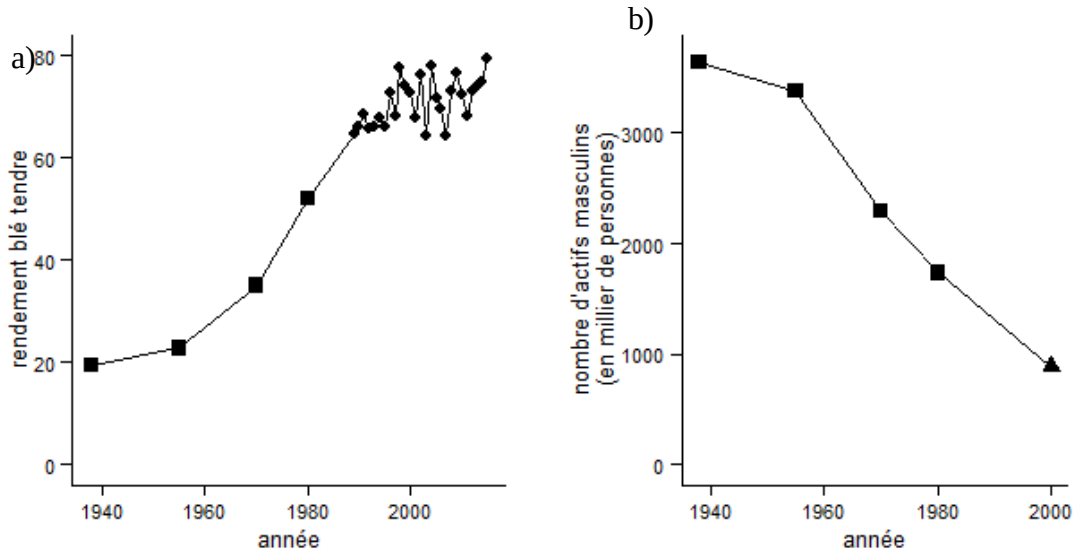


Figure II-1 Conséquences de l'industrialisation agricole en France. a, évolution des rendements du blé tendre entre 1938 et 2000; b, évolution du nombre d'actifs agricoles masculins pendant la même période. Source : carrés (données entre 1938 et 1980), Cavailhes et al. (1987) ; losanges (rendements après 1989), statistiques agricoles annuelles (Agreste-MAAF 2014); triangle (nombre d'actifs de sexe masculin en 2000), recensement agricole 2000 (Agreste-MAAF 2014). Seuls les actifs de sexe masculins sont représentés parce qu'il est difficile de trouver des données pour le nombre de femmes actives agricoles avant 1980.

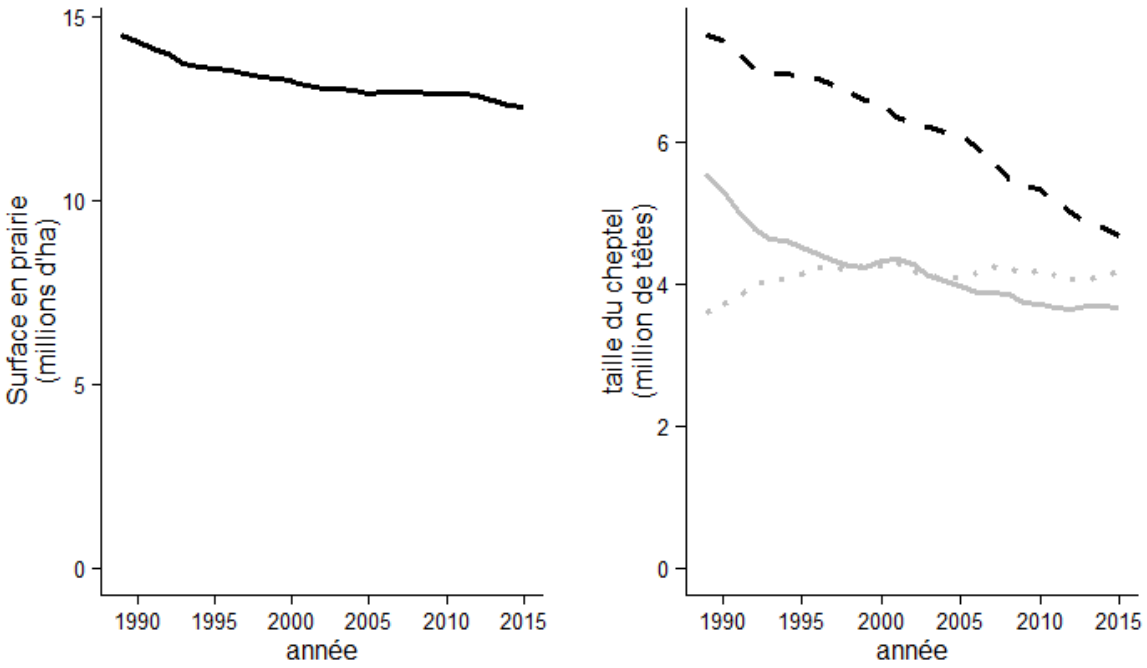


Figure II-2 Evolution des surfaces en prairies et de la taille des principaux cheptels depuis 1989. Ligne noire pleine, surfaces en prairies ; ligne noire en tirets, taille du cheptel de brebis ; ligne grise pleine, taille du cheptel de vaches laitières ; ligne grise pointillée, taille du cheptel de vaches allaitantes. Source : Statistiques agricoles annuelles (Agreste – MAAF 2014)

L'agriculture en France est très structurée spatialement (Teillard et al. 2012; Perrot et al. 2013), en raison de conditions pédoclimatiques et de trajectoires historiques contrastées selon les régions. L'élevage est présent dans la quasi-totalité du territoire, malgré un repli marqué des surfaces en prairies et de la taille du cheptel laitier depuis les années 1970 (Figure II-2, Perrot et al. 2013). Son emprise territoriale et les systèmes de production varient selon les régions (Perrot et al. 2013). La figure II-3 et le tableau II-1 montrent la répartition géographique des « grandes zones d'élevage » (GRE) définies par Perrot et al. (2013). Le bassin parisien et une partie du sud-ouest très fertiles (GRE 0) sont spécialisés en grandes cultures, avec une faible présence de polyculture-élevage. Dans certaines zones traditionnellement consacrées à la polyculture élevage (GRE 1.1), l'élevage est en régression et la taille du cheptel diminue. L'ouest de la France (Bretagne et une partie du Pays de la Loire, GRE 2) et les pieds des montagnes (GRE 2.1) sont très spécialisés en élevage intensif, avec des élevages laitiers, porcins, et de volailles dans l'ouest, et plus de bovins allaitants ou d'ovins dans les piémonts. Les zones herbagères de plaines du Nord-Ouest et du Nord-Est (GRE 3 et 4), orientées vers la production laitière, ont été marquées ces dernières années par un recul des prairies particulièrement important. Les montagnes (GRE 6, 6.1, et 7) et les zones pastorales (GRE 5 et 5.1) sont caractérisées par un élevage plus extensif et basé sur des systèmes herbagers, avec une part importante des exploitations sous signe de qualité.

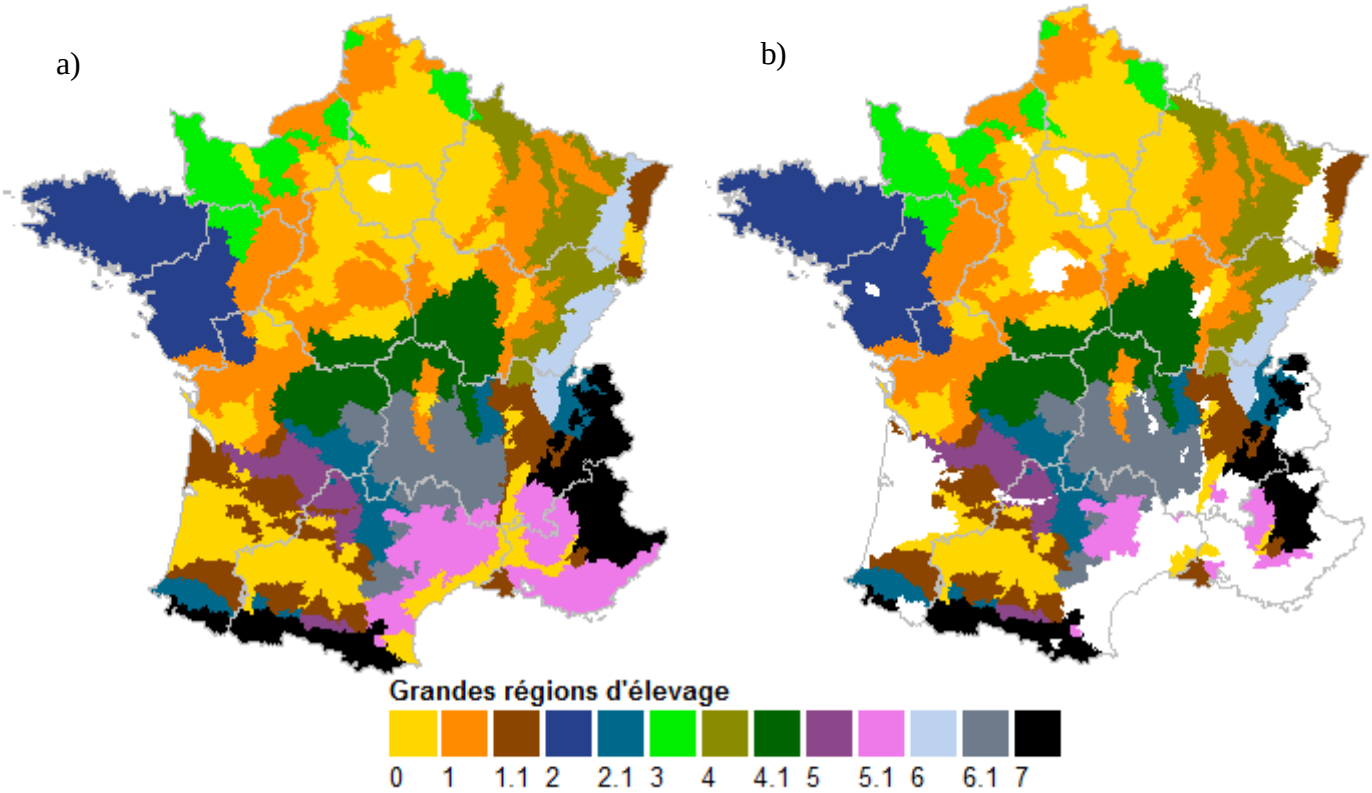


Figure II-3 Carte des grandes zones d'élevage (Perrot et al. 2013). (a), carte complète ; (b), carte des grandes zones d'élevage où sont représentées les PRA prises en compte dans notre analyse. Les PRA viticoles (autour de Bordeaux et région Méditerranéenne), urbaines (autour de Paris) ou forestières (Landes et Sologne) apparaissent en blanc dans la figue 5b.

Tableau II-1 Nom des grandes régions d'élevage (Perrot et al. 2013).

Code	Nom de la grande région d'élevage (GRE)
0	Zones de grandes cultures ou sans élevage
1	Zone de polyculture-élevage du Bassin Parisien
1.1	Zone de polyculture-élevage du Bassin Aquitain, Rhône-Alpes, Alsace (régression plus rapide de l'élevage)
2	Zone intensive du Grand Ouest (zone laitière avec alternatives à l'élevage)
2.1	Piémonts intensifs (zone à dominante viande avec peu d'alternatives)
3	Zone herbagère du Nord-Ouest
4	Zone herbagère du Nord-Est (de tradition laitière)
4.1	Zone herbagère du Nord Massif-Central (de tradition allaitante)
5	Zone pastorale des causses et coteaux du Sud-Ouest
5.1	Zone pastorale méditerranéenne
6	Montagnes humides de Franche-Comté et des Vosges (forte spécialisation laitière)
6.1	Montagnes humides d'Auvergne et du Massif Central (mixité lait-viande)
7	Haute-Montagne

L'essentiel de la production en céréales et oléo-protéagineux (75%) se situe dans les régions de grandes cultures ou de polycultures-élevage (Figure II-4a). La moitié de la production de lait est concentrée sur l'ouest intensif, le nord-ouest ou les piémonts (Figure II-4b). La production de viande est importante non seulement dans l'ouest, mais aussi dans le Massif Central et dans toutes les zones herbagères (Figure II-4c).

Notre unité d'analyse est la « Petite Région Agricole » (PRA). Le zonage « Petites Régions Agricoles » est un zonage cohérent avec les limites administratives utilisé depuis 1946 par l'INSEE et par le ministère de l'agriculture comme unité statistique pour étudier l'évolution de l'agriculture. Il a plusieurs fois été utilisé pour étudier les conséquences de l'agriculture et des politiques agricoles sur les communautés d'oiseaux (Teillard et al. 2014; Princé et al. 2012; Mouysset et al. 2011). La superficie moyenne d'une PRA est 770 km², mais les superficies sont très variables entre PRA (écart-type ≈ 720 km²). De taille intermédiaire entre la commune (15 km² en moyenne) et le département (environ 5 800 km² en moyenne), ce zonage permet de différencier des situations géographiques (montagne, sol, climat) parfois très contrastées au sein d'un même département, tout en restant suffisamment large pour que la plupart des données soient publiques.

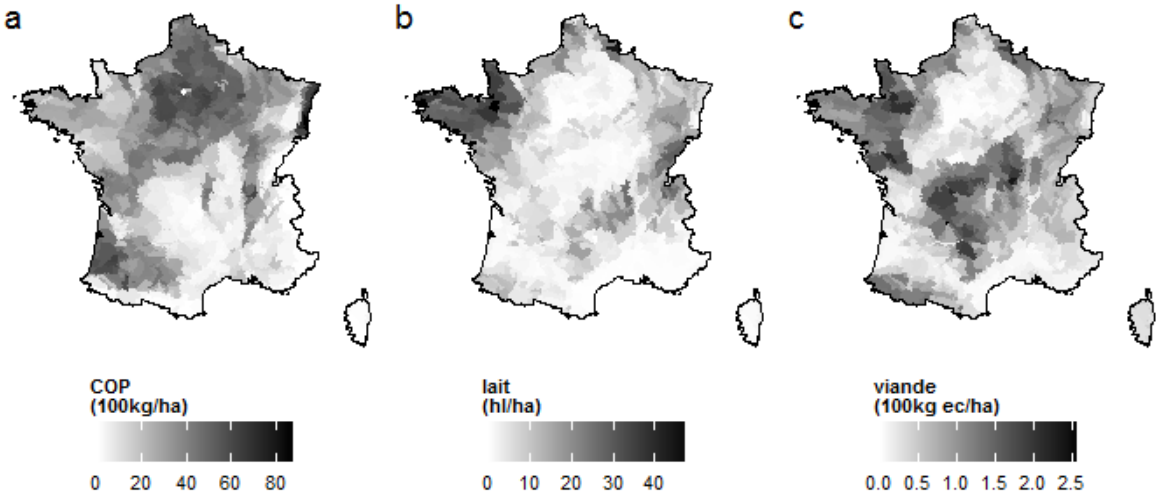


Figure II-4 Production de céréales et oléo-protéagineux, de lait et de viande (bovins, ovins, caprins) en France. Toutes les productions sont exprimées par hectare de SAU. COP, céréales et oléo-protéagineux ; ec, équivalent carcasse ; SAU, surface agricole utile. Sources des données : Agreste (2014a)

En 2010, près de 90% de la surface agricole utile était occupée par des exploitations spécialisées en grandes cultures ou en élevage d'herbivores. Nous avons limité notre analyse aux productions de viande et de lait des principaux herbivores (bovins, ovins, caprins) ainsi que de céréales, d'oléo-protéagineux, de pommes de terre et de betteraves sucrières pour l'année 2010. Nous avons exclu de l'analyse les PRA très urbanisées de la petite couronne parisienne (N = 4) ainsi que les PRA où moins de 20% du territoire était consacré aux grandes cultures, aux prairies ou aux cultures fourragères (N = 97). Notre zone d'étude est donc constituée des 606 PRA restantes (Figure II-3b).

2.2 Approche corrélative

Nous avons étudié le lien entre agriculture et communautés d'oiseaux à partir de corrélations dans les variations spatiales de variables décrivant les communautés d'oiseaux et de variables agricoles. C'est une approche très commune pour étudier l'effet de l'intensification agricole ou de pratiques visant à en atténuer l'impact (Kleijn et al. 2009; Teillard et al. 2015; Henckel et al. 2015; Cormont et al. 2016) et c'est aussi l'approche généralement utilisée dans le cadre du débat « land sparing/land sharing » (Phalan et al. 2011). Son utilisation repose sur plusieurs hypothèses, en particulier quand on veut l'utiliser pour faire de la prédiction :

- On suppose l'existence d'un lien de causalité directe entre variable explicative et variable expliquée, ou d'un déterminant commun.
- Les populations sont supposées à l'équilibre.
- On suppose que la dispersion des oiseaux est illimitée et n'est pas un frein à la colonisation, mais que des mécanismes à l'échelle de la PRA régulent les populations d'oiseaux.

De manière générale, il est risqué d'utiliser ce type d'approche pour extrapoler (i.e. utiliser une valeur des variables explicatives en dehors de l'intervalle présent dans les observations dont on dispose).

L'étude de la forme des relations entre production et différents descripteurs des communautés d'oiseaux (chapitres 3 et 4) s'est basée sur l'utilisation de modèles additifs mixtes (Zuur et al. 2009). Ces modèles permettent de modéliser des relations non-linéaires à partir de données qui ne sont pas toutes indépendantes entre elles.

Les relations fonctionnelles entre utilisation du sol et densités d'oiseaux sur lesquelles se base le chapitre 5 ont été établies en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance.

2.3 Indicateurs de biodiversité

2.3.1 Les oiseaux communs comme indicateur de biodiversité

Nous avons utilisé les oiseaux communs comme groupe indicateur pour la biodiversité. Le choix des oiseaux est justifié pour plusieurs raisons : tout d'abord c'est un groupe qui passionne de nombreux amateurs et qui peut intéresser le grand public plus facilement que d'autres groupes moins charismatiques. Ensuite c'est un groupe facile à recenser, parce que beaucoup d'oiseaux peuvent être vus ou entendus d'assez loin, surtout en saison de reproduction, et parce qu'un grand nombre d'ornithologues passionnés et compétents accepte de participer bénévolement à des opérations de suivi (Jiguet et al. 2012). Troisièmement, les oiseaux communs sont généralement vulnérables aux changements (Jiguet et al. 2007) et leurs variations d'abondance peuvent refléter des changements dans les communautés de plantes et d'insectes qui leur fournissent de la nourriture (Wilson et al. 1999). Enfin, les oiseaux sont importants dans le fonctionnement des écosystèmes et la fourniture de services écosystémiques par exemple comme le contrôle des invertébrés ravageurs des cultures (voir 1.1.2).

2.3.2 Source des données : le programme STOC

Toutes les données d'observation d'oiseaux proviennent du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC). Le STOC est un programme de suivi national et standardisé mené par des ornithologues bénévoles et compétents qui comptent chaque printemps les oiseaux nicheurs dans des sites choisis au hasard (Jiguet et al. 2012). Chaque site se compose d'un carré de 2km sur 2km à l'intérieur duquel dix points d'écoute sont répartis de façon homogène. Les observateurs visitent chaque point d'écoute à deux reprises au cours du printemps, une fois avant le 8 mai et une fois après le 8 mai, avec au moins 4 semaines d'écart. Lors de chaque visite ils notent tous les oiseaux vus ou entendus pendant 5 minutes, ainsi que la distance (<25m, 25-100m,>100m, en vol). Ils notent aussi l'habitat de chaque point d'écoute.

Comme ce travail est centré sur les milieux agricoles, nous avons retenu les carrés STOC composés au moins pour 50% de terres agricoles, en utilisant des données sur l'usage des sols dans les carrés STOC (données fournies par Sausse et al. 2015). Au sein de ces carrés, nous avons retenu les points d'écoute situés en prairie, en grandes cultures, ou en milieu agricole mixte prairie/cultures. Pour chaque point d'écoute et chaque passage de l'observateur, nous avons calculé le nombre d'individus observés de chaque espèce en sommant les individus observés pour les trois classes de distance. Les oiseaux qui ont survolé le site sans s'y poser ne sont pas pris en compte. Ensuite, pour chaque point

d'écoute et chaque année d'observation, nous avons retenu le maximum d'individus observés entre les deux visites pour chaque espèce, sauf pour la bergeronnette printanière *Motacilla flava*, le pipit farlouse *Anthus pratensis*, et le tarier des prés *Saxicola rubetra*. Pour ces trois espèces qui sont communes en migration en avril, nous avons retenu le nombre d'individus observés lors de la seconde visite, c'est-à-dire après le 8 mai. Finalement, nous avons ramené à 10 tous les nombres d'individus supérieurs à 10 pour une seule espèce et un seul point d'écoute. Cela concernait moins de 0.1% des observations pour toutes les espèces, et cela nous a permis de nous affranchir de densités locales parfois très élevées. En effet, nous avons attribué ces densités, difficiles à modéliser avec les distributions usuelles (poisson ou binomiale négative), à des comportements grégaires et non pas aux caractéristiques du milieu. Cela concernait notamment le corbeau freux *Corvus frugilegus*, pour lequel jusqu'à 300 individus ont été observés pendant un point d'écoute de 5 minutes.

2.3.3 Choix de métriques et d'échelles

Il existe plusieurs centaines de métriques de biodiversité (Feld et al. 2010). Nous utilisons dans ce travail trois types de métriques, qui fournissent des angles complémentaires de description des communautés d'oiseaux. Le premier type de métriques regroupe des métriques de biodiversité qui caractérisent le nombre d'éléments (espèces, branches phylogénétique, ou paire d'espèces fonctionnellement différentes) dans la communauté éventuellement pondéré par l'abondance relative de chaque élément. C'est le type de métrique le plus utilisé, en particulier le nombre total d'espèces. Nous avons par exemple dans le chapitre 3 considéré le nombre d'espèces dans la communauté, le nombre de paires d'espèces fonctionnellement différentes et le nombre de lignées phylogénétiques dans la communauté (Chao et al. 2014). Dans ce chapitre, nous avons considéré autant d'espèces que possible (N=106), pour quantifier des changements de diversité de la communauté dans son ensemble.

Le deuxième type de métrique utilise la valeur moyenne de traits fonctionnels dans une communauté pour quantifier des changements de composition (Vandewalle et al. 2010). Nous avons utilisé deux métriques de ce type : l'indice trophique moyen (CTI) et l'indice de spécialisation moyen (CSI) des communautés. Le premier permet de différencier des communautés dominées par des granivores, qui ont un bas niveau trophique, et des communautés avec des populations importantes d'oiseaux carnivores ou insectivores, qui ont un niveau trophique plus élevé. Le second permet de différencier des communautés dominées par des espèces généralistes ou peu spécialistes, qui ont un bas niveau de

spécialisation et des communautés dominées par des espèces spécialistes, qui ont un niveau de spécialisation élevé. Ce type de métrique, ainsi que des métriques de biodiversité classiques appliquées à des sous-groupes particulier (nombre d'espèce dans chaque sous-groupe de spécialistes), s'est révélé particulièrement utile dans le chapitre 4, pour étudier des changements fonctionnels et compositionnels des communautés d'oiseaux le long de gradients de production de viande, de lait, et de produits végétaux. Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur des espèces considérées comme généralistes ou spécialistes des milieux bâtis, forestier, ou agricoles (Figure II-5, N=74).

Le dernier type de métriques est basé sur les variations d'abondances d'un groupe multi-spécifique, dont il permet d'apprécier les tendances globales. Ce type de métrique est utile pour mesurer le déclin d'un groupe en particulier. On calcule chaque métrique en faisant le ratio entre la moyenne géométrique des abondances considérées et une moyenne géométrique d'abondance de référence :

$$XBI \quad = \frac{\left(\prod_{species\ s} N_s\right)^{\frac{1}{S}}}{\left(\prod_{species\ s} \widetilde{N_s}\right)^{\frac{1}{S}}}$$

où S est le nombre d'espèces dans le groupe X, N_s est l'abondance de l'espèce s et $\widetilde{N_s}$ est l'abondance de référence de l'espèce s (Mouysset et al. 2012). L'Union Européenne utilise ce type de métrique comme indicateur de l'état de santé des écosystèmes ou pour fixer des objectifs en matière de biodiversité (Gregory and van Strien 2010). Nous avons utilisé quatre métriques de ce type, toutes basées sur des oiseaux agricoles parce que c'est le groupe d'oiseaux commun le plus en déclin en France (Figure II-5) et en Europe (Donald et al. 2006) ; et parce que nous nous intéressions aux milieux agricoles. La première est calculée à partir des abondances de 24 espèces agricoles (FBI). Les trois autres sont calculées à partir de trois sous-groupes des oiseaux spécialistes agricoles (Teillard et al. 2014): les spécialistes de prairies (GBI), les spécialistes des milieux arables (ABI) et les spécialistes des milieux mixtes (MFBI). Ces quatre métriques ont été calculées au niveau national pour comparer des situations modélisées avec la situation actuelle (chapitre 5). Nous avons calculé des métriques similaires au niveau de chaque PRA, mais pour permettre les comparaisons entre PRA nous n'avons pas divisé les moyennes géométriques calculées au grain PRA par une moyenne de référence, mais par la surface agricole de la PRA, ce qui nous a permis d'obtenir une moyenne géométrique des densités de plusieurs espèces.

Les indices d'abondances multi-spécifiques basés sur des moyennes géométriques ont été utilisés uniquement à l'échelle régionale (c'est-à-dire à l'échelle d'une PRA) ou à l'échelle nationale (

Table II-2). En effet, l'ensemble des espèces n'est généralement pas observé simultanément dans un même site STOC, les moyennes géométriques d'abondances à l'échelle du site auraient généralement été nulles. Inversement, les indices basés sur des traits fonctionnels ont été considérés uniquement à l'échelle locale (c'est-à-dire à l'échelle du site d'échantillonnage) ou régionale.

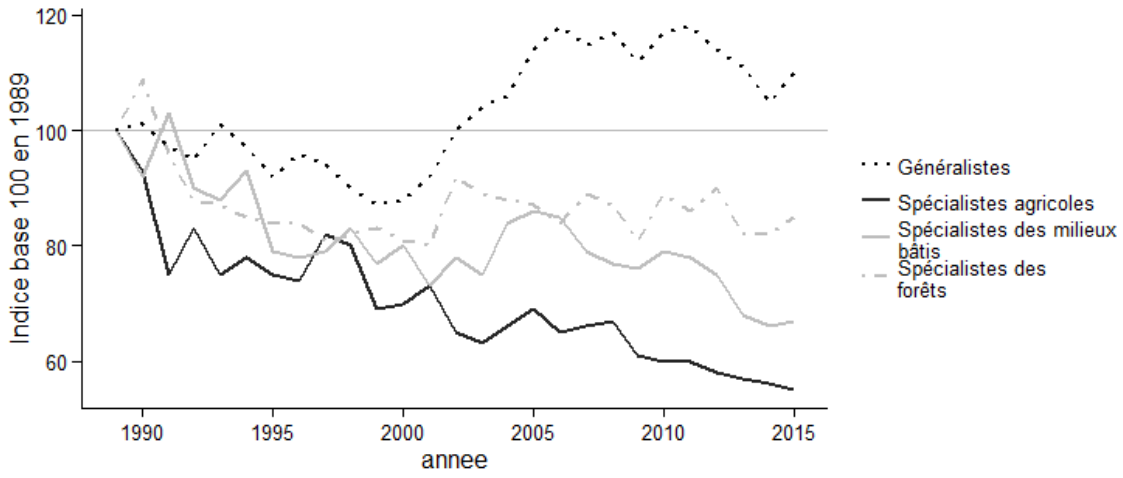


Figure II-5 Indices d'abondances de différents groupes d'oiseaux en France entre 1989 et 2015. Source : MNHN (CESCO)

Table II-2 Métriques de biodiversités utilisées dans ce travail. On appelle échelle locale l'échelle du site d'échantillonnage (2*2 km) et échelle régionale l'échelle de la PRA.

Type de métrique Echelle	Abondances multi-spécifiques	Nombre d'éléments ou nombre équivalent d'éléments	Moyenne d'un trait
Locale (α)		Diversités taxonomiques, phylogénétiques, fonction-nelles (Chao et al. 2014) Nombre d'espèce de chaque groupe de spécialistes.	Indice trophique moyen (CTI, Jiguet et al. 2012) Indice de spécialisation moyen (CSI, Devictor et al. 2008)
Régionale (PRA)	Moyenne géométrique des densités	Diversité taxonomique (exponentielle de l'indice de Shannon, Chao et al. 2014)	Indice trophique moyen (CTI, Jiguet et al. 2012) Indice de spécialisation moyen (CSI, Devictor et al. 2008)
Nationale	FBI (Mouysset et al. 2012), GBI, ABI, MFBI	Moyenne des diversités taxonomiques régionales	

2.4 Indicateurs de production à l'échelle PRA

2.4.1 Caractéristiques des sources de données

Nous avons combiné trois grandes sources de données : la première, issue de Recensement Agricole (RA), donne accès aux surfaces des différentes cultures et aux effectifs animaux. La deuxième, issue des Statistiques Agricoles Annuelles (SAA) donne accès aux quantités (masses ou volumes) de produits agricoles. La troisième, issue des Comptes de l'Agriculture donne accès aux valeurs hors subventions des productions pour différents types de produits agricoles. Ces trois sources de données sont mises en ligne par le Ministère de l'agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt (Agreste -MAAF 2014). Le Recensement Agricole, recensement qui se veut exhaustif des surfaces cultivées et du cheptel français, est publié tous les dix ans avec un niveau de précision spatiale important. Statistiques Agricoles et Comptes de l'Agriculture sont publiés chaque année à un niveau spatial plus grossier. Nous avons utilisé ces trois sources de données pour l'année 2010, année du dernier recensement agricole, à partir du grain PRA pour le RA et du grain département pour la SAA et les comptes de l'agriculture.

Tous les tableaux publiés par le MAAF respectent les règles du secret statistique : les données qui concernent moins de trois exploitations ou pour lesquelles une seule entreprise représente 85% ou plus de la valeur obtenue n'y sont pas publiées. Il y a donc des valeurs manquantes dans les tableaux de surfaces et de cheptel ainsi que dans les tableaux de production. La plupart des PRA (plus de 80%) est soumise au secret statistique pour au moins l'une des cultures ou l'une des catégories de bétail étudiées. Ceci dit, les effectifs de bétail et les surfaces en cultures couverts par le secret statistique sont faibles : il concerne moins de 2% des effectifs pour chacune des catégories de ruminants considérées ; il concerne moins de 2,5% des surfaces pour les principales céréales[3], pour le colza et le tournesol, ainsi que pour les betteraves industrielles et les pommes de terre et tubercules.

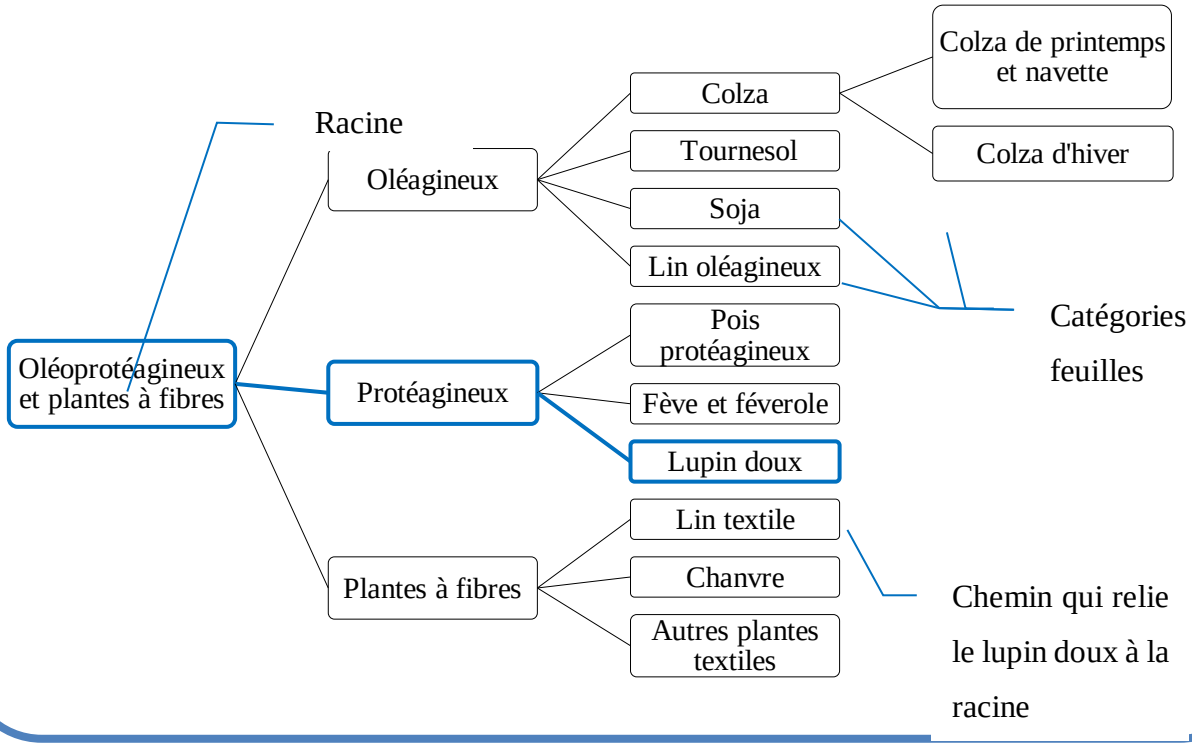
Ces données sont disponibles à différents niveaux d'agrégation. D'abord, elles sont disponibles à différents niveaux d'agrégation géographique. Pour le RA ces niveaux varient de la commune au niveau national, en passant par les niveaux PRA, département et région ; les données issues des SAA ou des comptes de l'agriculture sont publiées

[3] Blé tendre, blé dur, orge et escourgeon, avoine, triticale, maïs, sorgho. Ces céréales représentent à elles seules plus de 98% des surfaces de céréales.

uniquement à partir du niveau département (département, région, France métropolitaine, France entière). De plus, ces trois sources de données font références à des catégories d'animaux, de cultures ou de produits imbriquées (encadré 1). Par exemple, la catégorie de cultures « Céréales » peut être subdivisée en « Blé tendre », « Blé dur », « Orge et escourgeon », « Avoine », « Triticale », « Seigle », « Maïs », « Sorgho », « Riz » et « Mélanges et autres céréales ». La catégorie « Blé tendre » est elle-même subdivisée en « Blé tendre d'hiver et épeautre» et « Blé tendre de printemps », et ainsi de suite.

Encadré 1 : Quelques points de vocabulaire

Nous appelons « Catégories » les catégories d'animaux, de cultures ou de produits. Nous utilisons pour désigner les relations entre catégories un vocabulaire dérivé de celui qu'utilisent les informaticiens dans des cas similaires (arbres). Nous appelons racine la catégorie la plus générale, catégories feuilles les catégories les plus précises. Chaque catégorie feuille est au bout d'un chemin qui la relie à la racine. Par exemple, la catégorie feuille « Lupin doux » est au bout du chemin « Oléo-protéagineux et plantes à fibre – Protéagineux – Lupin doux ». Nous appelons catégorie mère la catégorie la plus précise englobant une catégorie. Par exemple, la catégorie mère de la catégorie « Lupin doux » est la catégorie « Protéagineux ». Réciproquement, nous appelons sous-catégories d'une catégorie les catégories dont elle est la catégorie mère. Par exemple, la catégorie « Protéagineux » a trois sous-catégories : « Poids protéagineux », « Fève et féverole » et « Lupin doux ».

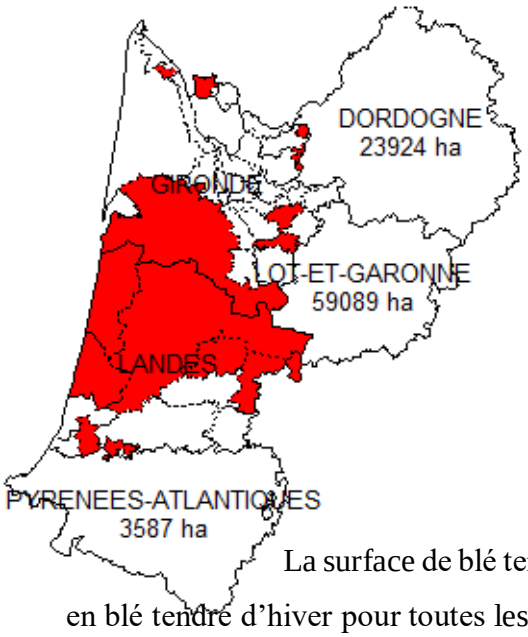


Encadré 2 : Le protocole d'estimation verticale

Ce protocole permet d'estimer des valeurs manquantes en recoupant des données à différents niveaux géographiques. Il s'appuie sur une « variable support » pour laquelle les données sont disponibles sans valeur manquante à tous les niveaux géographiques. On peut lui imposer des valeurs minimales, que respecteront les estimations proposées. Il permet d'estimer les valeurs manquantes de la façon suivante :

Soit une PRA pour laquelle on ne dispose pas de données pour la catégorie considérée. On remonte au plus petit niveau (département, ou région ou même territoire métropolitain) contenant cette PRA pour lequel on dispose de données. On calcule la quantité « localisable » pour la catégorie considérée, c'est-à-dire la quantité qui a été recensée dans le département, la région en dehors de la PRA. La quantité dite « non localisable » correspond à la différence entre quantité totale et quantité localisable. On distribue cette quantité « non localisable » entre les PRA pour lesquelles on ne dispose pas de données au prorata de la quantité support. On vérifie ensuite que l'estimation ainsi calculée respecte les contraintes (valeur minimales) et on distribue la quantité « non localisable » restante entre les autres PRA.

Exemple : les surfaces en blé tendre d'hiver en Aquitaine



Par exemple, supposons qu'on dispose de données (ou d'estimations) pour les surfaces en blé tendre. On veut estimer les surfaces en blé tendre d'hiver. On sait qu'il y a 93 888 ha de blé tendre d'hiver dans la région Aquitaine. On dispose des surfaces en blé tendre d'hiver pour la Dordogne, le Lot et Garonne et les Pyrénées Atlantiques, ainsi que pour 19 des 26 PRA girondines et pour 6 des 13 PRA landaises. Toutes ces zones pour lesquelles la surface est connue sont signalées en blanc dans la figure ci-contre.

La surface de blé tendre d'hiver localisable est égale à la somme des surfaces en blé tendre d'hiver pour toutes les zones blanches. Cela correspond ici à 92 107 ha. On en déduit que les 93 888 – 92 107 = 1 781 hectares restants se situent dans les zones rouges, et on les distribue au prorata des surfaces en blé tendre. Autrement dit, pour chacune des PRA en zone rouge,

$$Surface\ BTH\ (PRA) = surface\ BTH\ zone\ rouge * \frac{surface\ BT(PRA)}{surface\ BT\ totale\ zone\ rouge}$$

Où BTH est une abréviation de blé tendre d'hiver et BT une abréviation de blé tendre.

2.4.2 Estimation des surfaces en culture et des effectifs animaux au niveau PRA

Nous avons développé un protocole automatisé pour estimer les surfaces en culture et les effectifs animaux non disponibles au niveau PRA dans les tableaux du RA publiés par le MAAF. Ce protocole est basé sur une technique dite « d'estimation verticale » qui consiste pour une catégorie donnée (culture, catégorie d'animaux) à estimer les données manquantes en recoupant les données aux niveaux PRA, département, région et France métropolitaine et en s'appuyant sur une « variable support » (voir encadré 2). On applique successivement à chacune des catégories feuilles les trois étapes suivantes (voir vocabulaire encadré 1) :

Etape 1. On propose une première estimation pour les valeurs de la catégorie « racine » en utilisant la Surface Agricole Utile comme valeur support.

Cette étape consiste à appliquer le protocole d'estimation verticale à la racine. On impose comme valeur minimale la somme des valeurs minimales de toutes les sous-catégories. Ces valeurs minimales sont calculées récursivement de la façon suivante : si la valeur pour la catégorie est connue, la valeur minimale à imposer est égale à la valeur de cette catégorie. Si la valeur pour la catégorie n'est pas connue, sa valeur minimale est égale à la somme des valeurs minimales pour les sous-catégories, ou à 0 si c'est une catégorie feuille. Par exemple, pour compléter le tableau qui contient les surfaces en céréales, cette étape consiste à appliquer le protocole d'estimation verticale à la catégorie « Céréales », en imposant comme valeur minimale la somme des valeurs minimales pour les sous-catégories.

Etape 2. On calcule successivement des estimations pour les valeurs manquantes de chacune des catégories du chemin qui relie la racine à la feuille, en utilisant comme valeur support la catégorie mère.

Reprenons l'exemple cité dans l'encadré 2. Si l'on veut compléter la catégorie « Blé tendre d'hiver et épeautre », on applique d'abord le protocole d'estimation verticale à la catégorie « Blé tendre ». Pour cela, on utilise comme variable support l'estimation que l'on vient de calculer pour les surfaces en céréales et on calcule comme à l'étape précédente la valeur minimale à imposer. On applique ensuite le protocole d'estimation verticale à la catégorie « Blé tendre d'hiver et épeautre » sans imposer de valeur minimale. La variable support est alors l'estimation des surfaces en blé tendre.

Etape 3. On complète le tableau avec l'estimation ainsi calculée pour la catégorie feuille, on vérifie la cohérence du tableau obtenu et on calcule les valeurs « évidentes »

Cette étape est basée sur une relation de base : la valeur d'une catégorie pour une entité géographique est égale à la somme des valeurs des sous-catégories pour l'entité. Par

exemple, la surface en blé tendre est toujours égale à la somme des surfaces en blé tendre d'hiver et épeautre et en blé tendre. Quand c'est possible, on déduit cette relation des « valeurs évidentes ». Ainsi, si l'on dispose de données ou si l'on a déjà calculé des estimations pour toutes les sous-catégories d'une catégorie, on les somme pour obtenir une estimation pour la catégorie. De la même façon, si l'on dispose de données ou si l'on a déjà calculé des estimations pour une catégorie et toutes ses sous-catégories sauf une, on en déduit une estimation pour la sous-catégorie manquante.

2.4.3 Estimation de la production au niveau PRA, en masses ou volumes de production « à la porte de la ferme », en énergie et en valeur monétaire

Nous nous sommes appuyés sur la SAA 2010 pour les productions en masses ou volumes de production au grain département. Nous avons désagrégé les catégories feuilles de produits au prorata des surfaces de la culture concernée, ou de l'effectif du cheptel concerné. Cela suppose une hypothèse de productivité constante par culture ou par animal au sein de chaque département, même si la nature du sol peut faire varier les rendements au sein d'un même département (données à dire d'expert ARVALIS). Les surfaces ou les effectifs utilisés provenaient directement du Recensement Agricole 2010 ou étaient le résultat du protocole d'estimation ci-dessus. Nous avons pris en compte dans les productions de viande une estimation de la quantité de viande correspondant aux bovins maigres ou reproducteurs exportés vivants. Le solde (exportations – importations) d'animaux exportés vivants est inclus dans les statistiques agricoles annuelles en nombre de têtes par catégorie d'animaux. Nous avons converti ces nombres de tête en équivalent carcasse en utilisant pour chaque département et pour chaque catégorie d'animaux le poids moyen des animaux abattus de cette catégorie. Pour convertir le nombre de veaux à remettre en équivalent carcasse, nous avons utilisé des poids moyens estimés par Ryschawy et al (2013) ; pour toutes les autres catégories d'animaux, les poids moyens des animaux abattus étaient disponibles dans la SAA 2010. Nous avons ensuite désagrégé les productions de viande ainsi estimées au prorata de l'effectif du cheptel concerné.

Nous avons converti les quantités produites à la porte de la ferme en énergie comestible en utilisant les tables de composition Ciqual (ANSES 2013) pour le lait et le manuel de la FAO pour la viande et les produits végétaux (FAO 2003). Pour éviter de compter deux fois les aliments consommés par les animaux en sommant production animale et production végétale, nous avons soustrait à cette somme une estimation assez grossière de la valeur énergétique des aliments hors fourrages consommés par les ruminants. Cette estimation était basée sur les rations moyennes pour les bovins (Devun et Guinot, 2012).

Plus précisément, nous avons converti pour chaque PRA la taille du cheptel en Unités Gros Bovins, en distinguant bovins laitiers, bovins viande, et autres. Nous avons utilisé pour la conversion les coefficients d'équivalence pour l'alimentation grossière conseillés par le MAAF pour l'année 2010 (Agreste - MAAF, 2014). Nous avons ensuite calculé pour chaque PRA la quantité totale (en matière sèche) de céréales, de protéagineux, de tourteaux de soja et d'autres tourteaux consommés par les ruminants de la PRA, en nous appuyant sur les rations moyennes pour les bovins laitiers et pour les bovins viande (Devun et Guinot, 2012). Nous avons ensuite converti ces quantités en valeur énergétique en utilisant des coefficients de conversion pour le tourteau de soja, les autres tourteaux, les céréales et les protéagineux. Ces coefficients ont été estimés à partir des teneurs en matières sèches et les valeurs nutritives pour le tourteau de soja, le tourteau de colza et les principales catégories de céréales et de protéagineux (Haurez 2002; Institut de l'Elevage 2007). Pour les céréales et les protéagineux, nous avons pondéré les coefficients de conversion des différentes catégories par leur part en masse dans la production nationale.

Pour la valeur monétaire de la production, nous nous sommes appuyés sur les 'valeurs de la production hors subventions' par produit et par département issues des Comptes de l'Agriculture pour l'année 2010. Pour la viande finie et les produits végétaux, nous avons désagrégé les valeurs des produits au prorata des quantités de produits estimées précédemment. Pour le lait, nous avons désagrégé les valeurs au prorata des effectifs de femelles laitières. Les bovins exportés vifs n'apparaissent pas dans les Comptes de l'Agriculture. Nous avons estimé les valeurs départementales des bovins exportés vivants en combinant le solde en nombre de têtes par catégories d'animaux et un prix vif estimé par tête, avant de désagréger au prorata de l'effectif du cheptel concerné. Pour les broutards et broutardes, ce prix vif correspondait au milieu de l'intervalle de prix établi pour chaque classe d'âge par la commission régionale de cotation bovine Bourgogne Franche-Comté (DRAAF de Bourgogne - Franche Comté 2014). Pour les veaux à remettre, il correspondait à une moyenne nationale (Agreste -MAAF 2014a). Pour les bovins adultes, nous avons multiplié le prix moyen par kg vif par le poids vif moyen à dire d'expert de chaque catégorie (sources : prix moyen des gros bovins par kg vif pondéré sur les marchés de référence, GraphAgri 2012, Agreste -MAAF ; et poids moyen par catégorie : Ryschawy et al., 2013)).

2.5 Approche de modélisation

2.5.1 Vue d'ensemble

Dans le chapitre 5 de ce travail, nous utilisons des techniques d'optimisation pour révéler des stratégies d'utilisation des sols agricoles qui maximisent un critère de biodiversité sous diverses contraintes. Nous considérons quatre variables de décision. Chaque allocation possible des variables de décision à travers les N=606 PRA de la zone d'étude définit une stratégie d'utilisation des sols agricoles (4*606 = 2424 degrés de liberté). Le modèle est basé sur des relations issues de corrélations observées qui permettent de prédire production agricole et densité d'oiseaux à partir des variables de décision. Nous considérons plusieurs scénarios d'évolution des sols agricoles, c'est-à-dire plusieurs ensembles d'hypothèses sur les évolutions envisageables des sols agricoles. Chaque scénario définit un ensemble de contraintes, sous lesquelles le critère de biodiversité doit être maximisé. La procédure d'optimisation, développée par Francesco Accatino (chargé de recherche INRA SADAPT) est basée sur des algorithmes génétiques (description pages 160 à 162 de ce manuscrit).

Dans un deuxième temps, nous utilisons les « allocations optimales » ainsi obtenues pour générer un ensemble de solutions non-optimales appelé champ des possibles.

2.5.2 Variables de décision

Les variables de management ont été choisies pour permettre de :

- Distinguer les effets de pratiques intensives au niveau local de celui d'une expansion des terres en cultures dans le paysage
- Considérer séparément production animale et production végétale

Quatre variables de décision décrivent l'usage des terres et l'intensité agricole :

- Usage des terres
    - La part de prairies permanentes dans la surface agricole de la PRA, qui permet d'apprécier l'importance de la réserve
    - La part de grandes cultures dans la surface agricole de la PRA, qui permet d'apprécier la simplification des paysages
    - La part de fourrages dans la surface agricole de la PRA, qui approche l'intensité de la production animale
- Intensité
    - Un indicateur d'intensité en production végétale (dite intensité végétale dans la suite) basé sur les surfaces dans les différentes cultures, qui permet de différencier des PRA dominées par des cultures à haut rendement énergétique

(eg. betterave, maïs, pomme de terre ou le blé tendre d'hiver), qui ont des hauts niveaux d'intensité végétale, et des PRA dominés par des cultures à bas rendement, qui ont un niveau d'intensité végétale plus bas.

2.5.3 Contraintes et scénarios

Nous considérons trois types de contraintes. Le premier type représente le domaine de validité du modèle et les contraintes physiques, sociales ou politiques qui s'appliquent aux variables de décision. Ces contraintes sont valides quel que soit le scénario. Le second type représente les objectifs de production, exprimés en valeur énergétique de la production végétale, et en valeur protéique de la production animale. Ces contraintes sont valides pour tous les scénarios, à l'exception du dernier. Le dernier type représente des ensembles d'hypothèses sur les évolutions envisageables des sols agricoles.

Nous envisageons 5 scenarios d'évolution des sols agricoles (Table II-3).

Les trois premiers sont dérivés du cadre de pensée « land sparing/land sharing ». Le « land sparing » (scénario 1) consiste à augmenter la surface épargnée par l'agriculture et consacrée à la biodiversité. Le « land sharing » (scénarios 2&3), consiste à rendre les zones productives plus attractives pour la biodiversité, au prix de rendements plus bas, et d'une réserve plus réduite. Comme en raison de contraintes politiques, aucune prairie permanente ne devrait théoriquement plus être retournée, nous ne considérons pas de scénario où la surface en prairies permanentes peut diminuer. Par contre, nous considérons deux scénarios « land sharing » sectoriels, selon lesquels une expansion de la surface consacrée à l'un des deux secteurs (élevage de ruminants ou grandes cultures) peut être compensée par une diminution de la surface allouée à l'autre secteur, sans changement dans les surfaces en prairies permanentes. Pour ces deux scénarios (scénarios 2&3), la surface en prairie permanente dans chaque PRA est donc fixée. Des contraintes additionnelles imposent des mesures qui devraient rendre les zones productives plus attractives pour les oiseaux. Dans le scénario « land sharing » en grande culture (scénario 2), nous imposons une baisse d'intensité en grandes cultures de 10% dans toutes les PRA où c'est possible. Dans le scénario « land sharing » en élevage de ruminants, nous imposons une augmentation de 10% au niveau national des surfaces en prairies artificielles ou temporaires, considérées comme des zones à la fois productives et attractives pour la biodiversité.

Les deux scénarios additionnels ne comportent pas d'hypothèses particulières sur les évolutions des sols agricoles : ils sont concernés uniquement par les deux premiers types de contraintes (pour le scénario 4), ou uniquement par le premier type de contraintes (pour le scénario 5).

Table II-3 Contraintes sous lesquelles est effectuée l'optimisation dans chaque scénario. ↗, augmentation ; ↘, baisse.

Scénario	Type 1 : Contraintes générales	Type 2 : Contraintes de production	Type 3 : Contraintes spécifiques à un scénario
1. Land sparing	Oui	Oui	↗ surfaces en prairies permanentes
2. Land sharing grandes cultures	Oui	Oui	Surfaces en prairies permanentes fixée, ↘intensité végétale
3. Land sharing élevage ruminants	Oui	Oui	Surfaces en prairies permanentes fixée ↗ surfaces en prairies artificielles ou temporaires
4. Contraintes de production	Oui	Oui	Non
5. Aucune contrainte	Oui	Non	Non

Références utilisées dans la partie méthodologie générale

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective, 2014. La statistique, l'évaluation et la prospective agricole [WWW Document]. URL http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/ (accessed 10.15.14).

Institut de l'Elevage, 2007. Le tourteau de colza, source de qualité pour vos de protéines bovins.

ANSES, 2013. Ciqual French food composition table version 2013 [WWW Document]. URL https://pro.anses.fr/TableCIQUAL/index.htm (accessed 6.25.14).

Cavailhès, J., Bonnemaire, J., Raichon, C., 1987. Caractères régionaux de l'histoire de l'élevage en France. INRA, Versailles, France.

Chao, A., Chiu, C.-H., Jost, L., 2014. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45, 297–324. doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540

Cormont, A., Siepel, H., Clement, J., Melman, T.C.P., WallisDeVries, M.F., van Turnhout, C.A.M., Sparrius, L.B., Reemer, M., Biesmeijer, J.C., Berendse, F., de Snoo, G.R., 2016. Landscape complexity and farmland biodiversity: Evaluating the CAP target on natural elements. J. Nat. Conserv. 30, 19–26. doi:10.1016/j.jnc.2015.12.006

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. Agric. Ecosyst. Environ. 116, 189–196. doi:10.1016/j.agee.2006.02.007

DRAAF de Bourgogne - Franche Comté, 2014. Bovins charolais destinés à l'engraissement : moyennes annuelles des cotations [WWW Document]. URL http://draaf.bourgogne-franche-comte.agriculture.gouv.fr/IMG/xls/Serie_longue_Cotations_moyennes_annuelles_Bovins_Engraiss-_Charolais_cle82dbbc.xls (accessed 7.4.16).

FAO, 2003. Les bilans alimentaires --Manuel.

Feld, C.K., Sousa, J.P., Silva, P.M. da, Dawson, T.P., 2010. Indicators for biodiversity and ecosystem services: towards an improved framework for ecosystems assessment. Biodivers. Conserv. 19, 2895–2919. doi:10.1007/s10531-010-9875-0

Flamant, J.-C., 2010. Une brève histoire des transformations de l'agriculture au 20è siècle.

Gregory, R.D., van Strien, A., 2010. Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. Ornithol. Sci. 9, 3–22.

Haurez, P., 2002. Utilisation des protéagineux dans l'alimentation des bovins viande.

Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S., Bretagnolle, V., 2015. Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. Proc R Soc B 282, 20150002. doi:10.1098/rspb.2015.0002

Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecologica, Sino-French Cooperation on Biodiversity and Natural Resource Management 44, 58–66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003

Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Glob. Change Biol. 13, 1672–1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x

Kleijn, D., Kohler, F., Baldi, A., Batary, P., Concepcion, E.., Clough, Y., Diaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovacs, A., Marshall, E.J.., Tscharntke, T., Verhulst, J., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 276, 903–909. doi:10.1098/rspb.2008.1509

MEEM, 2014. Natura 2000 - Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer [WWW Document]. URL http://www.developpement-durable.gouv.fr/-Natura-2000,2414-.html (accessed 7.5.16).

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., 2012. Different policy scenarios to promote various targets of biodiversity. Ecol. Indic. 14, 209–221. doi:10.1016/j.ecolind.2011.08.012

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., Allaire, G., Leger, F., 2011. Bio economic modeling for a sustainable management of biodiversity in agricultural lands. Ecol. Econ. 70, 617–626. doi:10.1016/j.ecolecon.2010.12.006

Perrot, C., Barbin, G., Bossis, N., Champion, F., Morhain, B., Morin, E., 2013. L'élevage d'herbivores au Recensement agricole 2010 - Cheptels, Exploitations, Productions.

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. Science 333, 1289–1291. doi:10.1126/science.1208742

Princé, K., Moussus, J.-P., Jiguet, F., 2012. Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. Agric. Ecosyst. Environ. 149, 74–79. doi:10.1016/j.agee.2011.11.021

Ryschawy, J., Disenhaus, C., Bertrand, S., Allaire, G., Aubert, C., Aznar, O., Guinot, C., Josien, E., Lasseur, J., Perrot, C., others, 2013. Evaluer les services rendus par l'élevage dans les territoires: une première quantification sur le cas français, in: 20. Rencontres Autour Des Recherches Sur Les Ruminants. INRA. Institut de l'Elevage, pp. 303–306.

Sausse, C., Barbottin, A., Jiguet, F., Martin, P., 2015. Do the effects of crops on skylark (Alauda arvensis) differ between the field and landscape scales? PeerJ 3, e1097. doi:10.7717/peerj.1097

Teillard, F., Allaire, G., Cahuzac, E., Léger, F., Maigné, E., Tichit, M., 2012. A novel method for mapping agricultural intensity reveals its spatial aggregation: Implications for conservation policies. Agric. Ecosyst. Environ. 149, 135–143. doi:10.1016/j.agee.2011.12.018

Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F., Tichit, M., 2014. Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. Biol. Conserv. 176, 243–251. doi:10.1016/j.biocon.2014.06.001

Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. PLoS ONE 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674

Vandewalle, M., Bello, F. de, Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Silva, P.M. da, Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodivers. Conserv. 19, 2921–2947. doi:10.1007/s10531-010-9798-9

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agric. Ecosyst. Environ. 75, 13–30. doi:10.1016/S0167-8809(99)00064-X

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY.

III. Des courbes production/biodiversité concaves pour différentes métriques de biodiversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle

3.1 Avant-propos et résumé

L'augmentation de l'emprise de l'homme sur les terres émergées, en particulier à travers l'expansion et l'intensification agricole, a d'énormes conséquences sur la biodiversité. Les solutions à mettre en œuvre pour concilier agriculture et biodiversité dépendront probablement de la forme des relations entre production et biodiversité. Si la perte de biodiversité est plus abrupte à bas niveau de production (relation convexe), il conviendra de cibler les actions de conservation dans les régions à bas niveau de production. Dans le cas contraire (relation concave), il conviendra de cibler les actions de conservation dans les régions à haut niveau de production.

Etant donné l'importance de préserver le fonctionnement des écosystèmes et la diversité phylogénétique des espèces, le travail présenté dans ce chapitre avait pour objectif d'évaluer les variations d'indices de diversité taxonomique, phylogénétique ou fonctionnelle le long de gradients de production ainsi que la forme de la relation. Nous avons utilisé des modèles additifs pour étudier la forme de relations entre production agricole (végétale et animale) et 9 métriques de biodiversité.

La relation entre production végétale et diversité était négative et concave pour les métriques de diversité taxonomique ou fonctionnelle, ce qui suggère que des actions visant à restaurer la diversité locale seront plus efficaces dans les régions à forte production végétale. A diversité taxonomique égale, la diversité fonctionnelle était plus faible dans les régions à forte production végétale, ce qui suggère que l'agriculture impacte les espèces de manière non-aléatoire, et que les espèces qui survivent dans les régions à forte production végétale ont des traits fonctionnels assez similaires. Aucune des métriques testées ne permettait de détecter de changement le long du gradient de production animale.

Nos résultats montrent les limites de l'utilisation d'indices de biodiversité qui ne prennent en compte que les différences entre espèces et non leur identité. Dans la suite du travail, nous choisirons des métriques capables de détecter des changements de composition des communautés.

3.2 Article Concave trade-off curves between crop production and taxonomic, functional and phylogenetic diversity of birds

Camille Dross[1, 2], Frédéric Jiguet[3], Muriel Tichit[1, 2]

[1] INRA, UMR 1048 SADAPT, 16 rue Claude Bernard, 75005 Paris, France

[2]AgroParisTech, UMR 1048 SADAPT, 19 avenue du Maine, 75015 Paris, France

[3] Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP135, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France

Highlights:

We modelled trade-off curves between food production and 9 bird biodiversity metrics.

All considered metrics decreased along a crop production gradient.

The decrease was steeper for functional diversity than for taxonomic diversity.

All curves were concave or linear.

Abstract:

In a context of land scarcity, food production and biodiversity conservation objectives compete for land. The shape of the relationship between these two objectives may be helpful to inform decision-making. However, the metrics used to evaluate this relationship have so far been restricted to species abundances and species richness, which give no information on possible consequences on ecosystem functioning or on evolution history. Indeed, the shapes of the relationship between food production and other dimensions of biodiversity, such as functional diversity and phylogenetic diversity have rarely been studied. For each dimension, several biodiversity metrics have been proposed. The objective of this work was to investigate whether the shape of the trade-off curve between food production and biodiversity metrics depended on the dimension of biodiversity (phylogenetic, functional, and species diversity). Using data from the national agricultural statistics, we computed edible energy from crops and from livestock on a nation-wide gradient covering French agroecosystems. Using bird observation data provided by the French Breeding Bird Survey (FBBS), we computed 9 (3 for each dimension) biodiversity metrics in 516 different sites of the FBBS. The trade-off curves were then computed using additive mixed models. All metrics decreased along a crop production gradient. For functional and taxonomic diversity metrics, the slope was steeper at high levels of production, suggesting that actions aiming at increasing local species or functional diversity may be more efficient in the most crop-specialized areas. The decrease was steeper for functional diversity than for taxonomic diversity, suggesting that agriculture can reduce the functional diversity of birds more than their taxonomic diversity.

Keywords:

Agriculture, biodiversity, agroecology, metric

1 Introduction

In a context of land scarcity, food production and biodiversity conservation objectives compete for land. Drawing insight from evolutionary theory, Charpentier (2015) argues that the shape of the trade-off curve, i.e. the relationship between production and biodiversity, may be important to define optimal solutions.

Biodiversity is the variability among all living organisms. It includes within-species diversity, such as genetic diversity, diversity between species, and variability of ecosystems (Convention on Biological Diversity, 1993). In the case of production/biodiversity trade-off curves, it is easiest to focus on diversity between species. Most of the articles which studied productivity/biodiversity trade-off curves used species richness or some species' abundances as biodiversity metrics (Kremen 2015; Law and Wilson 2015).

Beyond species richness, numerous ways to measure biodiversity have been proposed (Pavoine and Bonsall 2011), making it possible to consider the taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of biodiversity. The shape of the relationship between functional diversity or philogenetic diversity and agricultural production has not been assessed, even though functional diversity is perceived as particularly important since species' functional characteristics drive ecosystem functioning and influence ecosystem service supply (Hooper et al. 2005). Community assembly schemes such as environmental filtering or competition may cause functional diversity to diverge from species diversity (Mouchet et al. 2010). Flynn (2009) report that the loss of functional diversity associated with agriculture can be more severe than it would be if it simply reflected the loss of species richness. They suggest that this result might be due to habitat filtering where only species with a specific set of traits can survive in agricultural landscapes.

For each dimension (taxonomic, functional and phylogenetic diversity), numerous metrics have been proposed (Mouchet et al. 2010; Winter et al. 2013). Some indices are redundant, others carry information about different facets of the dimension such as richness and evenness (Schweiger et al. 2008; Mouchet et al. 2010). Some integrate information about species' relative abundances while others merely reflect the range of items (traits, phylogenetic branches) present. Although such diversity indices are often driven by species richness (Poos et al. 2009), the relationship between taxonomic diversity and phylogenetic or functional diversity is variable (Calba et al. 2014). Negative relationships between functional and taxonomic diversity have even been observed when

few traits were considered (Calba et al. 2014). A unifying framework based on Hill numbers has recently been proposed (Chao et al. 2014). Hill numbers are the effective numbers of taxonomic entities (species), phylogenetic entities (branches of unit-length), or functional entities (species-pairs with unit-distance between species), and their advantage is that they provide a common framework for all 3 dimensions of biodiversity. Hill numbers of order 0 do not take into account species abundances, but only presence-absence. Hill numbers of order 1 take abundances into account, and Hill numbers of order 2 give them an even greater weight. Numerous indices previously proposed can be transformed into one of these indices.

The objective of this work was to investigate whether the shape or the strength of the trade-off curve between food production and biodiversity metrics depended on the considered dimension of biodiversity (phylogenetic, functional, and taxonomic diversity). We considered two hypotheses:

H1 – Functional diversity declines more steeply along a production gradient than taxonomic diversity, possibly because of habitat filtering (Flynn et al. 2009) or because of a higher competition at low production levels.

H2 – Phylogenetic diversity declines less steeply along a production gradient than taxonomic diversity, possibly because the traits that make species vulnerable to agriculture are phylogenetically dispersed (Mouquet et al. 2012).

To test these hypotheses, we computed agricultural production and 9 biodiversity metrics across French agroecosystems and we used generalized additive mixed models to assess the relationship between each biodiversity metric and production. Simple linear models with functional or phylogenetic diversity as the dependent variable and production and taxonomic diversity as the predictor variables then made it possible to assess differences in the strength of the responses to production.

2 Materials & methods

2.1 Agricultural data

Edible energy from crops and from grazing livestock (cattle, goats, and sheep) husbandry were computed for 244 Small Agricultural Regions (SARs) that had a mean area of 1 418 km² and for which bird data were available in agricultural habitat. French SARs are consistent with administrative boundaries and have homogeneous pedo-climatic conditions. Data on crop surfaces and animal numbers were obtained from the 2010 Agricultural Census, which is public data except when confidentiality rules are applicable, in which case estimations were carried out to recover the information missing due to confidentiality requirements. Data on crop and animal production were derived from 2010 annual statistics. This data set was available at the Nomenclature of Territorial Units for Statistics (NUTS) 3 level (mean area = circa 5 800 km².), and was disaggregated using data on crop surfaces and animal populations. Crop yield and animal productivity were assumed to be constant within each NUTS 3 level. Production data were converted into energy value using conversion coefficients (FAO 2003; ANSES 2013) and divided by the agricultural area in the SAR to account for different SAR areas.

2.3 Biodiversity data

We focused on common birds because they are generally sensitive to change (Jiguet et al. 2007) and because their characteristics may reflect changes occurring in taxa they feed on (Wilson et al. 1999). Additionally, they are widespread and commonly surveyed (Jiguet et al. 2012), they provide numerous services (Wenny et al. 2011; Sekercioglu 2012) and they have been suggested as an accurate gauge for measuring environmental health (Gregory and van Strien 2010). We focused on 106 common breeding bird species listed in Appendix III-A.

All bird data were taken from the French Breeding Bird Survey (FBBS). The FBBS is standardized monitoring program in which skilled volunteer ornithologists count breeding birds in randomly selected sites across the country (Jiguet et al. 2012). Each FBBS observer is randomly allocated a 2 × 2 km site, in which he or she positions ten point counts. Twice every spring (before and after May the 8th, at least 4 weeks apart) the observer visits the site and performs a five-minute survey at each point count. Every individual bird either heard or seen is recorded along with the distance of contact (<25 m, 25–100 m, >100 m).

Databases describing land use within each FBBS site (provided by Sausse et al. 2015) made it possible to select within the 244 SARs 516 FBBS sites that had a least half their area in agricultural lands. As agricultural activities are relatively slow changing and to ensure our results were not dependent on conditions during a particular year, we used bird data from years 2010 to 2013. For each year and each site, we computed abundances for each species in 3 steps. First, we retained the maximum abundance over the two yearly surveys for each point count, except for three species which generally have not completed their spring migration at the time of the first yearly visit. For these species we considered only counts from the second visit (Princé et al. 2015). Second, for less than 0.1% of point counts, more than ten individuals of a single species were recorded during a single 5-minute point count. To reduce overdispersion we only took into account the ten first individuals of each species observed during a single point count. Third, we summed abundances over all the point counts located within farmland habitat. Finally, we used the abundances to compute the nine biodiversity metrics for each species group at the site*year level and we averaged values for each site across all years to obtain one value per site.

2.2 Biodiversity metrics

We computed 9 (3*3) biodiversity metrics (Figure III-1). Following Chao et al. (2014), we computed for each dimension 3 biodiversity metrics which differed in the importance given to species' relative abundances. For species biodiversity, we computed the "effective number of species" or Hill number of order 0, 1, and 2 (equation 1&2)

$$for\ q \neq 1:\ {}^{q}D_{taxo} = \left(\sum_{i=1}^{S} {p_i}^{q}\right)^{\frac{1}{1-q}} \quad (1)$$

$${}^{1}D_{taxo} = \lim_{q\to 1}\left({}^{q}D_{taxo}\right) = exp\left(-\sum_{i=1}^{S} p_i * \log(p_i)\right) \quad (2)$$

where S is the number of species, p_i is the relative abundance of species i, and q the order of the Hill number. ${}^{0}D_{taxo}$ is equivalent to species richness, ${}^{1}D_{taxo}$ is the exponential of the Shannon index. For phylogenetic diversity, we computed the effective number of distinct lineages or phylogenetic Hill numbers of order 0, 1, and 2 (equation 3)

$$for\ q \neq 1:\ {}^{q}D_{phylo} = \frac{1}{\bar{T}} * \left(\sum_{i=1}^{B} L_i * \left(\frac{a_i}{\bar{T}}\right)^{q}\right)^{\frac{1}{1-q}}\ ;\ {}^{1}D_{phylo} = \lim_{q\to 1}\left({}^{q}D_{phylo}\right) \quad (3)$$

where B is the number of phylogenetic branches, L_i the length of branch i, $\bar{T}$ the mean branch length, a_i the relative weight of branch i, and q the order of the Hill number. For

functional diversity, we computed the effective number of equally distinct species or functional Hill numbers of order 0, 1 and 2 (equation 4)

$$ {}^{q}D_{funct} = \left[\frac{1}{Q} * \left(\sum_{i,j=1}^{S} d_{i,j} * \left(\frac{p_i p_j}{Q} \right)^{q} \right)^{\frac{1}{1-q}} \right]^{1/2} \; ; \; {}^{1}D_{funct} = \lim_{q \to 1} \left({}^{q}D_{funct} \right) \quad (4) $$

where S is the number of species, p_i is the relative abundance of species i, $d_{i,j}$ is the functional distance between species i and j, $Q = \sum_{i,j=1}^{S} d_{i,j} * p_i p_j$ is Rao's quadratic entropy (Botta-Dukát 2005), and q the order of the Hill number.

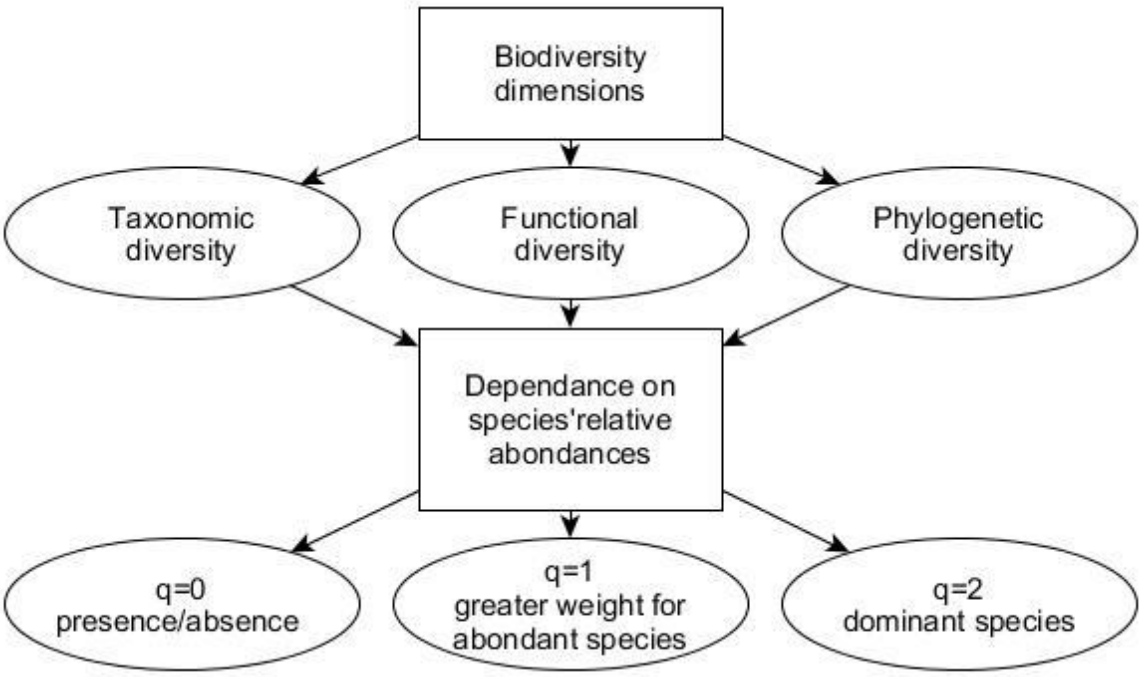


Figure III-1 Summary of the 9 (3*3) biodiversity metrics considered. We followed a framework proposed by Chao et al. (2014). For each of the 3 dimension, we computed 3 biodiversity metrics which differed in the importance given to species' relative abundances.

The phylogenetic tree of birds was extracted from Thuiller et al (2011), and bird trait data were provided by Devictor et al. (2010). We used traits related to diet and feeding behavior because those traits are important effect and response traits. The traits were chosen following Thuiller et al. (2014). They were body mass, diet (invertebrates, vertebrates, and plants), main feeding behavior (pursuit, gleaning, pouncing, grazing, digging, scavenging, and probing), and main foraging substrate (water, mud, ground, vegetation and air). Activity (diurnal, nocturnal, and crepuscular) was not taken into account because observations were only available during the day. The interspecific functional distances

were computed following the methodology from Devictor et al. (2010): we created orthogonal composite traits (Dray and Dufour 2007) then we used the consensual approach from Mouchet et al (2008) to build a dendogram. Finally we extracted from this dendogram a matrix of pairwise functional distances between species.

2.4 Statistical analyses

2.4.1 Shapes of the trade-off curves

The shape of the relationship between each biodiversity metric and production was assessed using additive mixed models (GAMM, Zuur et al. 2009) using the package mgcv (Wood 2011) in R statistical software (R Core Team 2014). The biodiversity metrics computed at each FBBS site within SARs were the dependent variable, whereas unidimensional thin plate regression splines on edible energy from crops and edible energy from livestock husbandry were included as predictor variables. We assumed a Gaussian distribution for all biodiversity metrics. Observations were suspected not to be independent according to the SAR in which they were carried out. Therefore, the SAR was treated as a random effect that followed a normal distribution. A spline on the number of point counts in each FBBS site was integrated as a covariate to account for the varying sampling effort between FBBS sites. We also included mean temperature and rainfall at each site during the months of April and May of the years the data was collected, altitude, and a two-dimensional spline on geographical coordinates x and y to account for trends across larger geographical distances (Dormann et al. 2007). Prior to all analyses, we scaled all predictors. The basis dimension of smooth terms was set at 3, except for the spline on geographical coordinates.

For each biodiversity metric Y, we fitted a full model whose structure read as follows:

$$Y \sim s(Crop\ edible\ energy) + s(livestock\ edible\ energy) + s(number\ of\ point\ counts) + altitude + Rainfall + temperature + s(x, y) + (1|SAR) \quad (5)$$

We then used the MuMIn package (Barton 2014) and the maximum likelihood (ML) approach to compute all sub-models of this full-model and for each bird community descriptor, we selected the best GAMM based on AIC criterion. Finally, we re-computed this best model with the restricted maximum likelihood (REML) approach and we checked a posteriori that there was no autocorrelation in the residuals by plotting the variograms and computing Moran's I autocorrelation coefficient.

2.4.2 Comparison of the strength of the response across biodiversity dimensions

We then used linear models to test whether phylogenetic or functional diversity were more affected by production than taxonomic diversity. This was done by considering one phylogenetic or functional diversity metric as the dependent variable and production metrics and the corresponding taxonomic metric as predictor variables. We chose randomly one site per SAR and used spatial eigenvector modelling to deal with spatial autocorrelation (Bivand et al. 2013) and account for trends across larger geographical distances. Thus for $q = 0{,}1\ or\ 2$, we fitted the models

$$^{q}D_{funct} \sim {}^{q}D_{taxo} + livestock\ edible\ energy + crop\ edible\ energy + number\ of\ point\ counts \quad (6)$$

$$^{q}D_{phylo} \sim {}^{q}D_{taxo} + livestock\ edible\ energy + crop\ edible\ energy + number\ of\ point\ counts \quad (7)$$

Averaging coefficients over sub-models of these two models then made it possible to compute estimates, standard errors and p. values for all coefficients. Spatial eigen vectors were included in all tested sub-models.

3 Results

3.1 Shapes of the trade-off curves

All relationships between a biodiversity metric and crop production were significant (Table III-1), decreasing and either concave or linear (Figure III-2). Relationships of all functional or taxonomic diversity metrics with crop production were clearly concave whereas all phylogenetic metrics decreased more linearly with crop production (Figure III-2). Livestock production was never selected in the GAMM with the best AIC (Table III-1).

3.2 Comparison of the strength of the response across biodiversity dimensions

Functional and taxonomic metrics were always correlated (all Pearson correlation coefficients >0.99). Interestingly, the crop production term in equation 6 was always significant although generally not very significant (p=0.031, 0.023, or 0.002), and the estimate was always negative (Table III-2), which meant that functional diversity was more affected by the processes underlying production than taxonomic diversity. The livestock production term in equation 6 was significant for q=1 and q=2 (p=0.004), both estimates were negative.

Table III-1 Approximate significance of smooth terms in the GAMMs explaining variations in the biodiversity metrics by variations in production, climatic variables, number of surveyed points or geometric coordinates. Fixed terms (climatic variables and altitude) are not included. *, p-value < 0.05; **, p-value < 0.01; ***, p-value < 0.001

Biodiversity metric	**Predictor variable**	**F statistic**	**p-value**
${}^{0}\boldsymbol{D}_{taxo}$	s(Crop edible energy)	28,266	<0,001***
	s(number of point counts)	103,669	<0,001***
	s(x,y)	4,854	<0,001***
${}^{1}\boldsymbol{D}_{taxo}$	s(Crop edible energy)	29,957	<0,001***
	s(number of point counts)	40,101	<0,001***
	s(x,y)	4,330	<0,001***
${}^{2}\boldsymbol{D}_{taxo}$	s(Crop edible energy)	27,289	<0,001***
	s(number of point counts)	19,083	<0,001***
	s(x,y)	2,983	<0,001***
${}^{0}\boldsymbol{D}_{phylo}$	s(Crop edible energy)	25,682	<0,001***
	s(number of point counts)	70,171	<0,001***
	s(x,y)	4,517	<0,001***
${}^{1}\boldsymbol{D}_{phylo}$	s(Crop edible energy)	18,897	<0,001***
	s(number of point counts)	2,929	0,010*
${}^{2}\boldsymbol{D}_{phylo}$	s(Crop edible energy)	7,645	<0,001***
${}^{0}\boldsymbol{D}_{func}$	s(Crop edible energy)	30,487	<0,001***
	s(number of point counts)	103,535	<0,001***
	s(x,y)	5,181	<0,001***
${}^{1}\boldsymbol{D}_{func}$	s(Crop edible energy)	32,013	<0,001***
	s(number of point counts)	41,867	<0,001***
	s(x,y)	4,695	<0,001***
${}^{2}\boldsymbol{D}_{func}$	s(Crop edible energy)	30,132	<0,001***
	s(number of point counts)	20,312	<0,001***
	s(x,y)	4,002	<0,001***

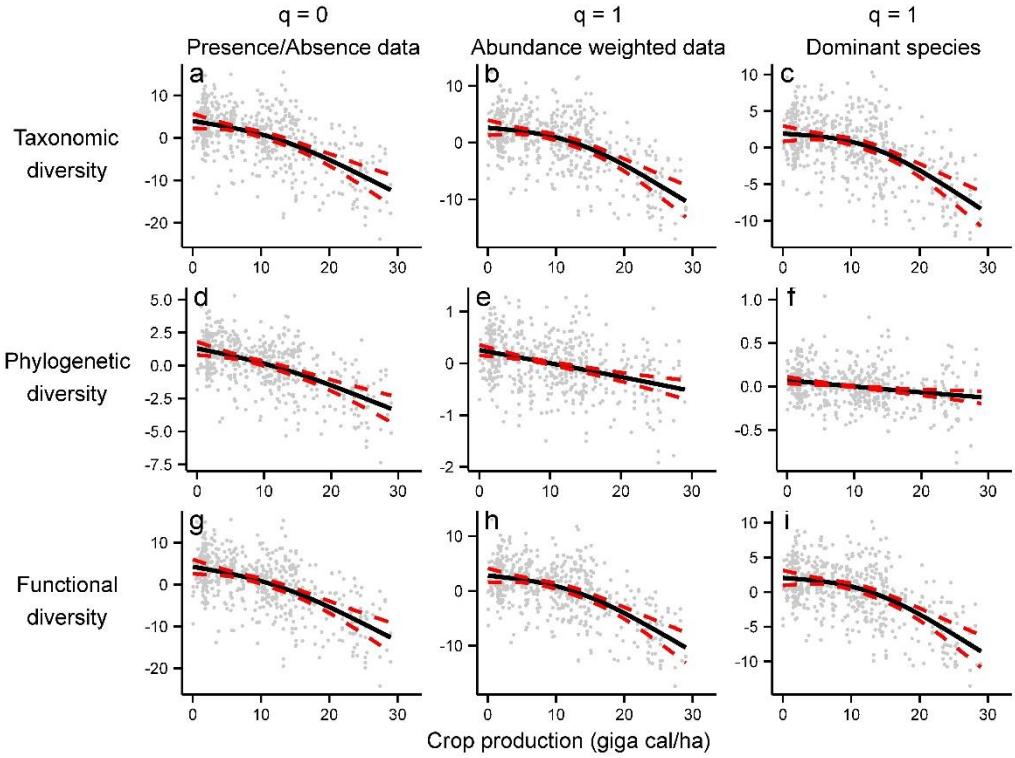


Figure III-2 Relationships between different bird diversity metrics and crop edible energy. a-c, taxonomic diversity; d-f, phylogenetic diversity; g-i, functional diversity. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM). Black line, model output; dashed line, model output ± 2SE; grey points, partial residuals.

Table III-2 Summary of the effect of taxonomic diversity and production on functional diversity. Spatial eigen- vectors and intercepts are not shown. LV, livestock; SE, standard error; Z, z statistic; *, p-value < 0.05; **, p-value < 0.01; ***, p-value < 0.001

Dependent variable	Predictor variable	Estimate	SE	Adjusted SE	Z	p. value	
${}^{0}D_{func}$	${}^{0}D_{taxo}$	1,011	0,005	0,005	208,618	<0,001	***
	Crop edible energy	-0,105	0,048	0,049	2,153	0,031	*
	LV edible energy	-0,075	0,048	0,048	1,570	0,116	
	number of point counts	0,003	0,024	0,024	0,129	0,897	
${}^{1}D_{func}$	${}^{1}D_{taxo}$	0,976	0,007	0,008	130,073	<0,001	***
	Crop edible energy	-0,137	0,045	0,045	3,034	0,002	**
	LV edible energy	-0,124	0,043	0,043	2,879	0,004	**
	number of point counts	0,034	0,042	0,042	0,806	0,420	
${}^{2}D_{func}$	${}^{2}D_{taxo}$	0,948	0,008	0,008	120,441	<0,001	***
	Crop edible energy	-0,106	0,046	0,047	2,272	0,023	*
	LV edible energy	-0,119	0,041	0,041	2,902	0,004	**
	number of point counts	0,016	0,030	0,030	0,522	0,602	

Table III-3 Summary of the effect of taxonomic diversity and production on phylogenetic diversity. Spatial eigen-vectors intercepts are not shown. SE, standard error; Z, z statistic; *, p-value < 0.05; **, p-value < 0.01; ***, p-value < 0.001

Dependent variable	Predictor variable	Estimate	SE	Adjusted SE	Z	p. value	
${}^{0}D_{phylo}$	${}^{0}D_{taxo}$	0,270	0,008	0,008	35,688	<0,001	***
	Crop edible energy	0,008	0,044	0,044	0,183	0,855	
	LV edible energy	-0,111	0,071	0,071	1,566	0,117	
	number of point counts	-0,026	0,051	0,051	0,502	0,616	
${}^{1}D_{phylo}$	${}^{1}D_{taxo}$	0,077	0,005	0,005	15,187	<0,001	***
	Crop edible energy	0,012	0,031	0,031	0,375	0,707	
	LV edible energy	-0,103	0,031	0,032	3,277	0,001	**
	number of point counts	-0,099	0,028	0,028	3,569	<0,001	***
${}^{2}D_{phylo}$	${}^{2}D_{taxo}$	0,022	0,003	0,003	6,631	<0,001	***
	Crop edible energy	-0,012	0,018	0,018	0,666	0,505	
	LV edible energy	-0,050	0,018	0,018	2,782	0,005	**
	number of point counts	-0,051	0,014	0,015	3,495	<0,001	***

Conversely, the crop production term in equation 7 was never significant whereas the livestock production term in equation 7 was significant for q=1 and q=2 (Table III-3, p = 0.001 and p=0.005) suggesting that processes underlying livestock production might affect some phylogenetic groups more than others, for a given taxonomic diversity.

4 Discussion

4.1 Concavity of productivity/diversity relationships

We found concave relationships between bird local functional and taxonomic diversity and crop energy production, with a steeper slope for high levels of production, suggesting that actions aiming at increasing local species or functional diversity (and ultimately ecosystem functioning and ecosystem services) may be less costly and more beneficial in highly productive regions. Since over French agroecosystems and at SAR scale, crop energy production is largely driven by the area under crop cultivation (unpublished results), highly productive regions are also those with the simplest and most homogeneous landscapes. Thus our results were coherent with the body of literature, both empirical and theoretical, which states that actions aiming at enhancing species richness are likely to be more effective in simple landscapes (Tscharntke et al. 2005a; Cormont et al. 2016). However, we did not observe a milder slope for the simplest landscapes and highest production levels, as suggested by the intermediate landscape complexity hypothesis, which states that actions to favor species diversity should be most efficient for intermediate-complexity landscapes (Tscharntke et al. 2012). This was not due to the basis dimension of our smooth terms being too small, since re-running the models with the basis

dimension of all smooths set to 10 did not our change results. It may because at SAR scale the highest levels of homogeneity were not reached, indeed, all SARs in our study had more than 20% non-crop area, which is very far from the less than 1% of non-crop area that characterized the most simplified landscape in Tscharntke et al (2012).

Interestingly, our results did not confirm former results by Kleijn et al. (2009). Indeed, these authors reported that plant species richness decreased exponentially with nitrogen input at field scale in both cropland and grassland. They concluded that conservation benefits were disproportionally more costly on intensity farmland. Given that crop and grassland yields respond to nitrogen input with a concave relationship, it is difficult to use Kleijn's results to make any inference about the shape of the relationship between production and plant species richness. It is nevertheless possible that the production/biodiversity relationship depends on the scale at which production is computed and on the studied taxon. Indeed, the mechanisms underlying production/biodiversity relationships for plants at a field level and for birds at a SAR level are probably different. At the field scale, productivity can be increased by local intensification practices, such as increasing input of nitrogen or pesticides (Tscharntke et al. 2005a). These practices directly modify plant communities (Loeuille et al. 2013). At larger scales, like at the SAR scale, productivity is also dependent on landscape intensification practices, such as converting grasslands to arable fields.

2- Functional or phylogenetic diversity

We originally assumed that functional diversity would decline more steeply than taxonomic diversity along a production gradient (H1). Exploring independently the relationship between production and either functional diversity or taxonomic diversity did not make it possible to confirm this assumption. Indeed, the relationships between crop production and functional diversity metrics were always similar to those between crop production and taxonomic diversity metrics. However, including species abundances in metric computations and taxonomic diversity in the explanatory variables made it possible to reveal a steeper decrease in functional diversity as compared to taxonomic diversity along both production gradients and thus to bring support to the original assumption. On the basis of these results, alongside those of Flynn (2009), it appears that intensive agriculture can reduce the functional diversity of birds more than their taxonomic diversity.

We initially suggested that phylogenetic diversity would decline less steeply than taxonomic diversity along a production gradient (H2). This assumption was not supported by our results: crop production did not have a significant effect on phylogenetic diversity when taxonomic diversity was included in the explanatory variables.

Conclusion

All dimensions of biodiversity studied here in birds are affected by processes underlying crop production. For functional and taxonomic diversity, the decrease was steeper for high levels of crop production, suggesting that actions aiming at increasing local species or functional diversity may be more efficient in the most crop-specialized areas. Furthermore, it appears that agriculture can reduce the functional diversity of birds more than their taxonomic diversity. We therefore urge the scientific community to go beyond measuring species richness when evaluating potential action, but to assess directly the facet of biodiversity that is at stake, be it the abundance of targeted species, or the functional diversity of traits believed to be needed for the targeted ecosystem functions.

Acknowledgements

We would like to warmly thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey (STOC EPS programme). We also thank Félix Teillard for methodological insight and access to his R scripts. This work is part of the ‘‘Investments d’Avenir’’ Programme overseen by the French National Research Agency (ANR) (LabEx BASC;ANR-11-LABX-0034). CD, FJ, and MT received funding from the European Union by the European Commission within the Seventh Framework Programme in the frame of RURAGRI ERA-NET under Grant Agreement n°235175 TRUSTEE (ANR- 13-RURA-0001-01). The authors only are responsible for any omissions or deficiencies. Neither the TRUSTEE project nor any of its partner organizations, any organization of the European Union, or European Commission is accountable for the content of this research. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Compliance with Ethical Standards:

The authors declare that they have no conflict of interest.

References

ANSES, 2013. Ciqual French food composition table version 2013 [WWW Document]. URL https://pro.anses.fr/TableCIQUAL/index.htm (accessed 6.25.14).

Barton, K., 2014. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.10.5.

Bivand, R., Hauke, J., Kossowski, T., 2013. Computing the Jacobian in Gaussian Spatial Autoregressive Models: An Illustrated Comparison of Available Methods. Geogr. Anal. 45, 150–179. doi:10.1111/gean.12008

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. J. Veg. Sci. 16, 533–540.

Calba, S., Maris, V., Devictor, V., 2014. Measuring and explaining large-scale distribution of functional and phylogenetic diversity in birds: separating ecological drivers from methodological choices: Functional and phylogenetic diversity of bird assemblages. Glob. Ecol. Biogeogr. 23, 669–678. doi:10.1111/geb.12148

Chao, A., Chiu, C.-H., Jost, L., 2014. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45, 297–324. doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540

Charpentier, A., 2015. Insights from life history theory for an explicit treatment of trade-offs in conservation biology. Conserv. Biol. n/a-n/a. doi:10.1111/cobi.12442

Cormont, A., Siepel, H., Clement, J., Melman, T.C.P., WallisDeVries, M.F., van Turnhout, C.A.M., Sparrius, L.B., Reemer, M., Biesmeijer, J.C., Berendse, F., de Snoo, G.R., 2016. Landscape complexity and farmland biodiversity: Evaluating the CAP target on natural elements. J. Nat. Conserv. 30, 19–26. doi:10.1016/j.jnc.2015.12.006

Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world: Spatial mismatch between diversity facets. Ecol. Lett. no-no. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x

Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Roger Bivand, Janine Bolliger, Carl, G., G. Davies, R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., R. Peres-Neto, P., Reineking, B., Schröder, B., M. Schurr, F., Wilson, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography 30, 609–628. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x

Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. J. Stat. Softw. 22, 1–20.

FAO, 2003. Les bilans alimentaires --Manuel.

Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. Ecol. Lett. 12, 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x

Gregory, R.D., van Strien, A., 2010. Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. Ornithol. Sci. 9, 3–22.

Hooper, D.U., Chapin Iii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75, 3–35.

Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecologica, Sino-French Cooperation on Biodiversity and Natural Resource Management 44, 58–66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003

Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Glob. Change Biol. 13, 1672–1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x

Kleijn, D., Kohler, F., Baldi, A., Batary, P., Concepcion, E.., Clough, Y., Diaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovacs, A., Marshall, E.J.., Tscharntke, T., Verhulst, J., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 276, 903–909. doi:10.1098/rspb.2008.1509

Kremen, C., 2015. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. Ann. N. Y. Acad. Sci. n/a-n/a. doi:10.1111/nyas.12845

Law, E.A., Wilson, K.A., 2015. Providing context for the land-sharing and land-sparing debate. Conserv. Lett. n/a-n/a. doi:10.1111/conl.12168

Loeuille, N., Barot, S., Georgelin, E., Kylafis, G., Lavigne, C., 2013. Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks, in: Advances in Ecological Research. Elsevier, pp. 339–435.

Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N.W.H., Tomasini, J.-A., Mouillot, D., 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. Oikos 117, 794–800. doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16594.x

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. Funct. Ecol. 24, 867–876. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x

Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O.J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A.S.L., Rohr, R.P., Thébault, E., Thuiller, W., 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. Biol. Rev. 87, 769–785. doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x

Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. Biol. Rev. 86, 792–812. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x

Poos, M.S., Walker, S.C., Jackson, D.A., 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. Ecology 90, 341–347. doi:10.1890/08-1638.1

Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Léger, F., Jiguet, F., 2015. Forecasting the Effects of Land Use Scenarios on Farmland Birds Reveal a Potential Mitigation of Climate Change Impacts. PLoS ONE 10, e0117850. doi:10.1371/journal.pone.0117850

R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Sausse, C., Barbottin, A., Jiguet, F., Martin, P., 2015. Do the effects of crops on skylark (Alauda arvensis) differ between the field and landscape scales? PeerJ 3, e1097. doi:10.7717/peerj.1097

Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., Kühn, I., 2008. A comparative test of phylogenetic diversity indices. Oecologia 157, 485–495. doi:10.1007/s00442-008-1082-2

Sekercioglu, C.H., 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. J. Ornithol. 153, 153–161. doi:10.1007/s10336-012-0869-4

Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B., Araujo, M.B., 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. Nature 470, 531–534. doi:10.1038/nature09705

Thuiller, W., Pironon, S., Psomas, A., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Lavergne, S., Pearman, P.B., Renaud, J., Zupan, L., Zimmermann, N.E., 2014. The European functional tree of bird life in the face of global change. Nat. Commun. 5. doi:10.1038/ncomms4118

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol. Lett. 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012.

Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. Biol. Rev. 87, 661–685. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x

Wenny, D.G., DeVault, T.L., Johnson, M.D., Kelly, D., H. Sekercioglu, C., Tomback, D.F., Whelan, C.J., 2011. The Need to Quantify Ecosystem Services Provided by Birds. The Auk 128, 1–14. doi:10.1525/auk.2011.10248

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agric. Ecosyst. Environ. 75, 13–30. doi:10.1016/S0167-8809(99)00064-X

Winter, M., Devictor, V., Schweiger, O., 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? Trends Ecol. Evol. 28, 199–204. doi:10.1016/j.tree.2012.10.015

Wood, S., 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. J. R. Stat. Soc. 3–36.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY.

Appendix III-A: List of species considered in this work

Accipiter nisus, Aegithalos caudatus, Alauda arvensis, Alectoris rufa, Anthus campestris, Anthus pratensis, Anthus trivialis, Apus apus, Burhinus oedicnemus, Buteo buteo, Linaria cannabina, Carduelis carduelis, Chloris chloris, Certhia brachydactyla, Certhia familiaris, Cettia cetti, Circus aeruginosus, Circus cyaneus, Circus pygargus, Cisticola juncidis, Coccothraustes coccothraustes, Columba livia, Columba oenas, Columba palumbus, Corvus corax, Corvus frugilegus, Corvus monedula, Corvus corone, Coturnix coturnix, Cuculus canorus, Delichon urbicum, Dendrocopos major, Dendrocopos medius, Dendrocopos minor, Dryocopus martius, Emberiza cia, Emberiza cirlus, Emberiza citrinella, Emberiza hortulana, Erithacus rubecula, Falco subbuteo, Falco tinnunculus, Fringilla coelebs, Galerida cristata, Garrulus glandarius, Hippolais polyglotta, Hirundo rustica, Jynx torquilla, Lanius collurio, Locustella naevia, Lullula arborea, Luscinia megarhynchos, Merops apiaster, Emberiza calandra, Milvus migrans, Milvus milvus, Motacilla alba, Motacilla flava, Muscicapa striata, Oenanthe oenanthe, Oriolus oriolus, Periparus ater, Cyanistes caeruleus, Lophophanes cristatus, Parus major, Poecile montanus, Poecile palustris, Passer domesticus, Passer montanus, Perdix perdix, Phasianus colchicus, Phoenicurus ochruros, Phoenicurus phoenicurus, Phylloscopus bonelli, Phylloscopus collybita, Phylloscopus sibilatrix, Phylloscopus trochilus, Picus canus, Pica pica, Picus viridis, Prunella modularis, Pyrrhula pyrrhula, Regulus ignicapilla, Regulus regulus, Saxicola rubetra, Saxicola rubecola, Serinus serinus, Sitta europaea, Streptopelia decaocto, Streptopelia turtur, Sturnus vulgaris, Sylvia atricapilla, Sylvia borin, Sylvia cantillans, Sylvia communis, Sylvia curruca, Sylvia hortensis, Sylvia melanocephala, Sylvia undata, Troglodytes troglodytes, Turdus merula, Turdus philomelos, Turdus pilaris, Turdus viscivorus, Upupa epops, Vanellus vanellus

IV. Des communautés d'oiseaux dominées par des généralistes dans les régions laitières intensives et par des spécialistes dans les régions de grandes cultures intensives

4.1 Avant-propos et résumé

Le chapitre précédent a permis de mettre en évidence une perte de biodiversité le long d'un gradient de production végétale, et de suggérer que la perte de biodiversité est plus abrupte dans les régions à haute production végétale. Les métriques de biodiversité utilisées, basées sur le nombre d'éléments (espèces, branches phylogénétique, ou paire d'espèces fonctionnellement différentes) dans toute la communauté (106 espèces), n'ont cependant pas permis de détecter de changements le long d'un gradient de production animale.

Nous nous sommes intéressés ici aux changements compositionnels ou fonctionnels des communautés d'oiseaux le long des gradients de production, en choisissant des descripteurs capables de détecter ces changements. Ces descripteurs étaient basés sur une communauté plus réduite (74 espèces, considérées comme généralistes ou spécialistes des milieux bâtis, des forêts, ou des milieux agricoles). Des modèles mixtes additifs généralisés ont permis d'étudier les co-variations de six descripteurs des communautés d'oiseaux et de quatre indicateurs de production qui décrivaient la production de lait, de viande et de produits végétaux.

Nos résultats ont permis de mettre en évidence des changements de composition des communautés d'oiseaux de natures différentes le long de deux gradients de production. Les communautés présentes dans les PRA spécialisées en élevage étaient dominées par des espèces généralistes ou spécialistes de prairies plutôt omnivores ou insectivores. Le long d'un gradient vers les PRA spécialisées dans les grandes cultures, ces espèces étaient remplacées par des espèces spécialistes des milieux arables, très spécialisées et principalement granivores. Au sein des PRA spécialisées dans l'élevage, nous avons mis en évidence une tendance vers des communautés dominées par des généralistes le long d'un gradient de production de lait.

Nos résultats montrent que l'élevage et les grandes cultures sont associés à des communautés très distinctes, et que toute réflexion visant à concilier production et

biodiversité en France doit considérer séparément ces deux systèmes. Ils suggèrent aussi qu'il est probablement nécessaire de mettre en place des stratégies de protection de la biodiversité différentes dans les régions spécialisées en élevage et les régions spécialisées en grandes cultures. Dans la suite de notre travail, nous considèrerons séparément production animale et production végétale.

4.2 Article Contrasting biotic homogenization along production gradients of crops and livestock for birds in French farmlands

Camille Dross[1, 2], Karine Princé[3,4], Frédéric Jiguet[3], Muriel Tichit[1, 2]

[1] INRA, UMR 1048 SADAPT, 16 rue Claude Bernard, 75005 Paris, France

[2]AgroParisTech, UMR 1048 SADAPT, 19 avenue du Maine, 75015 Paris, France

[3] Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP135, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France

[4] Department of Forest and Wildlife Ecology, University of Wisconsin-Madison, Madison, WI 53706, USA

Highlights

We describe variations of bird communities along 2 agricultural production gradients.

At high crop production, few highly specialized granivorous species were present.

At high milk production, communities were species-rich and dominated by generalists.

Metrics aggregating livestock and crop production could represent only one gradient.

Abstract

How to meet the demand for agricultural products without causing further biodiversity loss is of great concern globally. Agricultural intensification increases yields and production but it is detrimental to biodiversity, in particular to farmland birds. Impacts on birds of intensive management practices and of landscape simplification have been widely studied, but there is a lack of knowledge about the landscape impacts of intensive milk or meat production. The objective of this work was to investigate changes in several bird community characteristics along different production gradients. We retained 4 production metrics. All metrics were computed over French agroecosystems. Using data from the French Breeding Bird Survey along with data from national agricultural statistics, we modelled the relationship between production and six bird community descriptors. Bird communities were shaped by two production gradients. Along a gradient of increasing crop production and decreasing meat production, we observed a shift from locally species-diverse communities dominated by generalist or grassland specialist species towards species-poor communities dominated by arable specialist and granivorous species (all p-values < 0.001). Second, we observed a shift towards homogenized communities dominated by generalists along a gradient of increasing milk production. Our research highlights the need to consider crop and livestock separately when investigating their impacts on biodiversity. It also hints towards the need for differentiated strategies to protect farmland birds in crop regions and in livestock regions.

Keywords: Homogenization, farmland birds, landscape, agroecology

1 Introduction

Man appropriates a substantial share of the planet's ice-free land surface (Ramankutty et al. 2008) and of the terrestrial net primary production (Haberl et al. 2007; Krausmann et al. 2013) in particular through agriculture. In Western Europe, agricultural intensification through both intensive management practices and landscape simplification has made it possible to increase food production considerably in the second half of the twentieth century but it has had detrimental effects on Europe's biodiversity (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006; Le Féon et al. 2010; Storkey et al. 2012).

Impacts on birds of intensive management practices have been well studied. Results show contrasted responses for different bird groups, with "loser" and "winner" species (Phalan et al. 2011; Teillard et al. 2015). Habitat specialists, which are species that have much higher abundances in one particular habitat than anywhere else (Julliard et al. 2004), are generally the most vulnerable to human-induced disturbances (Devictor et al. 2008). Farmland habitat specialist species, which are specialists of farmland habitat, are probably the most vulnerable to intensive management practices, because they spend most of their time in farmland and rely mainly on resources and habitat found there. Doxa et al. (2012) have observed a decline of farmland specialist abundances only in highly intensified agriculture areas and not in High Nature Value Farmland. In arable regions, the most specialized species are the most vulnerable to pesticide applications (Filippi-Codaccioni et al. 2010a), and the mean specialization of the bird community is negatively correlated with herbicide applications (Chiron et al. 2014). Chiron et al. (2014) have observed a positive relationship between herbicide doses and bird species richness. This result could be due to generalist species, which are generally bad competitors in agricultural landscapes, colonizing habitats that have been deserted by specialist species following an herbicide treatment.

Landscape impacts on birds of intensive crop production or extensive grassland-based livestock production have been widely studied. Landscape simplification, that is to say the increase of the extent of cropland and the size of fields, is generally considered to have a positive impact on farmland specialists and a negative impact on all other species (Filippi-Codaccioni et al. 2010a; Chiron et al. 2014; Jeliazkov et al. 2016). Recently, Teillard et al. (2014) have split the farmland specialist species into three groups according to their within-farmland specialization, making it possible to show that specialist species benefit from a higher extent of their habitat within farmland. Thus arable specialists thrive in

regions specialized in crops whereas grassland specialists are favored in regions where grasslands are present. Conversely, habitat generalist species and indeed a majority of species depend on a heterogeneous mosaic of land uses, and there are far less species in simplified landscapes. Little is known about the landscape impacts of intensive livestock production on birds.

The objective of this work was to investigate changes in several bird community characteristics along different production gradients, i.e. ranges of sites with increasing production levels. First, we estimated 4 production metrics across French farmlands. Then we computed species richness and five additional bird community descriptors to capture the shifts in composition associated with production. Finally we used generalized additive mixed models to assess the relationship between the 24 (4×6) pairs of metrics. In particular, we tested the following mutually exclusive hypotheses.

H1 Habitat extent and landscape simplification as the main drivers of production and bird characteristics covariation

We expected a shift from generalists to arable specialists along a crop production gradient, as well as a shift from generalists to grassland specialists along a livestock production gradient.

H2 Management practices as temporal disturbances

We expected a bell-shaped response of species richness along any production gradient, associated with a decrease in community specialization index and any specialist species richness, and an increase in generalist species richness.

Material & Methods

2.1 Agricultural data

We focused on agricultural ecosystems in France and more particularly on land dedicated to arable crops and/or grazing livestock, i.e., cattle, sheep, and goats. Hereafter, we call the area of this land agricultural land (AA). These production systems produce three main types of products: crop products, meat and milk. We computed 4 multidimensional or unidimensional production metrics. First, “livestock and crop energy” had two dimensions and differentiated between crop production and livestock production (meat and milk), both being expressed in terms of edible energy. Second, “mass or volume of production” was a three-dimensional metric which included meat mass, milk volume and crop mass expressed in 100kg/ha or in 100 liter/ha. Third, “total edible energy” was a unidimensional aggregation of livestock and crop production, expressed in giga calories/ha. Finally, “value of production” was also a unidimensional aggregation of livestock and crop

production, expressed in euros/ha. Since our focus was on agricultural area and biodiversity within this agricultural area, we divided all production metrics by the agricultural area.

We computed arable production and grazing livestock meat and milk production for 244 Small Agricultural Regions that had a mean area of 1 418 km². French SARs are statistical units consistent with administrative boundaries. They are relatively homogeneous in terms of their agro-ecological characteristics, which makes them particularly well suited for statistical analysis. They have been used with success to model bird species' response to agriculture and/or to climate (Mouysset et al. 2011; Princé et al. 2012). Data on mass or volume of production for crops and livestock were derived from 2010 annual statistics, and data on the value of production were obtained from the 2010 agricultural accounting statistic. These two data sets were available only at the Nomenclature of Territorial Units for Statistics (NUTS) 3 level, which have a mean area of circa 5 800 km². Therefore, it was necessary to estimate these data at the SAR level. Assuming crop yield and animal productivity to be constant within each NUTS 3 level made it possible to do this using SAR-level data on crop surfaces and livestock numbers obtained from the 2010 Agricultural Census. Such data is public except when confidentiality rules are applicable. When confidentiality rules applied, we computed estimates for the missing crop surface or livestock number data. Information regarding the estimation process and validation can be found in Appendix IV-A.

Edible energy was inferred from mass or volume of production data using conversion coefficients (FAO 2003; ANSES 2013). We also estimated edible energy in the crops used to feed livestock on the farm in which they were grown (hereafter within-farm feed edible energy), based on livestock numbers and average diet(Devun and Guinot 2012). When summing edible energy from crop and livestock production, we subtracted estimates of within-farm diet edible energy to avoid double counting (Maes et al. 2014). Details regarding the computation of production metrics and basic descriptive statistics can be found in Appendix IV-B.

2.2 Bird data

We focused on common birds, which are widespread and commonly surveyed (Jiguet et al. 2012). They are also considered an accurate gauge for measuring environmental health (Gregory and van Strien 2010) and are generally sensitive to change (Jiguet et al. 2007). Because they are rather high in the food chain, they may also reflect changes occurring in

other taxa (Wilson et al. 1999). We focused on 74 common bird species, listed in table IV-C-1.

All bird data were taken from the French Breeding Bird Survey (FBBS). The FBBS is a nationwide, standardized monitoring program conducted by skilled volunteer ornithologists who count breeding birds in randomly selected sites each spring (Jiguet et al. 2012). Each FBBS site consists of a 2 × 2 km square, in which 10 point counts are evenly distributed. All point counts are unbounded and observers record every individual bird either heard or seen, along with the distance of contact (<25 m, 25–100 m, >100 m), during a 5-min survey conducted twice every spring (before and after May the 8th, at least 4 weeks apart).

We computed six bird community descriptors. We first considered the bird species richness (SR), defined as the number of species present. SR is the most common metric used to quantify biodiversity (Feld et al. 2009), but increasing evidence has indicated that it can be misleading because it does not capture changes in community composition (Devictor and Robert 2009; Filippi-Codaccioni et al. 2010b). In particular, SR cannot capture the continent- wide decline in European farmland birds (Donald et al. 2001) that tend to be replaced by generalists, nor the change in community functional characteristics. To capture these changes, we used two trait-based metrics and three metrics based on particular species group: the number of generalist species (generalist species richness), the number of grassland specialist species, and the number of arable specialist species. The two trait-based metrics were the Community Trophic Index (CTI) (Princé et al. 2013; Teillard et al. 2015) and the Community Specialization Index (CSI) (Devictor et al. 2008). The CTI discriminates between communities with more granivorous species, which are at a low trophic level, and communities with more insectivorous and carnivorous species, which are at a high trophic level. It is computed as the mean of the species trophic indices of the species present weighted by the proportion of each species in the community. Species trophic indices are determined on the basis of the species' diet, specifically, the proportions of plants, invertebrates, and vertebrates that the species consumes (Perrins and Cramp 1998). The CSI differentiates between communities dominated by habitat specialists, which are at a high specialization level and highly disturbed communities which are dominated by generalists, and are at a low specialization level (Devictor et al. 2008). It is computed as the mean of the species specialization indices of the species in the community. Species' trophic indices and specialization indices are given in table IV-C-1.

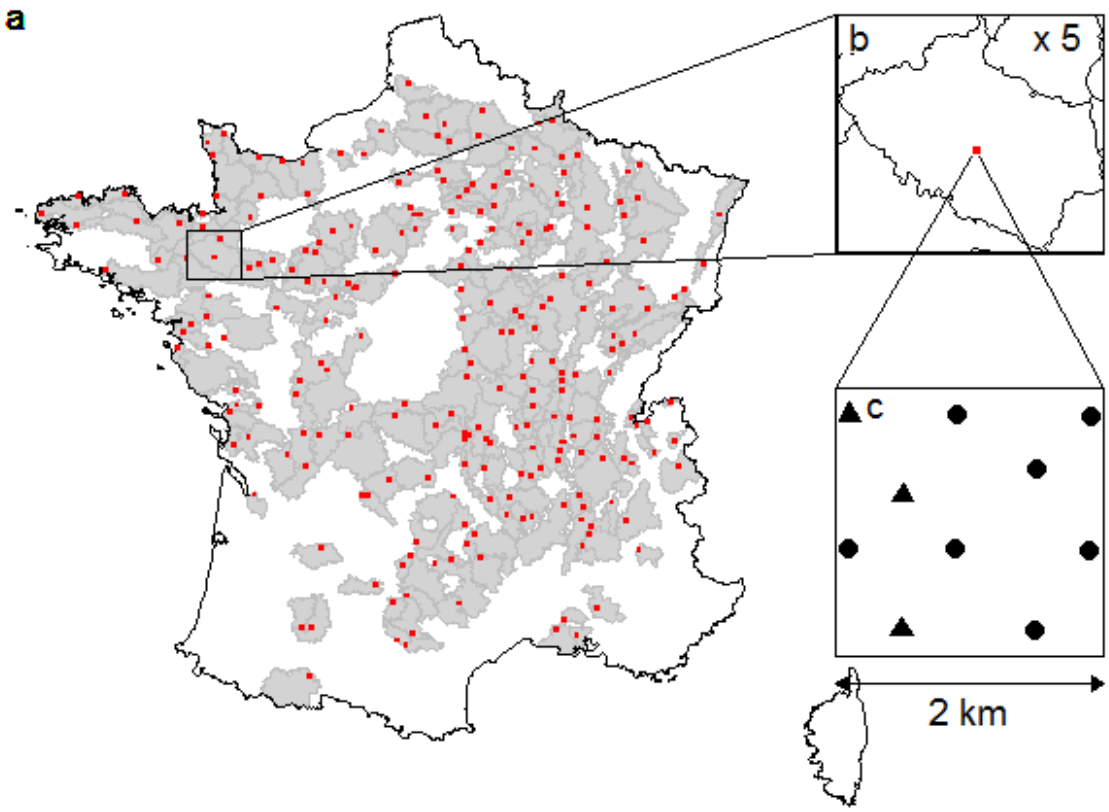


Figure IV-1 Map of France including the 516 FBBS sites and 244 SARs used in the analysis (a). The squares represent 2 × 2 km FBBS sites with at least half their area in agricultural land. The SARs to which they belong are shaded. The number of FBBS sites in each SAR (b) was variable. Each site consisted of 10 point counts (c). Only point counts located within agricultural land (arable land, grassland, or mixed grassland and land) arable were included in the analysis. Circles indicate point counts within farmland and triangles indicate those located elsewhere.

We computed all six bird community descriptor for 516 sites of the FBBS sites that had a least half their area in agricultural land (Figure IV-1a&b). Databases describing land use within each FBBS site were provided by Sausse et al. (2015). As agricultural activities are relatively slow changing and to ensure our results were not dependent on conditions during a particular year, we retained bird data from 2010 to 2013. For each year and each site, we computed abundances for each species in 3 steps: 1) we retained the maximum abundance over the two yearly surveys for each point count, except for three species which generally have not completed their spring migration at the time of the first yearly visit. For these species we considered only counts from the second visit (Princé et al. 2015). 2) For less than 0.1% of point counts, more than ten individuals of a single species were recorded during a single 5-minute point count. To reduce overdispersion we only took into account the ten first individuals of each species observed during a single point count. 3) We

summed abundances over all the point counts located within farmland habitat (Figure IV-1c). We retained the number of point counts located within farmland habitat, hereafter referred to as number of point counts, for use as a predictor in the models. Finally, we computed SR, CTI, CSI and the three group-specific species richness indices for each year and each site, and we averaged them for each site across all years. Density curves and basic descriptive statistics for all six metrics can be found in Appendix IV-C.

2.3 Statistical analyses

We investigated the relationship between each biodiversity metric and each of the four multidimensional or unidimensional production metric using generalized additive mixed models (GAMM). GAMs and GAMMs are similar to generalized linear mixed models but they are able to handle nonlinear relationships between response and predictor variables (Wood 2006; Zuur et al. 2009). The biodiversity metrics computed at each FBBS site within SARs were considered as the dependent variable, whereas production variables computed at the SAR level were defined as predictor variables. We also included mean temperature and rainfall at each site during the months of April and May of the years the data was collected. We assumed Gaussian distribution for all metrics. The number of point counts in each FBBS site was integrated as a covariate to account for the varying sampling effort between FBBS sites. We also included two-dimensional spline on geographical coordinates to account for trends across larger geographical distances (Dormann et al. 2007). Since we suspected that observations within a SAR were not independent, we treated the SAR as a random effect. Prior to all analyses, we log-transformed CTI and CSI to ensure normality, and we scaled all predictors to ensure the models ran smoothly. All spline functions except for the one on geographical coordinates had three degrees of freedom. For each biodiversity metric, four different full models were computed:

Livestock & crop energy

$$Bird\ community\ metric \sim s(number\ of\ point\ counts) + s(geographical\ coordinates) + s(livestock\ edible\ energy) + s(crop\ edible\ energy) + altitude + Rainfall + temperature + (1|SAR) \quad (1)$$

Mass or volume of production

$$Bird\ community\ metric \sim s(number\ of\ point\ counts) + s(geographical\ coordinates) + s(crop\ mass) + s(meat\ mass) + s(milk\ volume) + altitude + Rainfall + temperature + (1|SAR) \quad (2)$$

Total edible energy

$$Bird\ community\ metric \sim s(number\ of\ point\ counts) + s(geographical\ coordinates) + s(edible\ energy) + altitude + Rainfall + temperature + (1|SAR) \quad (3)$$

Value of production

$$Bird\ community\ metric \sim s(number\ of\ point\ counts) + s(geographical\ coordinates) + s(value\ of\ production\ ) + altitude + Rainfall + temperature + (1|SAR) \quad (4)$$

We then used the MuMIn package (Barton 2014) and the maximum likelihood (ML) approach to compute all sub-models of the four full models and for each full model formula and each bird community descriptor we selected the best GAMM based on AIC criterion. Finally, we re-computed this best model with the restricted maximum likelihood (REML) approach and we checked a posteriori that there was no autocorrelation in the residuals by plotting the variograms and computing Moran's I autocorrelation coefficient. All artwork was produced using ggplot2 (Wickham 2009).

3 Results

For all bird community descriptors, the model selection process investigating the descriptor's relationship with livestock and crop energy selected crop edible energy (Table IV-1, Figure IV-2a). Species richness, generalist species richness, community trophic index, and grassland specialist species richness were all negatively associated with crop edible energy (Figure IV-2a); whereas community specialization index and arable specialist species richness were both positively associated with crop edible energy (Figure IV-2a). Livestock edible energy was selected as a predictor only for generalist species richness and for community specialization index (Table IV-1, Figure IV-2b). Community specialization index was negatively associated with livestock edible energy whereas the relationship between generalist species richness and livestock edible energy was positive and saturating (Figure IV-2b).

Table IV-1 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for crop edible energy and livestock edible energy in the GAMMs selected by the model selection process investigating the relationship between the bird community descriptors and "livestock and crop energy". SR, species richness; CTI, community trophic index; CSI, community specialization index ; F, approximate F statistic; p, approximate p-value ; R2, R^2 figure. Empty cells mean the predictor was not selected by the model selection process.

Community descriptor	Crop edible energy	Livestock edible energy	R2
SR	F = 28.4 ; p < 0.001		0.461
Generalist SR	F = 12.3 ; p < 0.001	F = 8.35 ; p < 0.001	0.385
Log(CTI)	F = 38.6 ; p < 0.001		0.366
Grassland specialist SR	F = 74.5 ; p < 0.001		0.497
Log(CSI)	F = 7.51 ; p = 0.006	F = 12.5 ; p < 0.001	0.376
Arable specialist SR	F = 18.1 ; p < 0.001		0.412

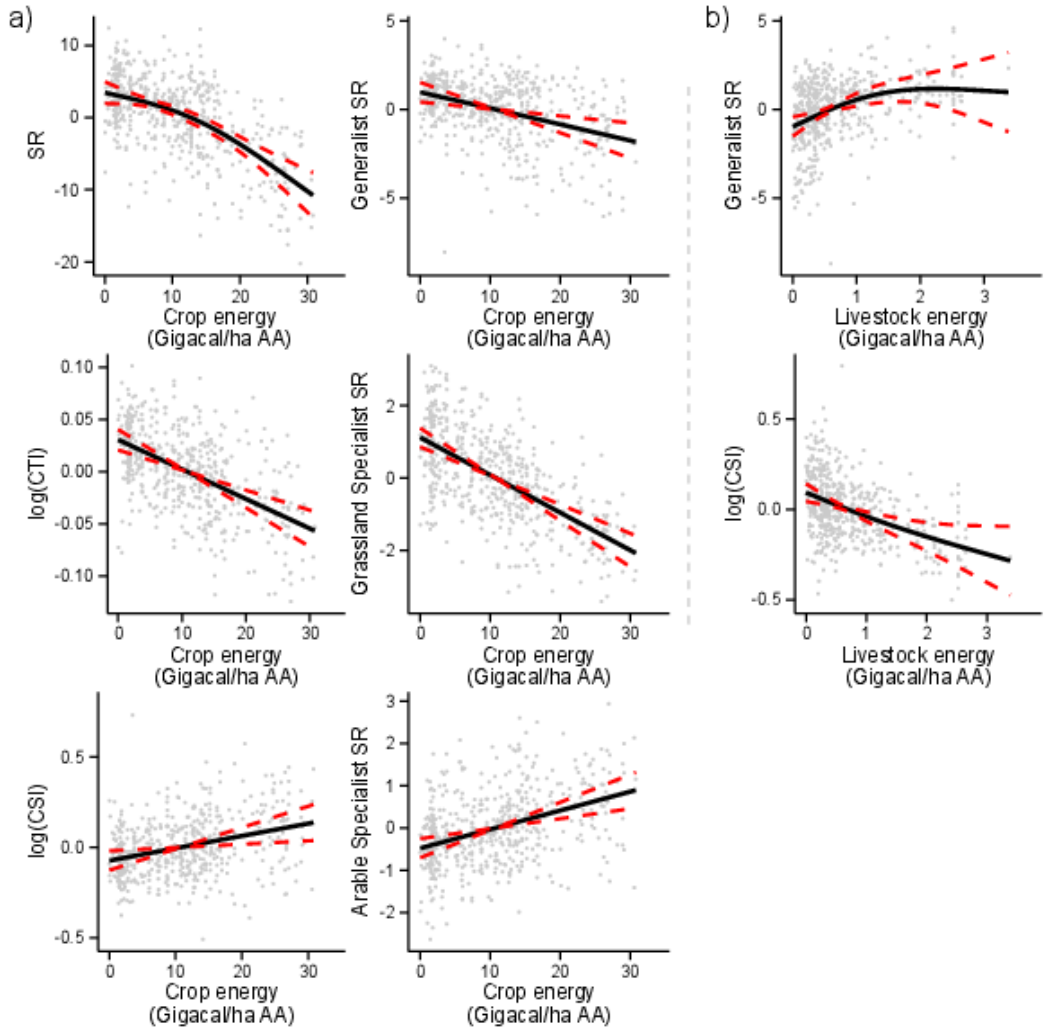


Figure IV-2 Relationships between crop or livestock edible energy and different bird community descriptors. a, relationships between crop edible energy and different bird community descriptors; and b, relationships between livestock edible energy and the bird community descriptors for which livestock edible energy was selected by the model selection process. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM). Black line, model output; dashed line, model output ± 2SE; grey points, partial residuals; SR, species richness; CTI, Community Trophic Index; CSI, Community Specialization Index; AA, Agricultural Area.

The model selection process investigating the relationship between any bird community descriptor and mass or volume of production always selected either crop mass or meat mass but never both (Table IV-2), probably because of the strong negative correlation between these two variables (Pearson correlation coefficient cor = -0.75, Figure IV-B-2). The model selection process investigating the relationship with total edible energy always selected total edible energy (Table IV-3). Every bird community descriptor's relationship with total edible energy, or with crop mass when that variable was selected by the model selection process, was similar to the one with crop edible energy (Figure IV-3a,b&c). That is to say that it was negative for species richness, generalist species richness, grassland specialist species richness and community trophic index (Figure IV-3a&c), and that it was positive for arable specialist species richness and for community specialization index (Figure IV-3b). This similarity is undoubtedly due to the fact that crop mass, crop edible energy and total edible energy are highly inter-correlated (cor > 0.97, Figure IV-B-2). Conversely, when meat mass was selected in the best GAMM, the relationship of any bird community descriptor with this predictor was the opposite of the relationship with crop mass or crop edible energy (Figure IV-3d&e), that is to say that it was negative for arable specialist species richness and community specialization index (Figure IV-3e) and positive for generalist species richness and community trophic index (Figure IV-3d). This is probably due to the strong negative correlation between crop mass and meat mass (Figure IV-B-2).

Table IV-2 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for crop, milk and meat mass or volume in the GAMMs computing the relationship between the bird community descriptors and mass or volume of production. SR, species richness; CTI, Community Trophic Index; CSI, Community Specialization Index; F, approximate F statistic; p, approximate p-value ; R2, R^2 figure. Empty cells mean the predictor was not selected by the model selection process.

Community descriptor	Crop mass	Milk volume	Meat mass	R2
SR	F = 17.8 ; p < 0.001	F = 5.73 ; p = 0.005		0.461
Generalist SR		F = 3.25 ; p = 0.047	F = 19.5 ; p < 0.001	0.390
Log(CTI)			F = 39.1 ; p < 0.001	0.367
Grassland specialist SR	F = 65 ; p < 0.001			0.489
Log(CSI)		F = 13.5 ; p < 0.001	F = 32.1 ; p < 0.001	0.374
Arable specialist SR			F = 22.2 ; p < 0.001	0.407

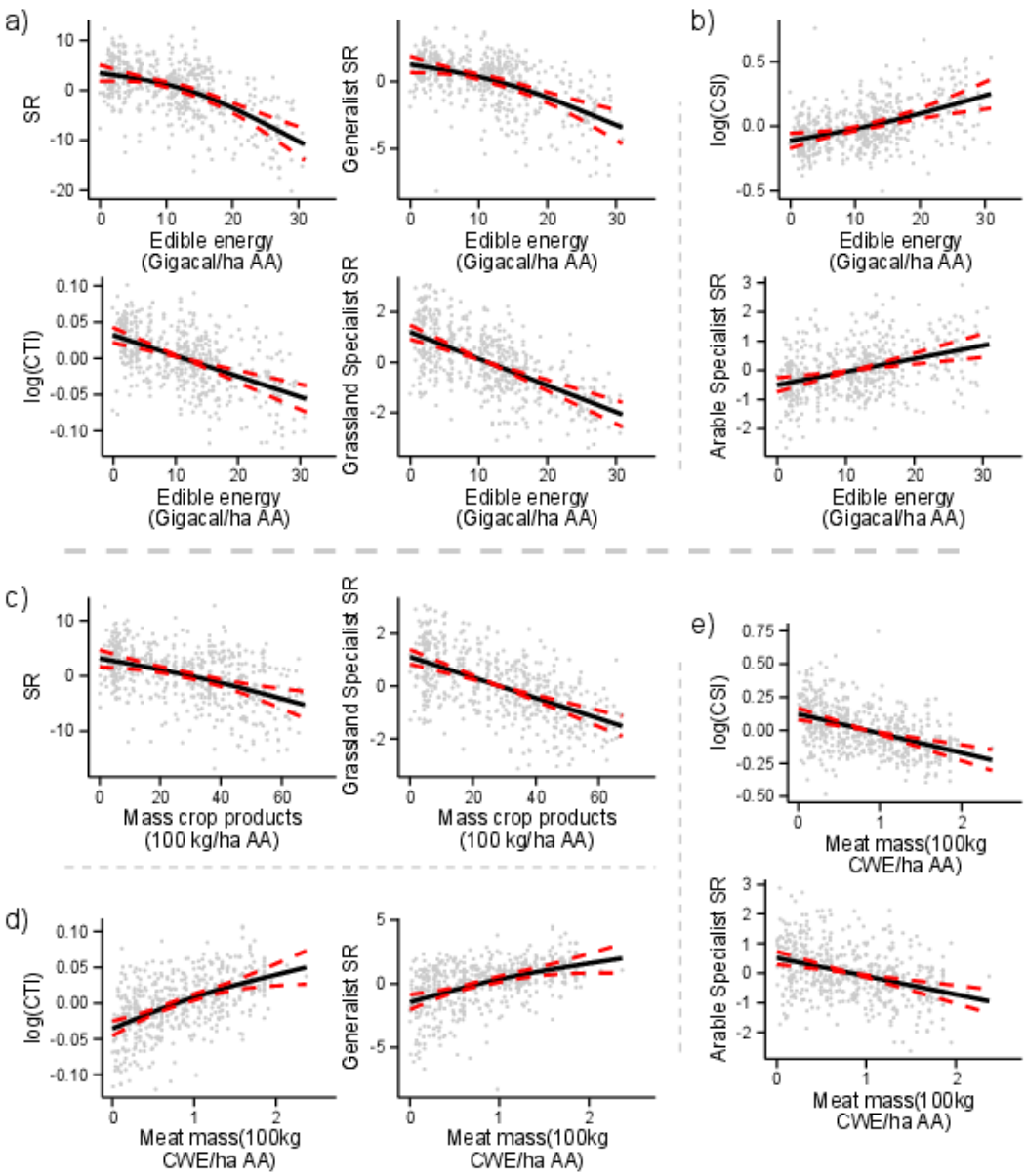


Figure IV-3 Relationships between different production metrics associated with the meat/crop gradient and bird community descriptors. a&b, relationships between total edible energy and all bird community descriptors; c, relationships between crop mass and the bird community descriptors for which crop mass was selected by the model selection process investigating relationships with mass or volume of production; d&e, relationships between meat mass and the bird community descriptors for which meat mass was selected by the model selection process investigating relationships with mass or volume of production;. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM). Black line, model output; dashed line, model output ± 2SE; grey points, partial residuals; edible energy, total edible energy ; SR, species richness; CTI, Community Trophic Index; CSI, Community Specialization Index; AA, Agricultural Area.

Table IV-3 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for total edible energy in the GAMMs computing the relationship between the bird community descriptors and total edible energy. SR, species richness; CTI, Community Trophic Index; CSI, Community Specialization Index; F, approximate F statistic; p, approximate p-value ; R2, R^2 figure.

Community Descriptor	Total edible Energy	R2
SR	F = 27.3 ; p < 0.001	0.458
Generalist SR	F = 20.9 ; p < 0.001	0.362
Arable specialist SR	F = 17.7 ; p < 0.001	0.412
Grassland specialist SR	F = 73.9 ; p < 0.001	0.496
Log(CTI)	F = 37.3 ; p < 0.001	0.364
Log(CSI)	F = 17.9 ; p < 0.001	0.367

Milk volume was selected as a predictor for community specialization index, species richness, and, although it was hardly significant (approximate p. value = 0.047), generalist species richness (Table IV-2). Generalist species richness and species richness exhibited a concave relationship with milk volume and had highest values in SARs where milk volume was present (Figure IV-4). Generalist species richness exhibited a similar concave relationship with livestock energy production (Figure IV-2b). The similarity is clearly due to the high correlation between milk volume and livestock energy production (cor >0.99, Figure IV-B-2). Conversely, we observed a negative relationship between community specialization index and both milk volume and livestock energy production (Figure IV-2b&Figure IV-4).

Value of production was selected as a predictor for species richness and grassland species richness (Table IV-4). Both relationships were negative (Figure IV-5).

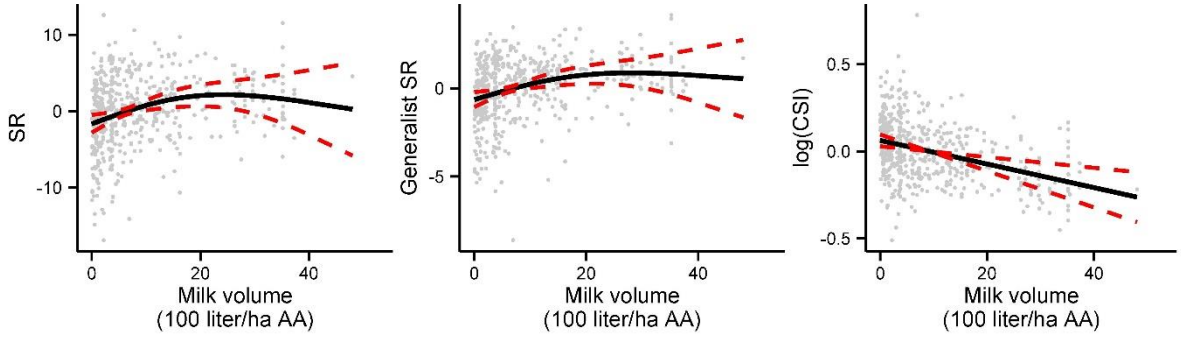


Figure IV-4 Relationships between milk volume and the bird community descriptors for which milk volume was selected by the model selection process. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM). Black line, model output; dashed line, model output ± 2SE; grey points, partial residuals; SR, species richness; CTI, Community Trophic Index; CSI, Community Specialization Index; AA, Agricultural Area.

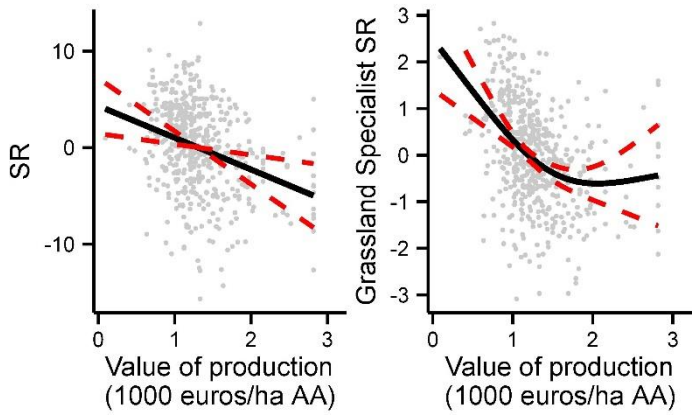


Figure IV-5 Relationships between value of production and the bird community descriptors for which value of production was selected by the model selection process. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM). Black line, model output; dashed line, model output ± 2SE; grey points, partial residuals; SR, species richness; AA, Agricultural Area.

Table IV-4 R^2 figures and approximate significance of smooth terms for value of production in the GAMMs computing the relationship between the bird community descriptors and crop value of production. SR, species richness; CTI, Community Trophic Index; CSI, Community Specialization Index; F, approximate F statistic; p, approximate p-value ; R2, R^2 figure. Empty cells mean the predictor was not selected by the model selection process.

Community Descriptor	Value of production	R2
SR	F = 9.05 ; p = 0.003	0.387
Generalist SR		0.288
Arable specialist SR		0.395
Grassland specialist SR	F = 14.5 ; p < 0.001	0.473
Log(CTI)		0.306
Log(CSI)		0.335

4 Discussion and conclusion

This study investigated covariations of various bird descriptors with agricultural production. As we have seen, bird communities in French farmlands change along two main production gradients. First, we observed a shift from locally species-diverse communities dominated by generalists or by grassland specialists to species-poor highly specialized communities along a meat production/crop production gradient. Second, we observed a shift towards homogenized generalist-dominated communities along a milk production gradient. These results suggest that the mechanisms underlying the covariation of bird communities with agricultural production are probably different in regions specialized in crops than in regions specialized in livestock.

4.1 Crop production and the specialization of bird communities

For crop production, our results were consistent with H1, which suggested landscape simplification as an important driver of crop production and bird descriptor variations across the studied SARs. We found a negative relationship between crop production and local species richness, which was consistent with the well-documented biodiversity loss associated with landscape simplification by expansion of arable lands (Tscharntke et al. 2005a; Chiron et al. 2014; Jeliazkov et al. 2016). In accordance with previous studies

(Filippi-Codaccioni et al. 2010b; Chiron et al. 2014; Jeliazkov et al. 2016), this decrease in local species richness along the crop production gradient went hand in hand with an increase of the community specialization index.

It is widely accepted that the increase of the community specialization index along a crop production gradient occurs because open habitat specialists replace generalist species. Our results show this is partially the case, as generalist species richness did decrease while arable specialist species richness increased along the crop production gradient. We also noted a decrease of grassland specialist species richness along the same gradient, in accordance with the results from Teillard et al. (2014). As all grassland specialists but one have a lower species specialization index than any arable specialist (Teillard et al. 2015), the increase of the community specialization index was also partly due to a shift from grassland specialists to arable specialists.

We observed a negative relationship between community trophic index and crop production, which may be explained simply by the low species trophic index of arable specialist or perhaps by the scarcity of invertebrate food for birds in intensive croplands. Intensive management of cropland, such as insecticide use (Boatman et al. 2004) and removal or degradation of field margins (Wilson et al. 1999) has previously been found to reduce invertebrate abundance. Decline of invertebrate food for birds in intensive cropland has been observed repeatedly (Wilson et al. 1999) and requires birds to forage in neighboring grasslands and hedgerows (Girard et al. 2012). Negative impacts of pesticides on bird insectivore populations have also been previously observed (Boatman et al. 2004; Hallmann et al. 2014).

4.2 Milk production and the homogenization of bird communities

As described above, we observed a negative relationship between community specialization index and milk production or livestock edible energy, along with a concave relationship between species richness and milk production and between generalist species richness and livestock edible energy. For low levels of milk production or livestock edible energy, the concave relationships were positive, but we did not have enough data to distinguish between positive saturated or hump-shaped relationships (Figure IV-2b & Figure IV-4). These trends were consistent with functional biotic homogenization as described by Devictor et al. (2008). Such trends can be associated to either temporal disturbances or spatial heterogeneity or both (Devictor et al. 2008), and do not make it possible to distinguish between the two phenomena. Given the negative trend we observed

between community specialization index and milk production or livestock edible energy (Figure IV-2b & Figure IV-4) along with the results of Devictor et al. (2008), it appears possible that the concave relationships we observed may have resulted from higher spatial heterogeneity or from more disturbing management practices in the regions with highest milk production.

Because of the diversity of feed resources for livestock, which include grass fodder, maize fodder, or crops (Devun and Guinot 2012), livestock production may favor spatial heterogeneity. Spatial heterogeneity is a well-recognized driver of biodiversity (Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005; Perović et al. 2015), and is expected to increase the total number of species as it provides more niches, making it possible for more species to co-exist. Some studies have confirmed the proposed relationship in farmlands (Morelli, 2013). Furthermore, heterogeneity should decrease community specialization, as was observed by Devictor et al. (2008). Indeed, habitat generalists can find resources in various habitats within a heterogeneous landscape, so they can be expected to thrive in heterogeneous landscapes. Conversely, habitat specialists have been shown to be vulnerable to spatial heterogeneity (Filippi-Codaccioni et al. 2010b; Teillard et al. 2014)

In France, the most intensive farms are generally dairy farms, and farms specialized in dairy production are generally more intensive than farms specialized in meat production (Teillard et al. 2012). Intensive management of grassland has been suggested to generate temporal disturbances and discontinuities in availability of resources (Sabatier et al. 2015). Mowing and grazing change resource availability both directly, since they remove potentially seed producing grass from the ecosystem, and indirectly through bottom-up effect of this loss on arthropod communities. High livestock densities directly impact ground-nesting bird species by trampling. Loss of plant diversity associated with intensive practices (Wilson et al. 1999) can cause fluctuation in availability of seed resources since seeds will only be available when the dominant plant species is spreading seeds.

It has been suggested that habitat specialists may be particularly vulnerable to both temporal disturbances and spatial heterogeneity, because they hardly make use of the various habitats in a heterogeneous landscape, and because they are not able to seek resources in neighboring undisturbed habitats following a temporal disturbance in their own habitat (Devictor et al. 2008). Here we observed a decrease of the community specialization index along a milk producing or livestock energy producing gradient, but we found no further evidence of specialist decline.

4.3 Implications for conservation

As described above, our results involving crop production stemmed mainly from the effects of landscape simplification. Indeed, over the gradient studied, which ranged from SARs with no crops at all to SARs with more than 99% of crops in their agricultural area, crop production depended mainly on the share of the agricultural area dedicated to crops, and did not reflect differences in local practices. Thus, we could not assess the impacts of local intensification practices, such as increasing inputs of pesticides or fertilizers, winter sowing of cereals, or cultivating monocultures of high-yield varieties (Tscharntke et al. 2005a). Therefore, it is highly probable that these practices have a negative effect on arable species, as reported in numerous smaller-scale studies (Newton 2004; Filippi-Codaccioni et al. 2010a; Chiron et al. 2014; Jeliazkov et al. 2016) and in spite of the positive relationship we observed between crop production and arable specialist species richness. It is highly unlikely that the strong decline experienced by many arable bird species in Europe (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006) is merely due to the slight reduction in croplands (Ramankutty and Foley 1999), especially in light of the decline of farmland bird specialists observed by Doxa et al. (2012) in intensified agriculture areas. Thus, this decline cannot be addressed merely by considering the relationship between production and bird community characteristics without disentangling the different drivers of production, such as landscape simplification and local management practices.

Common farmland birds are known to be declining faster than any other common bird group in France and in Europe (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006; Gregory and van Strien 2010). Along both the crop/meat production gradient and the milk production gradient, we observed opposite trends for species richness and community specialization index, which confirmed results from Filippi-Codaccioni et al. (2010b) and suggested the existence of a trade-off between local bird species richness and conservation of farmland birds. Furthermore, we observed a clear trade-off between grassland specialist species and arable specialist species along the meat production/crop production gradient. Given the clarity of this result, there is every reason to believe that conservation actions targeted at SARs specialized in crop production (i.e. the ones with the most homogenized landscape) will play an important role for conservation of arable specialists. Conversely, the convex relationship we observed between value of production and grassland specialist species richness suggests that actions targeted at extensive SARs with low production will contribute the most to conservation of grassland specialists.

4.4 Implications for further research

It is often assumed that a unidimensional metric of production, be it its energetic value or its monetary value is useful to inform on the trade-off between production and biodiversity (Phalan et al. 2011). We have shown that over large gradients which include very different production types, such metrics do not inform fully on the production biodiversity trade-off. Total edible energy, 96% of which came from crop production, informed about the crop/meat gradient. It detected the above-mentioned shift from diverse communities with numerous generalists and grassland specialists to communities in which only a pool of granivorous, highly specialized arable birds remain. However, it failed to inform about the homogenization trend associated with productive dairy farming. Value of production, which depended almost equally on crop and livestock production, was even less informative about the major composition changes correlated with production. We only observed a decrease in species richness and grassland specialist species richness along the "value of production" gradient, both of which may be explained by the fact that crop contributed more than meat to value of production. These results highlight the importance of considering both dimensions of production when crop and livestock are present.

Acknowledgements

We would like to warmly thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey (STOC EPS programme). We also thank warmly Félix Teillard for methodological insight and access to his R scripts, Vincent Marcus from the French ministry for agriculture (MAAF) for valuable insight on agricultural statistics, Pierre Cantelaube, from ODR, for providing data to test against our estimations, and Rodolphe Sabatier and Federico Morelli for valuable comments on the first drafts. This work is part of the ''Investments d'Avenir'' Programme overseen by the French National Research Agency (ANR) (LabEx BASC;ANR-11-LABX-0034). CD, KP, FJ, and MT received funding from the European Union by the European Commission within the Seventh Framework Programme in the frame of RURAGRI ERA-NET under Grant Agreement n°235175 TRUSTEE (ANR- 13-RURA-0001-01). The authors only are responsible for any omissions or deficiencies. Neither the TRUSTEE project nor any of its partner organisations, any organisation of the European Union, or European Commission is accountable for the content of this research. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Compliance with Ethical Standards

The authors declare that they have no conflict of interest.

References

ANSES, 2013. Ciqual French food composition table version 2013 [WWW Document]. URL https://pro.anses.fr/TableCIQUAL/index.htm (accessed 6.25.14).

Barton, K., 2014. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.10.5.

Boatman, N.D., Brickle, N.W., Hart, J.D., Milsom, T.P., Morris, A.J., Murray, A.W.A., Murray, K.A., Robertson, P.A., 2004. Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. Ibis 146, 131–143. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00347.x

Chiron, F., Chargé, R., Julliard, R., Jiguet, F., Muratet, A., 2014. Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. Agric. Ecosyst. Environ. 185, 153–160. doi:10.1016/j.agee.2013.12.013

Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. Glob. Ecol. Biogeogr. 17, 252–261. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x

Devictor, V., Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. Divers. Distrib. 15, 122–130. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00510.x

Devun, J., Guinot, C., 2012. Alimentation des bovins : Rations moyennes et autonomie alimentaire. Institut de l'Elevage. 43 pages.

Donald, P.F., Gree, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc. Biol. Sci. 268, 25–29. doi:10.1098/rspb.2000.1325

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. Agric. Ecosyst. Environ. 116, 189–196. doi:10.1016/j.agee.2006.02.007

Doxa, A., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Devictor, V., Jiguet, F., 2012. Preventing biotic homogenization of farmland bird communities: The role of High Nature Value farmland. Agric. Ecosyst. Environ. 148, 83–88. doi:10.1016/j.agee.2011.11.020

Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B, Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. M., Wilson, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography 30, 609–628. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x

FAO, 2003. Les bilans alimentaires --Manuel.

Feld, C.K., Martins da Silva, P., Paulo Sousa, J., De Bello, F., Bugter, R., Grandin, U., Hering, D., Lavorel, S., Mountford, O., Pardo, I., Pärtel, M., Römbke, J., Sandin, L., Bruce Jones, K., Harrison, P., 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. Oikos 118, 1862–1871. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17860.x

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J., Julliard, R., 2010a. Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. Biol. Conserv. 143, 883–890. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.035

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R., 2010b. Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. Biol. Conserv. 143, 1493–1500. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.031

Girard, J., Baril, A., Mineau, P., Fahrig, L., 2012. Foraging habitat and diet of Song Sparrows (Melospiza melodia) nesting in farmland: a stable isotope approach. Can. J. Zool. 90, 1339–1350. doi:10.1139/z2012-103

Gregory, R.D., van Strien, A., 2010. Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. Ornithol. Sci. 9, 3–22.

Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzar, C., Gingrich, S., Lucht, W., Fischer-Kowalski, M., 2007. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 12942–12947.

Hallmann, C.A., Foppen, R.P.B., van Turnhout, C.A.M., de Kroon, H., Jongejans, E., 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. Nature 511, 341–343. doi:10.1038/nature13531

Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., Chiron, F., 2016. Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. 216, 9–22. doi:10.1016/j.agee.2015.09.017

Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecologica, Sino-French Cooperation on Biodiversity and Natural Resource Management 44, 58–66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003

Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Glob. Change Biol. 13, 1672–1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x

Julliard, R., Jiguet, F., Couvet, D., 2004. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? Glob. Change Biol. 10, 148–154. doi:10.1111/j.1365-2486.2003.00723.x

Krausmann, F., Erb, K.-H., Gingrich, S., Haberl, H., Bondeau, A., Gaube, V., Lauk, C., Plutzar, C., Searchinger, T.D., 2013. Global human appropriation of net primary production doubled in the 20th century. Proc. Natl. Acad. Sci. 110, 10324–10329. doi:10.1073/pnas.1211349110

Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. Agric. Ecosyst. Environ., Special section Harvested perennial grasslands: Ecological models for farming's perennial future 137, 143–150. doi:10.1016/j.agee.2010.01.015

Maes, J., Teller, A., Ehrard, M., Murphy, P. et al, 2014. Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services: Indicators for ecosystem assessments under Action 5 of the EU Biodiversity Strategy to 2020 (Technical Report No. 2nd Report). European Commission, Luxembourg.

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., Allaire, G., Leger, F., 2011. Bio economic modeling for a sustainable management of biodiversity in agricultural lands. Ecol. Econ. 70, 617–626. doi:10.1016/j.ecolecon.2010.12.006

Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. Ibis 146, 579–600. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x

Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tscharntke, T., Westphal, C., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. J. Appl. Ecol. 52, 505–513. doi:10.1111/1365-2664.12394

Perrins, C., Cramp, S., 1998. The Complete Birds of the Western Palearctic on CD-ROM, Oxford University Press. ed.

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. Science 333, 1289–1291. doi:10.1126/science.1208742

Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., 2013. Predicting the fate of French bird communities under agriculture and climate change scenarios. Environ. Sci. Policy 33, 120–132. doi:10.1016/j.envsci.2013.04.009

Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Léger, F., Jiguet, F., 2015. Forecasting the Effects of Land Use Scenarios on Farmland Birds Reveal a Potential Mitigation of Climate Change Impacts. PLoS ONE 10, e0117850. doi:10.1371/journal.pone.0117850

Princé, K., Moussus, J.-P., Jiguet, F., 2012. Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. Agric. Ecosyst. Environ. 149, 74–79. doi:10.1016/j.agee.2011.11.021

Ramankutty, N., Evan, A.T., Monfreda, C., Foley, J.A., 2008. Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. Glob. Biogeochem. Cycles 22, GB1003. doi:10.1029/2007GB002952

Ramankutty, N., Foley, J.A., 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. Glob. Biogeochem. Cycles 13, 997–1027. doi:10.1029/1999GB900046

Sabatier, R., Durant, D., Hazard, L., Lauvie, A., Lécrivain, E., Magda, D., Martel, G., Roche, B., De Sainte Marie, C., d'Eyry, F.T., others, 2015. Towards biodiversity-based livestock systems: review of evidence and options for improvement. CAB Rev. Perspect. Agric. Vet. Sci. Nutr. Nat. Resour. 10, 1–13.

Sausse, C., Barbottin, A., Jiguet, F., Martin, P., 2015. Do the effects of crops on skylark (Alauda arvensis) differ between the field and landscape scales? PeerJ 3, e1097. doi:10.7717/peerj.1097

Storkey, J., Meyer, S., Still, K.S., Leuschner, C., 2012. The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 279, 1421–1429. doi:10.1098/rspb.2011.1686

Teillard, F., Allaire, G., Cahuzac, E., Léger, F., Maigné, E., Tichit, M., 2012. A novel method for mapping agricultural intensity reveals its spatial aggregation: Implications for conservation policies. Agric. Ecosyst. Environ. 149, 135–143. doi:10.1016/j.agee.2011.12.018

Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F., Tichit, M., 2014. Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. Biol. Conserv. 176, 243–251. doi:10.1016/j.biocon.2014.06.001

Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. PLoS ONE 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol. Lett. 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x

Wickham, H., 2009. ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer New York.

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agric. Ecosyst. Environ. 75, 13–30. doi:10.1016/S0167-8809(99)00064-X

Wood, S.N., 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Boca Raton, Etats-Unis d'Amérique.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY.

Appendix IV-A: Methodology carried out to obtain crop surfaces and livestock numbers for all Small Agricultural Regions (SARs)

Data sources

Data on crop surfaces and livestock numbers were obtained from the 2010 Agricultural Census (Agreste - MAAF, 2014). Agricultural census data were provided at several levels of geographical resolution, as well as for varying levels of detail on the respective crop or livestock type. The different levels of detail were nested within each other, for instance oilseeds, protein crops, and fiber crops were nested within the type "Oilseed, protein and fiber crops" (Figure IV-A-1). Hereafter, we called 'root' the least detailed type, and 'leaves' the most specific type. Each leaf was the end of a "root to leaf" path. The most specific type within which a type was nested was its parent.

Data were unavailable whenever the crop or animal type (hereafter referred to as variable) was present in less than three farms in the relevant region, and whenever a single farm comprised more than 85% of the region's total surface for this crop or of the region's total livestock number for this animal type. Missing data occurred for some SARs and NUTS 3 levels, and involved a very small share of total livestock numbers or crop surfaces (less than 2% for each crop or animal type).

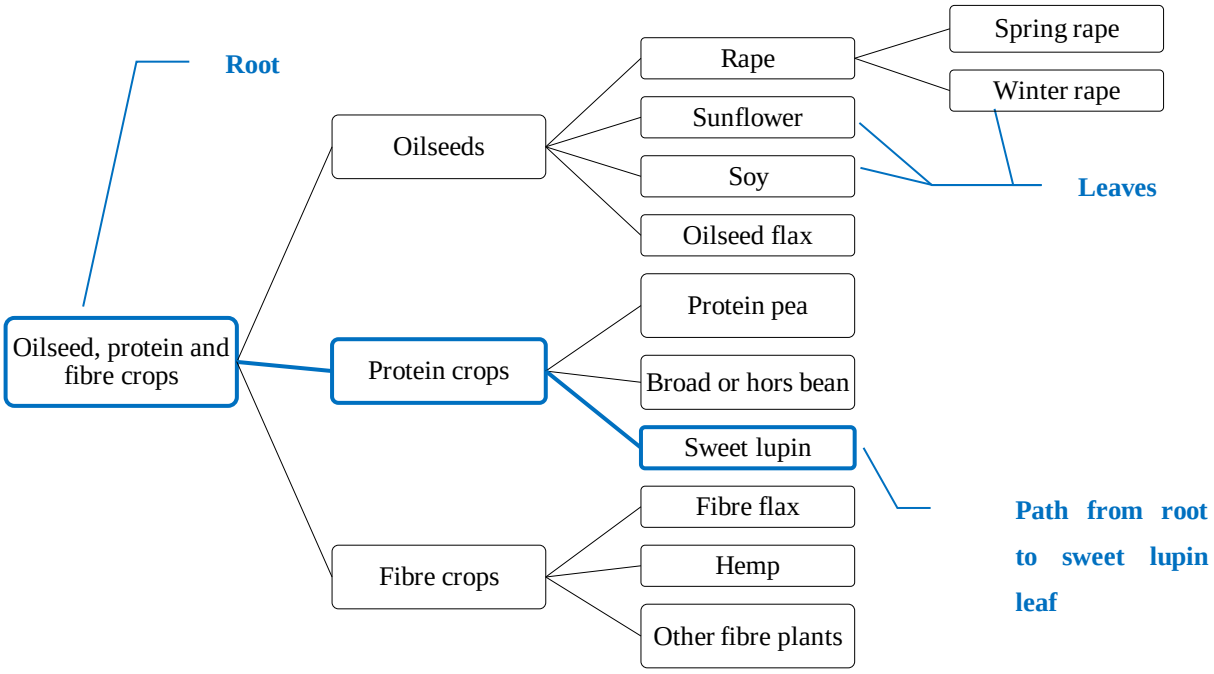


Figure IV-A-1 All types nested within the type "Oilseed, protein and fibre crops," presented as a tree. The path from root to type "Sweet lupin" was "Oilseed, protein, and fibre crops–Protein crops–Sweet lupin." Type "Protein crops" was a parent to type "Sweet lupin"

Automated process to estimate missing data at the SAR level

We developed an automated process that provided estimations for the crop surfaces and livestock numbers that were unavailable at the SAR level. We used data at four geographical levels (Metropolitan France, NUTS 2 level, NUTS 3 level, and SARs), and for all available levels of detail on crop and livestock types. This process was based on a geographical intersecting function, which was repeatedly applied. For a given crop or livestock type, our geographical intersecting (hereafter GI) function provided estimations for the missing data by intersecting available data over all geographical levels, and proportionally allocating unknown quantities to known supporting quantities. The following three steps were carried out for each leaf.

Step 1. We temporarily estimated missing values for the tree root by calling the GI function on the root using Utilized Agricultural Area (UAA) as a supporting quantity.

Step 2. We temporarily estimated missing values for each type in the root to leaf path by calling the GI function using the parent type as a supporting quantity.

Step 3. We retained the estimations computed for the leaf type.

Validation

Estimations for crop surfaces were validated at the SAR level using data from the Land Parcel Identification System (LPIS), which was available for the main crop types (Cantelaube and Carles 2015). For each of the main crop types, we plotted estimated values against LPIS data and computed a correlation coefficient (Table IV-A-1). Our estimations were in accord with LPIS data for most cereals and for oilseed and protein crops ($r^2 > 95\%$). For rice and temporary grasslands, estimations differed slightly from LPIS data ($r^2 = 62\%$ or $r^2 = 76\%$), which might be due to lower numbers of estimated data, higher estimation errors, or to the fact that not all farms are accounted for in the LPIS data (Cantelaube and Carles 2015).

Table IV-A-1 Number of estimated data and correlation coefficient between our estimated data and data from LPIS

Crop type	Number of estimated data	Correlation between estimated and LPIS data
Soft wheat	113	1.00
Corn (seed and forage)	156	1.00
Barley	53	0.98
Other cereals	172	1.00
Soy	161	1.00
Sunflower	150	0.99
Other oilseed crops	194	0.96
Protein crops	247	1.00
Rice	6	0.62
Temporary grassland	47	0.76

References

Agreste - Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective (2014) La statistique, l'évaluation et la prospective agricole. http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/. Accessed 15 November 2014

Cantelaube P, Carles M (2015) Le registre parcellaire graphique : des données géographiques pour décrire la couverture du sol agricoles. Cahier des Techniques de l'INRA, numéro spécial GéoExpé. INRA, Paris, pp58-64

Appendix IV-B: Computation of production metrics at SAR level

Metric computation

a) Physical quantity of edible products

We used data on crop and livestock production from the 2010 annual statistics, which were available at the NUTS 3 level. Assuming constant crop yield and animal productivity within each NUTS 3 level, we allocated production in proportion to crop surfaces or livestock number at SAR level. In order to account for live animal export and import, the balance (exports minus imports, in number of animals available at the NUTS 3 level) was converted into carcass weight equivalent using expert mean weight for small calves (Ryschawy et al. 2015) and NUTS 3 level mean weight of slaughtered cattle for other animal types.

b) Edible energy

We converted production data into energy value using conversion coefficients (FAO, 2003; ANSES 2013). Using data on livestock numbers and average rations for cattle (Devun et Guinot, 2012), we computed the total quantity of cereals and oilcakes fed to grazing livestock whithin the farm in which they were grown. The average rations for sheep and goats per livestock unit were assumed to be the same as the cattle rations, because livestock units are meant to make it possible to compare animal types on the basis of their food consumption. We subtracted this estimation when summing livestock energy and crop energy in order to avoid double counting (Maes et al. 2014).

c) Value of production

We used data on the value of production per product from 2010 agricultural accounts, which were available at the NUTS 3 level. We disaggregated the value for meat and crops in proportion to the product's physical production (section a). We disaggregated the value for milk in proportion to the number of milk cows, ewes, or does. The exported (or imported) live cattle did not appear in 2010 agricultural accounts, so we estimated per animal values based on prices established by the regional commission on bovine prices for 2010 (DRAAF Bourgogne, 2014), or on national averages (Agreste – MAAF, 2012).

Computed data

As shown on the maps of all metrics (Fig. IV-B-1), agriculture in France is spatially segregated, with important milk production in Brittany (in the West), important meat production in Brittany and in Massif Central, and important crop production in Parisian Bassin.

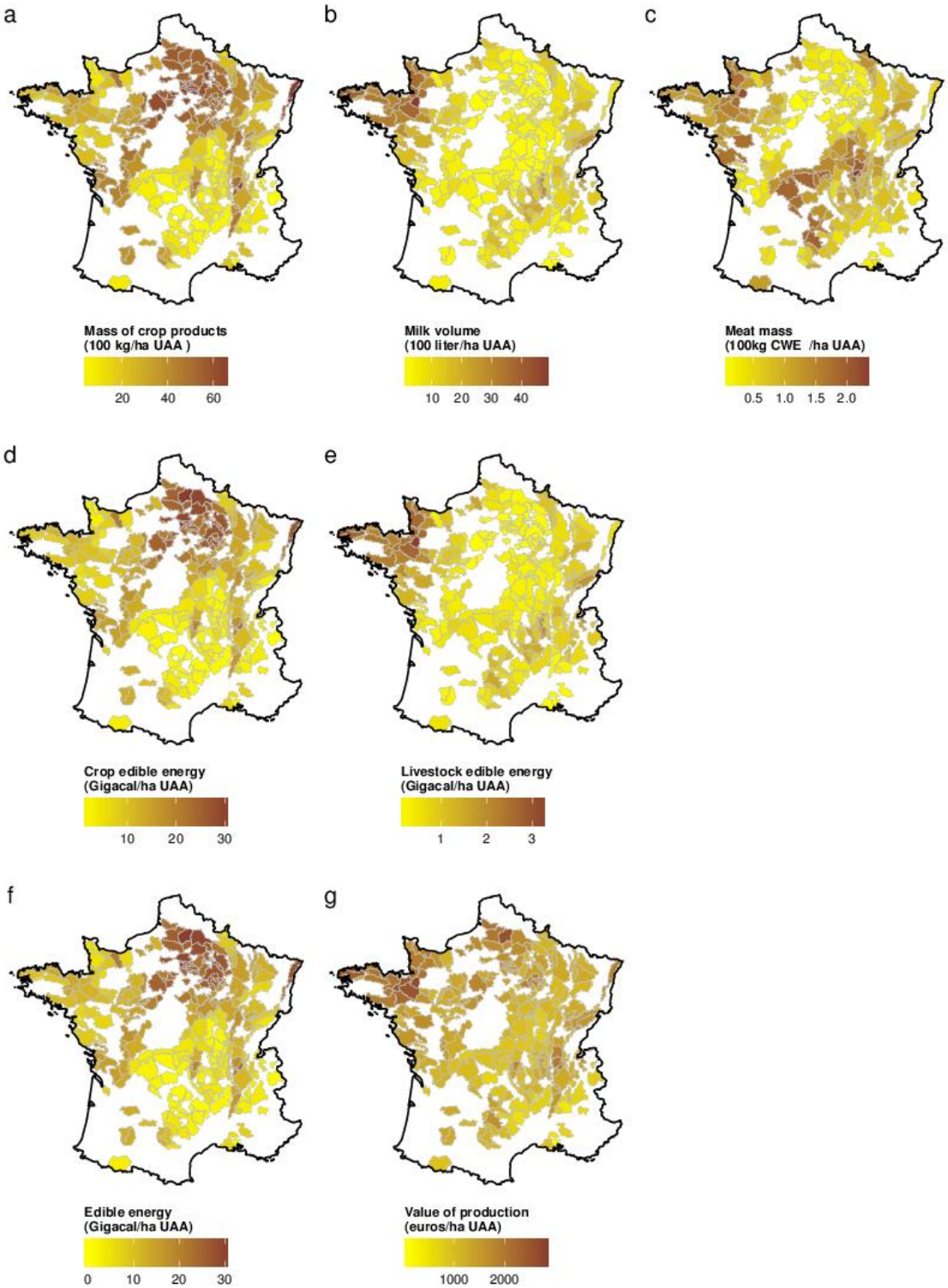


Figure IV-B-1 Maps of all production metrics for 244 SARs. UAA, Utilised Agricultural Area; CWE, carcass weight-equivalent

Production metrics were strongly correlated (Fig. IV-B-2). The mass of crop products, crop edible energy, and edible energy were strongly and positively inter-correlated (Pearson correlation coefficient $cor > 0.96$) and exhibited strong negative correlations with meat production ($cor < -0.73$). Milk volume and livestock edible energy exhibited strong positive correlations with each other (*cor* =0.99), but were less strongly (but still positively) correlated with meat production (*cor*=0.38). Value of production was positively (though generally not strongly) correlated with all production metrics except for meat production.

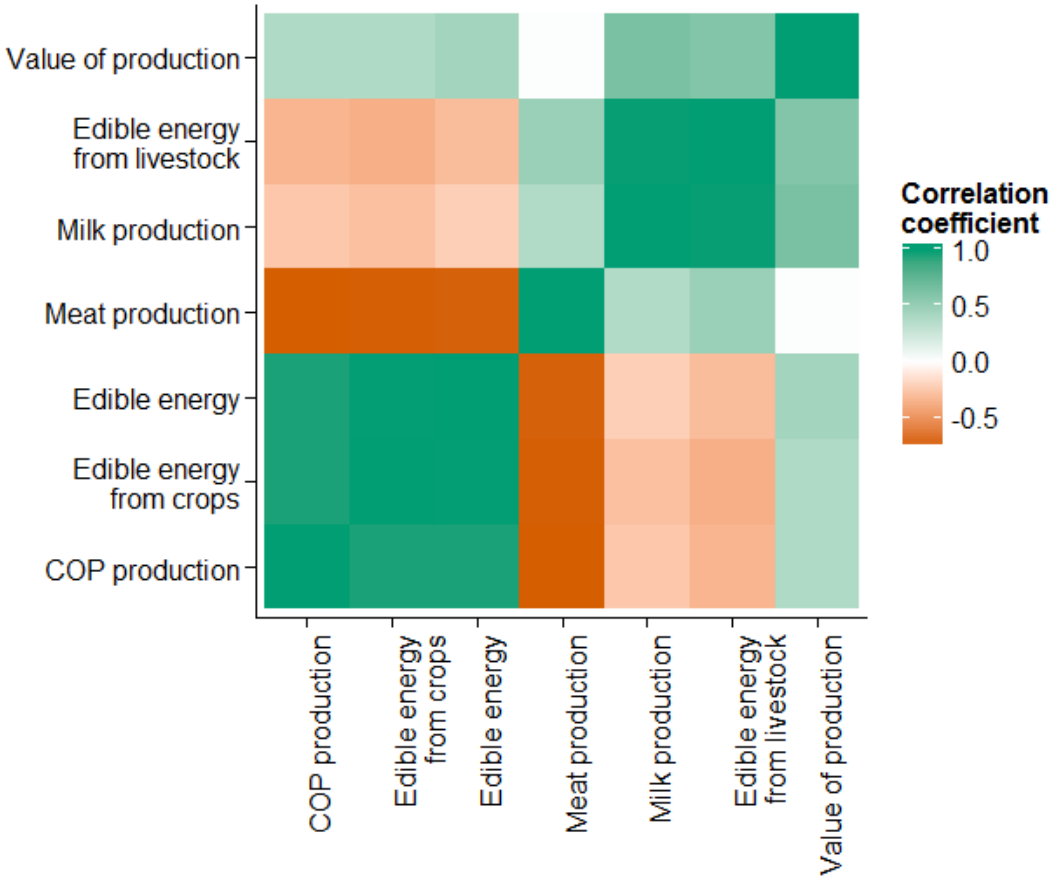


Figure IV-B-2 Pearson correlation coefficients among computed production metrics

References

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective (2012). Produits agroalimentaire - Bovins. GraphAgri France 2012 :147-149

ANSES (2013). Ciqual French food composition table version 2013. https://pro.anses.fr/TableCIQUAL/. Accessed 25 June 2014.

Devun, J, Guinot, C (2012) Alimentation des bovins : Rations moyennes et autonomie alimentaire. Institut de l'Elevage, Paris. 43 pages.

DRAAF Bourgogne (2014) Bovins : moyennes mensuelles et annuelles des cotations. http://draaf.bourgogne.agriculture.gouv.fr/Bovins-moyennes-mensuelles-et. Accessed 9 October 2014.

FAO, 2003. Les bilans alimentaires -Manuel.

Météo France (2015) Bilan de l'année 2010. http://www.meteofrance.fr/climat-asse-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2010/bilan-de-lannee-. Accessed March 2015.

Ryschawi J, Tichit M, Bertrand S, et al (2015) Comment évaluer les services rendus par l'élevage ? Une première approche méthodologique sur le cas de la France. INRA Prod Anim 28:23–38

Teillard F, Antoniucci D, Jiguet F, Tichit M (2014) Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. Biological Conservation 176:243–251. doi: 10.1016/j.biocon.2014.06.001

Appendix IV-C: Data for computation of biodiversity metrics

List of species used

Table IV-C-1 scientific names, species specialization index (SSI) and species trophic index (STI) for all bird species used in the analysis and not classified as generalist or arable specialist or grassland specialist, including several farmland specialist species that favor mixed farmland habitats.

Species	SSI	STI	Species	SSI	STI	Species	SSI	STI
Alectoris rufa	0,94	1,10	*Erithacus rubecula*	0,41	1,83	*Phylloscopus trochilus*	0,77	1,95
Anthus campestris	2,05	1,95	*Falco tinnunculus*	0,62	2,85	*Picus canus*	2,01	2,00
Anthus pratensis	1,22	1,75	*Galerida cristata*	1,67	1,55	*Pica pica*	0,69	1,51
Apus apus	1,34	2,00	*Hirundo rustica*	0,96	2,00	*Pyrrhula pyrrhula*	0,80	1,10
Carduelis cannabina	0,60	1,05	*Oenanthe oenanthe*	1,35	1,95	*Regulus ignicapilla*	0,91	2,00
Certhia brachydactyla	0,51	2,00	*Parus ater*	1,27	1,60	*Regulus regulus*	1,36	2,00
Certhia familiaris	1,63	1,95	*Parus cristatus*	1,23	1,60	*Serinus serinus*	0,75	1,00
Coccothraustes coccothraustes	1,24	1,05	*Parus palustris*	0,85	1,70	*Sitta europaea*	0,78	1,63
Corvus frugilegus	1,18	1,63	*Passer domesticus*	1,17	1,20	*Streptopelia decaocto*	0,93	1,00
Corvus monedula	0,85	1,11	*Passer montanus*	0,94	1,15	*Sylvia communis*	0,55	1,60
Delichon urbicum	1,32	2,00	*Phoenicurus ochruros*	0,87	1,85	*Sylvia melanocephala*	1,39	1,70
Dendrocopos major	0,52	1,70	*Phoenicurus phoenicurus*	0,59	1,93	*Troglodytes troglodytes*	0,38	2,00
Dendrocopos medius	1,75	1,70	*Phylloscopus bonelli*	1,08	2,00	*Turdus philomelos*	0,41	1,57
Dryocopus martius	0,89	2,00	*Phylloscopus collybita*	0,38	1,95	*Turdus viscivorus*	0,45	1,55
Emberiza hortulana	1,15	1,95	*Phylloscopus sibilatrix*	1,55	1,95			

Table IV-C-2 Generalist bird species used in the analysis and their species specialization index (SSI) and trophic index (STI)

Species	SSI	STI	Species	SSI	STI	Species	SSI	STI
Columba palumbus	0,26	1,01	*Hippolais polyglotta*	0,44	1,95	*Picus viridis*	0,27	2.00
Corvus corax	0,34	1,51	*Luscinia megarhynchos*	0,45	2,00	*Prunella modularis*	0,30	1,50
Cuculus canorus	0,32	2,00	*Oriolus oriolus*	0,43	1,95	*Sylvia atricapilla*	0,23	1,60
Fringilla coelebs	0,26	1,10	*Cyastines caeruleus*	0,29	1,80	*Turdus merula*	0,18	1,60
Garrulus landarius	0,40	1,72	*Parus major*	0,23	1,85	*Picus viridis*	0,27	2,00

Table IV-C-3 Grassland bird species used in the analysis and their species specialization index (SSI) and trophic index (STI)

Species	SSI	STI	Species	SSI	STI	Species	SSI	STI
Buteo buteo	0,55	2,90	*Lanius collurio*	0,91	2,15	*Saxicola rubicola*	0,70	2,00
Emberiza cirlus	0,64	1,30	*Lullula arborea*	0,77	1,50	*Upupa epops*	0,45	2,00
Emberiza citrinella	0,60	1,30	*Saxicola rubetra*	1,13	2,00			

Table IV-C-4 Arable specialist bird species used in the analysis and their species specialization index (SSI) and trophic index (STI)

Species	SSI	STI	Species	SSI	STI	Species	SSI	STI
Alauda arvensis	1,09	1,25	*Coturnix coturnix*	1,19	1,22	*Perdix perdix*	1,84	1,10
Carduelis carduelis	0,65	1,05	*Emberiza calandra*	1,09	1,28	*Vanellus vanellus*	1,74	1,90
Chloris chloris	0,70	1,05	*Motacilla flava*	1,74	2,00			

Descriptive statistics and density curves of biodiversity metrics

Table IV-C-5 Descriptive statistics of biodiversity metrics

Biodiversity metrics	minimum	maximum	mean	variance	skewness	kurtosis
Species richness (SR)	2	39,8	25,6	7,1	-0,44	3,0
Generalist SR	0	14	10,1	2,5	-1,23	4,8
Arable specialist SR	0	6	2,0	1,2	0,45	2,6
Grassland specialist SR	0	7	2,7	1,7	0,39	2,4
Log(CTI)	0,24	0,54	0,43	0,05	-0,56	3,3
Log(CSI)	-1,22	0,23	-0,63	0,24	0,44	3,0

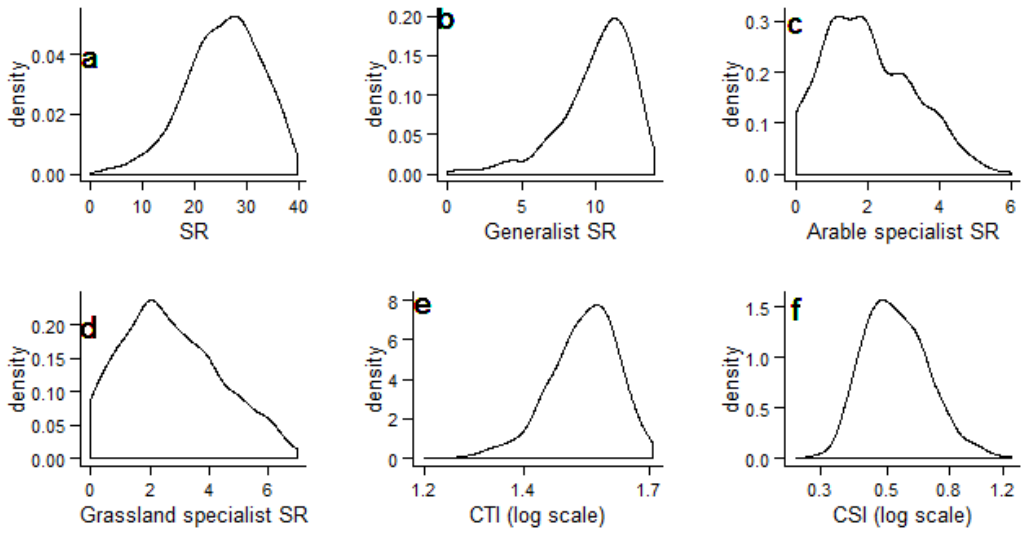


Figure IV-C-1 Density curves for Species Richness (a), generalist species richness (b), arable specialist species richness (c), grassland specialist species richness (d), community trophic index (e), and community specialization index (f)

V. Stratégies d'utilisation des sols agricoles pour maximiser les abondances d'oiseaux agricoles sous contrainte de production

5.1 Avant-propos et résumé

Les chapitres 3 et 4 ont permis de mettre en évidence une ultra-spécialisation des communautés d'oiseaux associée à une perte de diversité le long d'un gradient de production végétale, et d'établir que cette perte était plus abrupte dans les régions à haut niveau de production. Le chapitre 4 a de plus permis de mettre en évidence une tendance vers des communautés dominées par des généralistes le long d'un gradient de production de lait. Cette tendance n'était pas détectable en utilisant les métriques de biodiversité testées au chapitre 3. Nos résultats suggèrent que les oiseaux spécialistes des milieux agricoles, qui connaissent en Europe un déclin marqué (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006), et qui sont vulnérables aux pratiques intensives en grandes cultures (1.3.1), sont peut-être aussi vulnérables aux impacts paysagers de l'intensification de l'élevage. L'objectif du travail présenté dans ce chapitre consiste à trouver des allocations d'utilisation des sols agricoles qui permettraient d'enrayer le déclin des communautés d'oiseaux agricoles en maintenant la production agricole.

Dans un premier temps, nous utilisons des techniques d'optimisation basées sur des algorithmes génétiques pour trouver des stratégies d'utilisation des sols agricoles qui maximisent un indice d'abondance des oiseaux agricoles sous diverses contraintes. L'indice choisi est le FBI (farmland bird index), c'est-à-dire le ratio entre la moyenne géométrique des abondances nationales des oiseaux agricoles et une moyenne de référence (2.3.3). Cet indice est reconnu comme indicateur de biodiversité agricole au niveau communautaire. Le modèle s'appuie sur des relations issues de corrélations observées qui permettent de prédire production agricole et densité d'oiseaux pour chaque stratégie d'utilisation des sols. Dans un second temps, nous utilisons les stratégies optimales ainsi générées pour construire une espace de stratégies d'utilisation des sols agricoles dont nous étudions les conséquences en termes de FBI et de production agricole.

Nos résultats montrent l'existence de stratégies qui augmentent les abondances nationales des oiseaux agricoles sans perte de production. La meilleure stratégie consiste en un mélange de « land sharing » pour la production végétale et de « land sparing » pour la production animale. Dans cette stratégie, les régions spécialisées en grandes cultures sont

rendues plus accueillantes pour les espèces spécialistes des grandes cultures ou des milieux mixtes grâce à une baisse de l'intensité des cultures dans les PRA les plus intensives et à un accroissement des surfaces en prairies permanentes. Pour assurer le maintien de la production végétale, la baisse de l'intensité des cultures est compensée par une expansion des surfaces en grandes cultures, au détriment des prairies artificielles et temporaires. La surface disponible pour la production animale est donc diminuée. Une expansion très importante des surfaces en fourrages dans l'ouest de la France (Bretagne, Pays de la Loire) permet d'y concentrer la production animale, ce qui rend possible l'expansion des grandes cultures mentionnée plus haut ainsi qu'une légère extensification des régions déjà extensives de hautes montagnes et du Massif Central.

Nos résultats montrent l'importance pour les oiseaux agricoles de préserver l'élevage extensif dans le Massif Central et les hautes montagnes, et d'aménager les régions de grandes cultures intensives pour répondre aux besoins des spécialistes des grandes cultures, sensibles à l'intensité agricole.

5.2 Article Optimizing agricultural land-use and intensity to maximize the farmland bird index while maintaining production: optimal win-no-loss solution is a mix of land sparing and land sharing

Camille Dross[1, 2], Francesco Accatino[1, 2], François Léger[1,2], Frédéric Jiguet[3], Muriel Tichit[1, 2]

[1] INRA, UMR 1048 SADAPT, 16 rue Claude Bernard, 75005 Paris, France

[2]AgroParisTech, UMR 1048 SADAPT, 19 avenue du Maine, 75015 Paris, France

[3] Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 55 rue Buffon, 75005, Paris, France

Abstract

Land availability for agricultural production and biodiversity conservation is limited. In Europe, the important change in agriculture has led to an important decline of common farmland birds. The objective of this work is to explore strategies of agricultural land use and land use intensity to maximize farmland bird abundances while maintaining agricultural production. We used genetic algorithms to find optimal allocations of 3 land use variables (share of the agricultural land under crop cultivation, permanent grasslands, or fodder crops) and one intensity variable across 606 French small agricultural regions. Optimal allocations maintained current production while maximizing the Farmland Bird Index, which is an index of farmland bird abundances at national scale. The optimization was carried out under 5 scenarios: (i) land sparing, (ii) land sharing in the crop sector, (iii) land sharing in the livestock sector, (iv) production constraints only, and (v) an unconstrained scenario. The allocations given by the optimization algorithm were then used to generate a wider set of solutions. The model relied on statistical relationships that made it possible to predict national scale livestock protein production, national scale crop energy production and the national Farmland Bird Index from the allocation of agricultural land and intensity across SARs. We found a triple trade-off between crop production, livestock production and farmland bird abundances and we revealed clear win-no-loss solutions that improved one objective without any loss in the other two. The allocation that maximized the FBI under production constraints was a mix of land sharing for crop production and land sparing for livestock production. Regions specialized in crop production became more welcoming to cropland and mixed habitat specialist species and the area under crop cultivation increased at the national level. Regions specialized in intensive livestock production became more intensive and concentrated most of the livestock production. Regions specialized in extensive livestock production remained extensive and welcoming for grassland birds. Our results suggest that reconciling food production and biodiversity requires different land use strategies in arable and livestock-dominated regions.

Keywords: Biodiversity; agriculture; trade-off; agroecology

1 Introduction

Farmland biodiversity is declining in Europe (Donald et al. 2001; de Heer et al. 2005; Donald et al. 2006). The intensification of agriculture both at a field scale and at a landscape scale has been the major driver of this decline (Robinson and Sutherland 2002; Stoate et al. 2009; Storkey et al. 2012), along with land abandonment. In its recent agricultural reform, the European Union has given itself two main tools to mitigate these negative effects and halt the decline in farmland biodiversity (Pe'er et al. 2014): agri-environment-climate schemes and greening payments. Since agri-environment-climate schemes are very similar to the agri-environment schemes that existed before the reform, we refer to both as AESs.

Impacts of past AESs have been highly variable (Kleijn and Sutherland 2003; Princé et al. 2012; Batáry et al. 2015) and the overall benefit of greening payments is expected to be very low (Pe'er et al. 2014). As the budget for AESs is now lowered, AESs will need to be carefully designed and targeted to be as cost-effective as possible (Batáry et al. 2015). Effectiveness of AESs has been found to depend on the type of AES and on the landscape context of the farm in which the AES is implemented. For instance, AESs with no clear target had generally low impact, whereas evidence-based measures suited to the needs of specific species had higher success (Pywell et al. 2012).

A body of literature indicates that AES are more effective in landscapes with little to no complexity (Tscharntke et al. 2005a; Concepción et al. 2012; Tscharntke et al. 2012; Cormont et al. 2016). This is particularly true for organic farming (Rundlöf and Smith 2006; Holzschuh et al. 2007; Tuck et al. 2014). Conversely, AESs or similar measures have been shown to be important for conserving existing diversity in heterogeneous extensive landscapes (Kampmann et al. 2012) and they may be used to improve connectivity between conservation-value natural or semi-natural habitats (Donald and Evans 2006; Arponen et al. 2013). Effectiveness of AESs is often assessed by focusing on species richness, for instance Batary (2015) suggested that AESs which take areas out of production (such as hedges or field margins) were more effective for enhancing species richness than AESs which decrease within-field intensity (such as organic farming).

Ekroos et al. (2014) challenge this idea and suggest that impacts might be different for different species groups. They propose a conceptual model to find spatial allocations of AES that maximize conservation benefits while maintaining agricultural production. They divide possible target species into those of conservation concern and those providing

interesting ecosystem services, and they divide possible AESs into AESs protecting non-cropped habitat and AESs decreasing intensity of cultivated land. Then they investigate the impact of these AESs in a low-productivity and a high productivity landscape, concluding that optimal allocations of AESs allow a higher intensity and protect a higher share of non-cropped habitat in the landscape with low productivity. However, one limitation of their work is that species of conservation concern were assumed to be unaffected by the management of cultivated land.

The aim of the work presented here was to find allocations of agricultural land use and intensity that maximized biodiversity while maintaining production. We used agricultural ecosystems in France as a case study. Unlike Ekroos et al. (2014) we did not divide species of concern on a priori basis, but we focused on all farmland birds, which are declining in France more than any other bird group, and inferred their needs from observed correlations. We considered several scenarios of land use change, and under each scenario we investigated win-no-loss national scale solutions to maximize the farmland bird index while maintaining both crop production and ruminant livestock production.

We used the land sparing/land sharing framework (Green et al. 2005) as an inspiration to build scenarios. Land sparing consists of increasing the area of reserve land which is "spared" for nature, whereas land sharing consists of making agricultural areas more welcoming to wildlife, even if it means lower yields and that the area of the reserve must decrease. Since extensive grasslands are generally species-rich (Dengler et al. 2014) and birds which depend on them are the losers of intensification (Teillard et al. 2015), we considered permanent grasslands as the reserve. We did not consider a land sharing scenario in which the reserve could decrease. However we considered partial land sharing scenarios, in which the permanent grasslands were fixed and constraints limiting the yield were put on either the livestock or the crop component of production.

2 Materials & Methods

2.1 Study area and model overview

2.1.1 Case study

Our focus was on French agricultural ecosystems. More than 85% of the Utilized Agricultural Area (UAA) in France belongs to farms that specialize in arable crops and/or grazing livestock, i.e., cattle, sheep, and goats. Therefore, we took into account land dedicated to either of those two production systems: arable crops, fodder and grassland. Hereafter, we call this land agricultural land.

Our unit of analysis was the Small Agricultural Region (SAR). French SARs are statistical units consistent with administrative boundaries and are relatively homogeneous in terms of their agro-ecological characteristics, which makes them particularly well suited for statistical analysis. They have a mean area of 770 km². They have been used with success to model bird species' response to agriculture and/or to climate (Mouysset et al. 2011; Princé et al. 2012). We focused on mainland France. We excluded heavily urbanized SARs, and SARs for which the area of agricultural land was less than 20% of the total area. We used the Perrot et al. (2013) classification to characterize 13 livestock areas (see Appendix V-A) for M=606 SARs.

Within each SAR j, we focused on agricultural land, whose area was AA_j, further divided into four parts dedicated to arable crops (AC), fodder crops (FC), temporary or artificial grasslands (TG), and permanent grasslands (PG). The fractions of areas dedicated to these categories are AC_j, FC_j, TG_j, and PG_j, respectively. Being fraction of areas, AC_j, FC_j, TG_j, and PG_j range in the interval [0, 1] and their sum is 1. Thus we can define $FC_j = 1 - AC_j - PG_j - TG_j$.

2.1.2 Model overview

We developed the model described in figure V-1 to explore allocations of agricultural land use and intensity (the decision variables, see 2.2.1). Due to the high number of variables, the solution space was extremely large, and could not be explored systematically. We explored it in two steps. First evolutionary algorithms (see 2.4.1) searched for allocations across SARs of agricultural land use and intensity that maximized the biodiversity criterion (see 2.2.2). This optimization was carried out under five scenarios defining sets of constraints (see 2.3). Then, the outputs of the evolutionary algorithms were used to generate allocations of agricultural land use and intensity (see 2.4.2). The model relied on correlative statistical relationships that made it possible to predict national scale livestock protein production, national scale crop energy production and the national Farmland Bird Index from the allocation of agricultural land and intensity across SARs (see 2.5). The allocation of the decision variables across SARs in 2006 was assigned as the reference state. The national scale livestock protein production and the national scale crop energy production predicted using the allocation of decision variables across SARs in 2006 were assigned as the reference state for production.

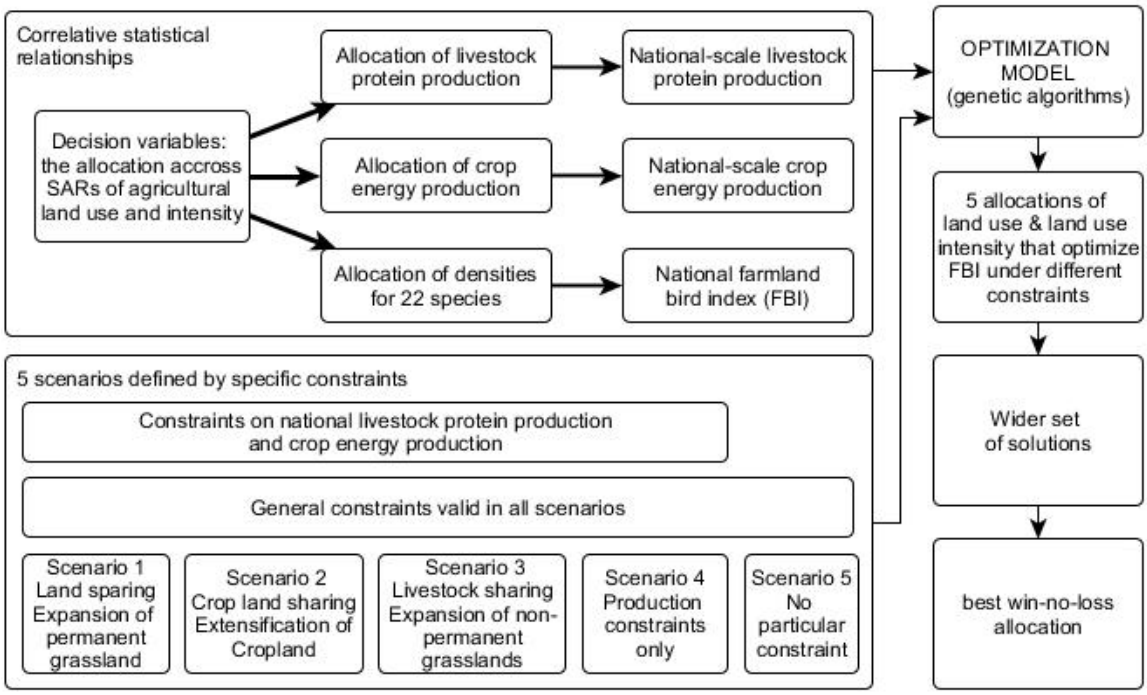


Figure V-1 General overview of the model. The model uses correlative statistical relationships that make it possible to predict national scale livestock protein production, national scale crop energy production and the national Farmland Bird Index from the allocation of agricultural land and intensity across SARs.

2.2 Decision variables and performance criterion

2.2.1 Decision variables

We used four decision variables. Three of those represented the allocation of land use across SARs, they were $(AC_j)_{1\leq j\leq M}$, $(PG_j)_{1\leq j\leq M}$ and $(TG_j)_{1\leq j\leq M}$. M=606 was the number of SARs in the study area.

The fourth decision variable was the allocation across SARs of an intensity indicator for arable crops which we called crop intensity indicator (hereafter $(I_j)_{1\leq j\leq M}$). This indicator represented the share of high-energy crops in the arable land. It discriminated between SARs dominated by high energy crops such as beetroots, maize, potatoes, or winter wheat, and SARs dominated by less energetic crops, such as oleaginous or high protein crops. To distinguish high-energy from low energy crops, we quantified the mean energy yield of each crop by multiplying its energy content by its yield at national scale (thus considered independent from local pedo-climatic conditions). Then we averaged for each SAR the

mean energy yield of each crop. Thus the crop intensity indicator was expressed in giga calories per hectare and was computed as:

$$I_j = \frac{\sum_{k\ in\ crops} Y_k * EC_k * A_{k,j}}{1000 * \sum_{k\ in\ crops} A_{k,j}} \quad (1)$$

where Y_k (in 100kg/hectare) was the mean yield for crop k at national scale, EC_k was the energy content of crop k (in mega calorie/100kg) and $A_{k,j}$ was the area of land under crop k in SAR j. By construction I_j was bounded and could not exceed the highest mean energy yield for a single crop $\max(Y_k * EC_k)$.

2.2.2 Biodiversity performance criterion: the Farmland Bird Index

We focused on 22 common bird species classified as farmland specialists (Teillard et al. 2014). Eight of them were classified as grassland specialists, eight were classified as arable land specialists, and six were mixed habitat specialists (Teillard et al. 2014).

The performance criterion for biodiversity was the farmland bird index (FBI, Mouysset et al. 2012), which was computed in the following way:

$$FBI_{nat} = \left(\frac{\prod_{species\ s} N_{s,nat}}{\prod_{species\ s} \widetilde{N_{s,nat}}}\right)^{\frac{1}{S}} \quad (2)$$

Where $S = 22$ was the number of bird species, $N_{s,nat}$ was the modelled abundance for species s at national scale, and $\widetilde{N_{s,nat}}$ was the abundance for species s at national scale modelled for the reference state. $N_{s,nat}$ was computed by summing abundances over all SARs.

We also computed four other bird related metrics at national scale. Three were multi-specific abundance indices focusing on particular species groups, and were computed using the same formula as that of the FBI (2). They were the Grassland Bird Index (GBI), which focused on grassland specialist species (S=8), the Arable Bird Index (ABI, S=8), and the Mixed Farmland habitat Bird Index (MFBI, S=6). The species qualification as grassland specialists, arable land specialist or mixed habitat specialists came from Teillard et al. (2014). The last bird-related metric we computed at national level represented local diversity. It was the mean of the effective numbers of common farmland species in each SAR (Chao et al. 2014). Effective numbers of common farmland species (ENCFS) at SAR level were computed by taking the exponential of the SAR-level Shannon entropy (Chao et al. 2014):

$$ENCFS_j = \exp\left(-\sum_{species\ s} p_{s,j} * \ln(p_{s,j})\right) \quad (3)$$

Where $p_{s,j}$ is the proportion of individuals of species s in SAR j.

2.3 Building scenarios and constraints

2.3.1 General constraints on dependant variables

We bounded changes in the decision variables $(AC)_{1\leq j\leq M}$, $(PG_j)_{1\leq j\leq M}$ and $(TG_j)_{1\leq j\leq M}$ and $(I_j)_{1\leq j\leq M}$, so as not to exceed the validity domain of the model and to take into account physical constraints. We established constraints that were valid for all scenarios (general constraints). These constraints depended on the livestock type of the SAR (Perrot et al. 2013), and they can be found in Appendix V-A.

2.3.2 Constraints on production

We used two constraints to ensure maintenance of agricultural production at the national scale.

The first constraint was purely quantitative, and ensured that there was no decrease in the agricultural production in terms of energy. Since more than 90% of the energetic output of agriculture comes from crops, and to avoid double counting (since a part of the crops are then fed to livestock), this constraint focused on crop production. Thus, the overal crop energy production was not allowed to decrease from its reference state. This constraint can be written $CP \geq \widetilde{CP}$ where CP is the national crop energy production and $\widetilde{CP}$ is the reference value for national crop energy production. Both $\widetilde{CP}$ and CP are expressed in petacalories.

We considered a second constraint on the production of proteins from livestock. Thus $LP \geq \widetilde{LP}$ where LP was the national livestock protein production and $\widetilde{LP}$ was the reference value for national livestock protein production. Both $\widetilde{LP}$ and LP were expressed in kilo tons of protein.

2.3.3 Scenario building

We considered 5 scenarios of change in agricultural land use and land use intensity. Each scenario aimed at maximizing the FBI under production constraints (except for scenario 5) and specific constraints on the decision variables (Table V-1).

Scenario 1 Land sparing

In this scenario we considered the consequences of a massive increase in the total area under permanent grassland $PG = \sum_j AA_j * PG_j$. This was taken into account in the model by a constraint on PG: $PG \geq 1.15 * \widetilde{PG}$, where $\widetilde{PG}$ is the reference value for the total area under permanent grassland. This was in addition to the production constraints and general constraints.

Scenario 2 Crop land sharing

In this scenario, high priority was given to decreasing crop intensity in croplands. We represented this priority by constraining SAR-level intensity to be under a fraction $\frac{9}{10}$ of the reference intensity, if it was possible under general constraints. The area under permanent grassland PG was constrained to remain unchanged. This was in addition to the production constraints and general constraints.

Scenario 3 Livestock land sharing

In this scenario, high priority was given to making land dedicated to fodder or to artificial and temporary grasslands more wildlife-friendly. Since grasslands are more species-rich than land dedicated to maize fodder, we represented this priority by constraining the total amount of artificial and temporary grasslands $TG = \sum_j AA_j * TG_j$ so that it reaches a fixed target. This constraint was written $TG \geq 1.10 * \widetilde{TG}$. The area under permanent grassland PG was constrained to remain unchanged. This was in addition to the production constraints and general constraints.

Scenario 4 Production constraints only

This scenario was outside of the land sharing/sparing framework. The FBI was maximized under production constraints and general constraints only.

Scenario 5 No constraint

The FBI was maximized under general constraints only.

2.4 Exploring allocations of land use and land use intensity to improve biodiversity while maintaining production

2.4.1 Genetic algorithms to explore changes in a large solution space

We used genetic algorithms to find allocations that maximized FBI while respecting the constraints. Evolutionary algorithms are stochastic methods for optimization problems,

and they can be used to solve problems with several variables interacting in a complex way. The method consists in the successive generation and selection of different allocations of the management variable. For each iteration of the algorithm, a new set of allocations is generated starting from the set of allocations obtained at the previous iteration. Only allocations which respect the scenario's constraints are used, and each with a probability proportional to its FBI. Thus, the constraints specific to each scenario orientate the process and ensure that different pathways were explored.

Details about the evolutionary algorithms can be found in Appendix V-B.

Table V-1 Scenario definition through different types of constraints. PG, total area under permanent grassland; TG, area under artificial or temporary grasslands; $\boldsymbol{I_j}$, crop-composition intensity for SAR j; $\boldsymbol{I_{min,j}}$ minimal possible value for crop-composition intensity for SAR j; CP, crop production at national level; LP, livestock production at national level; $\widetilde{\boldsymbol{X}}$, reference value for variable X. General constraints valid for all scenarios can be found in Appendix V-A.

Scenario	General constraints	Production constraints	Scenario-specific constraints
1. Land sparing	Yes	$CP \geq \widetilde{CP}$ $LP \geq \widetilde{LP}$	$PG \geq 1.15 * \widetilde{PG}$
2. Crop land sharing	Yes	$CP \geq \widetilde{CP}$ $LP \geq \widetilde{LP}$	$PG = \widetilde{PG}$ $\forall j, I_j \leq \max(0.9 * \widetilde{I_j}, I_{min,j})$
3. Livestock land sharing	Yes	$CP \geq \widetilde{CP}$ $LP \geq \widetilde{LP}$	$PG = \widetilde{PG}$ $TG \geq 1.10\, \widetilde{TG}$
4. Production constraints only	Yes	$CP \geq \widetilde{CP}$ $LP \geq \widetilde{LP}$	None
5. No constraint	Yes	None	None

2.4.2 Generating a wider set of solutions

For each scenario, the genetic algorithms provide an allocation of the decision variables. We used each of these allocations to generate a wider set of solutions. For each of the variables X = AC, PG, I, or $\frac{FC}{1-AC-PG}$, we multiplied $\left(X_j - X_{min,j}\right)_{1\leq j\leq M}$ or $\left(X_{max,j} - X_j\right)_{1\leq j\leq M}$ by a parameter λ_X. $X_{min,j}$is the minimal possible value for variable X in SAR j given the physical constraints. $X_{max,j}$is the maximal possible value for variable X in SAR j given the physical constraints. $\left(X_j\right)_{1\leq j\leq M}$is the allocation of variable X provided by the genetic algorithm. More details can be found in Appendix V-B.

The allocation with the highest FBI among the solutions satisfying the constraints on production was chosen as the best allocation and kept for further analysis. We used a principal component analysis followed by an agglomerative hierarchical clustering (Lê et al. 2008) to investigate the covariations across SARs of 5 variables in the allocation and to identify areas important for production and for bird conservation. The 5 variables were livestock yield (i.e. livestock production divided by the agricultural area), crop yield, and the geometric means of bird densities for three sub-groups: arable specialists, grassland specialists, and mixed farmland specialists. We used land use, land use intensity, and additionnal bird community indices as quantitative supplementary variables.

2.5 Deriving correlative statistical relationships

We derived correlative statistical relationships to predict the impact of variations in the decision variables on farmland bird abundances and on agricultural production.

2.5.1 Modelling crop energy production

At the scale of France, crop energy production (in peta calories) was obtained by summing SAR level crop productions: $CP = \sum_{SAR\ j} CP_j$, where CP is an estimate of crop energy production at national scale and CP_j is an estimate of crop energy production in the SAR j.

At the SAR level, we used AC_j, I_j and an indicator of pedoclimatic potential derived from climatic variables and geographic coordinates to model crop energy production. We used a Cobb-Douglas production function (Coelli et al. 2005), because it is very simple and because crop production is impossible unless $CA_j > 0$ (at least some area is dedicated to crop production), $I_j > 0$ (at least one crop present in SAR j has a non-zero mean energy yield), and the pedo-climatic conditions make crop cultivation possible. Thus

$$\frac{CP_j}{AA_j} = \alpha * AC_j{}^{\alpha_0} * I_j{}^{\alpha_1} * P_j \quad (4)$$

where P_j is an indicator of pedoclimatic potential derived from climatic variables and geographic coordinates. Thus $\log(P_j) = \alpha_2 * longitude + \alpha_3 * latitude + \alpha_4 * altitude + \alpha_5 * R + \alpha_7 * T$ and R and T are respectively is the annual precipitations the mean temperature from 2006 to 2008 (Teillard et al. 2015) in SAR j. α and all α_i are parameters of the models. Equation (4) can be made linear by log-transforming data, so we calibrated the parameters by fitting a linear model on log transformed data. The resulting linear model was

$$\log\left(\frac{\widehat{CP_j}}{AA_j}\right) = \log(\alpha) + \alpha_0 \log(AC_j) + \alpha_1 \log(I_j) + \alpha_2 * longitude + \alpha_3 * latitude + \alpha_4 * altitude + \alpha_5 * R + \alpha_6 * T \quad (5)$$

We performed model-averaging on the linear model using the package MuMIn in R (Barton 2014) to calibrate the parameters.

The crop production function was calibrated using the 574 SARs where arable crops were present (at least 200 ha).

136

2.5.2 Modelling livestock protein production

At the scale of France, livestock production (milk and meat production, expressed in tons of protein) was obtained by summing SAR level livestock production values: $LP = \sum_{SAR\ j} LP_j$, where LP is an estimate of livestock protein production at national scale and LP_j is an estimate of livestock protein production in the SAR j.

At the SAR level, we used land use variables and an indicator of pedo-climatic potential derived from climatic variables and geographic coordinates to model livestock protein production. It was impossible to use a simple production function such as the Cobb-Douglas production function because two very different types of land contribute to livestock production: grasslands (permanent, artificial, or temporary) and land dedicated fodder crops (mainly fodder maize). Grassland and fodder land are substitutable: in beef cattle systems, cattle is mostly (85%) grass-fed whereas in some dairy systems, cattle is almost exclusively (88%) fed fodder and concentrates (Devun and Guinot 2012). However, grassland and fodder land do not contribute equally to livestock production, with fodder land being far more productive. Therefore to compute livestock production,

we modified the land area term to include fodder land, permanent grassland, and artificial or temporary grassland. Thus, we investigated relationships of the shape:

$$\frac{LP_j}{AA_j} = \left(\gamma_1 FC_j + \gamma_2 TG_j + \gamma_3 PG_j\right)^{\beta_0} * P'_j \qquad (6)$$

where P'_j is an indicator of pedoclimatic potential such that

$$\log\left(P'_j\right) = \beta_1 * longitude + \beta_2 * latitude + \beta_3 * altitude + \beta_4 * R + \beta_5 * T \qquad (7)$$

and $\gamma_1, \gamma_2, \beta, \beta_0, \beta_1$, and β_2 are parameters of the model.

Equation (6) cannot be made linear by any simple data-transformation. Therefore we fitted a non-linear model using generalized least-square estimation in R package nlme (Pinheiro et al. 2013). The structure of the model was

$$\log\left(\frac{\widehat{LP_j}}{AA_j}\right) = \beta_0 * log\left(\gamma_1 FC_j + \gamma_2 TG_j + \gamma_3 PG_j\right) + \beta_1 * longitude + \beta_2 * latitude + \beta_3 * altitude + \beta_4 * R + \beta_5 * T \qquad (8)$$

Based on the AICc criterion this model was better than any of its sub-models. The livestock production function was calibrated using SARs where livestock production was present (595 SARs).

2.5.3 Modeling bird abundances

The Farmland Bird Index was computed using estimates of bird abundance at the national scale for 22 farmland specialist species. Abundances at the national scale were computed by summing SAR level estimates of abundance: $N_{s,nat} = \sum_{SAR\ j} N_{s,j}$

Within each SAR, for each species, we calibrated separately a model for species density in arable lands, and another for species density in permanent grasslands. The former included arable land, fodder land and artificial and temporary grassland. Assuming that for each species, density was homogeneous in each habitat and each SAR made it possible to compute SAR-level abundances for each species:

$$N_{s,j} = N_{s,j,G} + N_{s,j,A} = AA_j * (AC_j + FC_j + \mathrm{TG_j}) * d_{s,j,A} + AA_j * PG_j * d_{s,j,G} \qquad (9)$$

where $N_{s,j}$ was the total abundance of species *s* in SAR *j*; $N_{s,j,G}$ was its abundance in permanent grassland in SAR *j*; $N_{s,A}$ was its abundance in fodder land, arable land, or temporary grassland in SAR j; $d_{s,j,G}$ was the density of species *s* in permanent grasslands in SAR *j*; and $d_{s,j,A}$ was its density in fodder land, arable land, or artificial and temporary grassland in SAR j.

We assumed that density in either habitat depended on habitat extent (PG_j and AC_j), on the share of fodder in the remaining agricultural land $\frac{FC_j}{1-AC_j-PG_j}$, on crop intensity (I_j), on climatic conditions and on altitude. To reduce autocorrelation in the model's residuals and to take into account regional conditions, we included a polynomial of the geographic coordinates in the explanatory variables. For each species *s* and each habitat $H = \{G, A\}$, we computed a full model to predict density:

$$d_{s,j,H} = \exp(b_{s,H,0} + b_{s,H,1} * \exp(a_{s,H} * \log(I_j)) \quad + c_{s,H,1} * PG_j + c_{s,H,2} * \frac{FC_j}{1-AC_j-PG_j} + c_{s,H,3} * AC_j + c_{s,H,4} * T_j + c_{s,H,5} * R_j + c_{s,H,6} * altitude_j + c_{s,H,7} * latitude_j + c_{s,H,8} * longitude_j + c_{s,H,9} * longitude_j * latitude_j + c_{s,H,10} * longitude_j^2 + c_{s,H,11} * latitude_j^2) \quad (10)$$

We used likelihood ratio test comparison on the full model to choose between a negative-binomial and a Poisson distribution. We fitted the full-model (10) and all of its sub-models by the method of log-likelihood optimization and we used the best model (based on AIC criterion) to estimate all parameters.

138

2.6 Data sources and model calibration

2.6.1 Agricultural data

Data on crop and livestock production, as well as data on crop and grassland areas were obtained from the 2006 agricultural statistic. This data set was available only at the Nomenclature of Territorial Units for Statistics (NUTS) 3 level, which have a mean area of $5.7 * 10^3$ km². To downscale these data at the SAR level, we used data on crop surfaces and livestock numbers from the 2000 and 2010 agricultural censuses in the following way. First we computed estimates for any missing crop area or livestock number data. Information regarding the estimation process and validation can be found in Dross et al. (in preparation). Second, we interpolated these two data sets to obtain a rough estimate of crop areas and livestock numbers in 2006. Finally we used this estimation to estimate production and areas for 2006 at SAR level, assuming crop yield and animal productivity to be constant within each NUTS 3 level (Dross et al. in preparation).

2.6.2 Biodiversity data

All bird data were taken from the French Breeding Bird Survey (FBBS). The FBBS is a nationwide, standardized monitoring program in which skilled volunteer ornithologists count breeding birds each spring (Jiguet et al. 2012). Each volunteer chooses a location

and is allocated a randomly selected 2 × 2 km square within 10 km of this location. The observer then positions 10 survey points separated by at least 300 m. The observer visits the site twice every spring (before and after the 8th of May), with at least a four-week interval. At each visit, the observer performs a 5-min point count at each of the ten survey points. All point counts are unbounded and observers record every individual bird either heard or seen, along with the distance of contact (<25 m, 25–100 m, >100 m).

To ensure our results did not depend on any year's particular conditions, we used observations from 2006 to 2009. Because we were interested only in agricultural lands, we retained only the 2 × 2 km squares with at least half their area in agricultural lands. This selection was made using data from Sausse et al (2015). We retained only survey points located in either permanent grassland or cropland. Survey points were considered to be in cropland when the observer described them as in cropland or in mixed habitats. Survey points were considered to be in permanent grasslands when the observer reported them in grassland and when for five years prior to the observation they had not been described as anything other than grassland.

Abundance data was thus available for 221 SARs in cropland, and 176 SARs in permanent grassland. For each species and each SAR, we computed abundance in grassland and in cropland in the following way. First, for each survey point and each year we retained the maximum abundance over the two yearly point counts, except for three migrant species the yellow wagtail *Motacilla flava*, the meadow pipit *Anthus pratensis*, and the whinchat *Saxicola rubetra*. For these species we considered only counts from the second visit so as not to take into account the numerous migrating individuals still on the move until early May, or any late wintering bird (Princé et al. 2015). The rook *Corvus frugilegus* is a gregarious species whose nesting is colonial, and numbers of individuals up to 300 individuals have been reported during a single 5-minute count. To reduce the resulting overdispersion we only took into account the ten first individuals of each species observed during a single 5-minute count. This concerned 0.1% of counts or less for all other species. Then we summed abundances across all years and all survey points located within permanent grassland habitat or within cropland habitat. We retained the number of 5-minute counts (or sampling effort) taken into account for use as a predictor in the models.

2.6.3 Calibration

We report calibrated estimate parameters for both production functions (Table V-2&Table V-3). The corresponding models explained a very high percentage of the variance (99% for the crop model and 86% for the livestock model).

For bird density functions, estimate parameters can be found in Appendix V-C.

Table V-2 Estimates of the parameters for the crop production function

Parameter	Estimate	Standard error	Adjusted Standard Error	T value	P value
$log(\alpha)$	1,78E+00	5,57E-01	5,58E-01	3,196	0,001
α_0	1,03E+00	6,34E-03	6,36E-03	161,929	<0,001
α_1	1,20E+00	3,28E-02	3,29E-02	36,640	<0,001
α_2	-9,49E-06	2,70E-06	2,71E-06	3,505	<0,001
α_3	-1,59E-05	5,67E-06	5,68E-06	2,802	0,005
α_4	-7,13E-04	7,82E-05	7,84E-05	9,096	<0,001
α_5	-1,08E-01	1,40E-02	1,40E-02	7,704	<0,001
α_6	1,29E-04	3,44E-05	3,45E-05	3,735	<0,001

Table V-3 Estimates of the parameters for the livestock production function

Parameter	Estimate	Standard error	T value	P value
β_0	9,04E-01	2,35E-02	38,418	<0,001
β_1	-1,78E-05	1,18E-05	-1,508	0,132
β_2	-2,04E-04	2,24E-05	-9,090	<0,001
β_3	-3,61E-03	2,94E-04	-12,280	<0,001
β_4	7,23E-04	1,34E-04	5,386	<0,001
γ_1	-7,48E-01	5,32E-02	-14,072	<0,001
γ_2	3,16E+01	2,48E+00	12,753	<0,001
γ_3	2,83E+01	2,39E+00	11,824	<0,001

3 Results

3.1 Optimal allocation for each scenario

Under all scenarios, it was possible to increase the FBI without decreasing production (table V-4). As expected, the substantial expansion of permanent grassland in the land sparing scenario (scenario 1) led to a reduction in cropland area (-6%) and artificial and temporary grassland area (-24%). To maintain crop production, the remaining cropland underwent a drastic intensification (+12%, crop intensity reached its maximal possible value in all SARs). An expansion of land under fodder cultivation (+ 9%, at the further expense of artificial and temporary grasslands) ensured that livestock production was maintained. This scenario was the one where the disparities between species in each bird group were the most important (Table V-5), with an important decline in the abundances of species sensitive to crop intensity such as the grassland specialist Eurasian Hoopoe *Upupa epops*, the arable specialist Skylark *Alauda arvensis*, and the mixed farmland favoring Red-legged Partridge *Alectoris rufa* (Appendix V-D). It was also the scenario with the highest mean local diversity (+ 1% in the mean equivalent number of common farmland bird species).

In the crop land sharing scenario (scenario 2), decreasing crop intensity led to an expansion of cropland (+8%), at the expense of artificial and temporary grasslands (-30%). An increase in the area dedicated to fodder (+ 3%, at the further expense of artificial and temporary grasslands) ensured that livestock production was maintained. This was the scenario with the lowest mean local diversity (- 2% in the mean equivalent number of common farmland bird species), and it was favorable to both arable specialists (+ 11%) and mixed farmland habitat specialists (+ 5. Grassland specialists fared slightly better than the reference state (+ 3%, with an important within-group disparity).

In the livestock land sharing scenario (scenario 3), constraints ensured an expansion of artificial and temporary grasslands, at the expense of cropland. The reduction in cropland was compensated by an increase in crop intensity (+3%). The land under fodder cultivation area increased even though it was not necessary to maintain livestock production. This scenario was the worst for arable and mixed farmland habitat specialists (+4% and – 3%, respectively), but quite favorable to grassland specialists (+ 6%).

Table V-4 Characteristics and performances of the allocations selected by the genetic algorithms, expressed as changes from the characteristic and performances of the reference allocation. CP, crop production; LP, livestock based production; LV, livestock; AC, area dedicated to arable crops; FC, area dedicated to fodder crops; TG, area dedicated to artificial and temporary grasslands; G, area dedicated to permanent grasslands at national scale; FBI, farmland bird index; ABI, arable bird index; GBI, grassland bird index; MFBI, mixed farmland habitat bird index; MENCFS, mean across all SARs of the equivalent number of common farmland bird species. Bolded text highlights variables constrained by scenario-specific constraints.

	1 Land sparing	2 Crop land sharing	3 LV land sharing	4 Production constraint only	5 No constraint	Best win-no-loss allocation
Land use						
AC	- 6%	+ 8%	- 3%	+ 2%	0%	+ 2%
FC	+ 9%	+ 3%	+ 3%	+ 10%	+ 12%	+ 11%
TG	- 24%	- 30%	**+ 10%**	- 22%	- 26%	- 29%
PG	**+ 15%**	0%	0%	+ 4%	+ 7%	+ 6%
Mean Crop Intensity	+ 12%	**- 6%**	+ 3%	- 1%	- 3%	- 1%
Birds						
FBI	+ 5%	+ 7%	+ 3%	+ 10%	+ 13%	+ 12%
ABI	+ 6%	+ 11%	+ 4%	+ 15%	+ 18%	+ 19%
GBI	+ 2%	+ 3%	+ 6%	+ 7%	+ 11%	+ 8%
MFBI	+ 7%	+ 5%	- 3%	+ 5%	+ 8%	+ 8%
ENCFS	+ 1%	- 2%	- 1%	- 1%	- 1%	- 1%
Production						
CP	**+ 6%**	**0%**	**0%**	**0%**	- 4%	0%
LP	**+ 1%**	**0%**	**+ 1%**	**0%**	+ 1%	0%

The scenario with production constraints only (scenario 4) was a mix of the land sparing and the crop land sharing scenarios. Permanent grassland area, cropland area and fodder area increased (+4%, +2%, and +10% respectively) at the expense of artificial and temporary grasslands. Intensity was reallocated and decreased a little (- 1%). Thus, it combined a land sparing strategy within the livestock component and a slight land sharing strategy within the crop component of the system. The same trends were apparent in scenario 5, to a greater extent, resulting in a decrease in crop production.

Scenario 4 was better than any of the first three land sharing or land sparing scenarios for all bird groups, except for mixed habitat specialists which as a whole benefitted more from the land sparing scenario (+ 7%). Even within this group, the within group disparities were smaller in scenario 4 than in the land sparing scenario (Table V-5) and no species declined by more than 1% (Appendix V-D).

3.2 Wider set of solutions

The wider set of solutions we generated made it possible to explore the national-scale trade-offs between livestock production, crop production, and the FBI (Figure V-2), as well as the trade-offs among biodiversity indices (Figure V-3). We found maximal values of the FBI at values of production somewhat below the reference level ($FBI = 1.17$, $CP = 0.79 * \widetilde{CP}$, $LP = 0.87 * \widetilde{LP}$). Maximal values for FBI were much lower at low levels of crop production or at high levels of either production. However, we also found a set of win-no-loss solutions (Figure V-2) where one was of the three criteria was improved at no loss to the other two.

Table V-5 Arithmetic mean and standard deviations of the changes in individual species abundances in all scenarios

	1. Land sparing	2. Crop land sharing	3. LV land sharing	4. Production constraint only	5. No constraint	Best win-no-loss allocation
Arable birds	1.08 (0.22)	1.12 (0.08)	1.05 (0.10)	1.16 (0.16)	1.20 (0.20)	1.20 (0.19)
Grassland birds	1.04 (0.18)	1.03 (0.08)	1.07 (0.12)	1.08 (0.14)	1.12 (0.17)	1.09 (0.15)
Mixed farmland birds	1.08 (0.18)	1.05 (0.06)	0.97 (0.02)	1.05 (0.08)	1.08 (0.12)	1.08 (0.12)

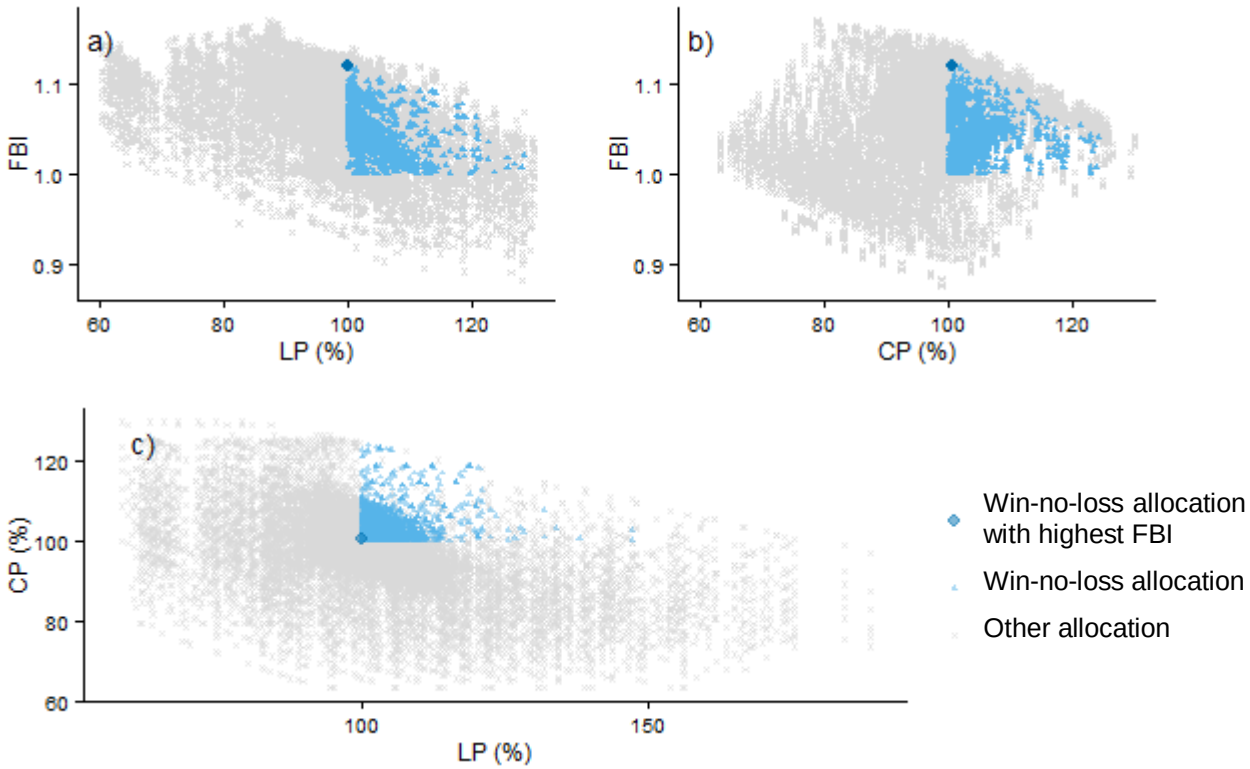


Figure V-2 Trade-off between the Farmland Bird Index (FBI), crop production (CP, expressed as a percentage of the reference production) and livestock-based production (LP, expressed as a percentage of the reference production). Each point represents an allocation of the four decision variables. The darker triangles represent win-no-loss allocations which are better than the reference for all criteria. The darkest point is the "best" allocation, i.e. the allocation that had the highest FBI while reaching the production targets. Allocations with livestock-based production higher than 130% of the reference production were excluded from Figure V-2a to facilitate comparison with Figure V-2b.

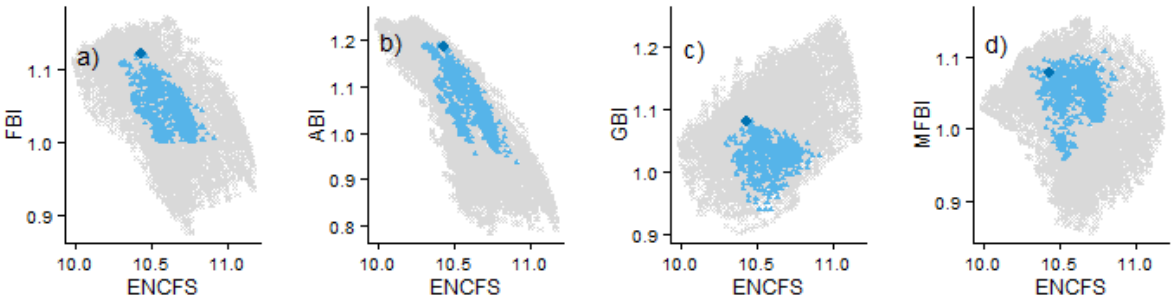


Figure V-3 Trade-off between the mean local equivalent number of common farmland bird species (ENCFS) and four bird community descriptors. Farmland Bird Index (FBI), Grassland Bird Index (GBI), Mixed Farmland habitat Bird Index (MFBI), Arable Bird Index (ABI Each point represents an allocation of the four decision variables. The darker triangles represent win-no-loss allocation which are better than the reference for all criteria. The darkest point is the "best" allocation, i.e. the allocation that had a highest FBI while reaching the production targets

3.4 Win-no-loss allocation with the best FBI

The best win-no-loss allocation in the set of solutions was very similar to the scenario with only the production constraints (Table V-4). Indeed, it was also a mix between the crop land sharing and the livestock land sparing scenario. The crop component of the system underwent a change very similar to that in the crop land sharing scenario, but to a lesser extent. At a national level, the area under crop cultivation increased (+ 230 000 ha, i.e. +2%) at the expense of artificial and temporary grasslands, while crop intensity decreased on average (- 1%) and was homogenized across all SARs: its standard deviation decreased by 38%. Conversely, the change in the livestock component of the system involved an expansion of permanent grasslands (+ 490 000 ha, i.e. + 6%), at the expense of artificial and temporary grasslands. An expansion of the area under fodder cultivation (+ 180 000 ha, i.e. + 11%) further reduced the area under artificial and temporary grassland (- 29%). Thus, the best allocation was similar to land sparing for the livestock component and to land sharing for the crop component.

The first two axes of the principal component analysis explained 83% of the variation across SARs of livestock yield, crop yield and the geometric means of bird densities for the three species groups. The first axis was strongly linked to crop production (Pearson correlation cor. = 0.95) and to the geometric means of both arable bird densities (cor. = 0.89) and mixed farmland habitat bird densities (cor. = 0.89). It was negatively associated with both livestock production (cor = -0.57) and the geometric mean of grassland bird densities (cor = -0.74). The second axis opposed livestock production (cor. = 0.77) and the geometric mean of grassland bird densities (cor = -0.57).

The agglomerative hierarchical clustering that followed the principal component analysis made it possible to split the SARs into three clusters (Figure V-4, Table V-6). The first cluster (cluster a in Figure V-4 to Figure V-6, Table V-6) included all mountainous SARs with important physical constraints to intensification and almost all the SARs in pastoral or Massif Central areas. It was the cluster where grassland birds were by far the most abundant and was characterized by a high community trophic index and high local diversity, and a relatively low community specialization index (Table V-6). Its production levels were very low for crops (around 2 giga calories per hectare) and average for livestock. There was very little change in this cluster from the reference state (Figure V-5). The areas under crop or fodder cultivation decreased –3% and -4%) even though they were already very low. They were replaced by permanent grasslands.

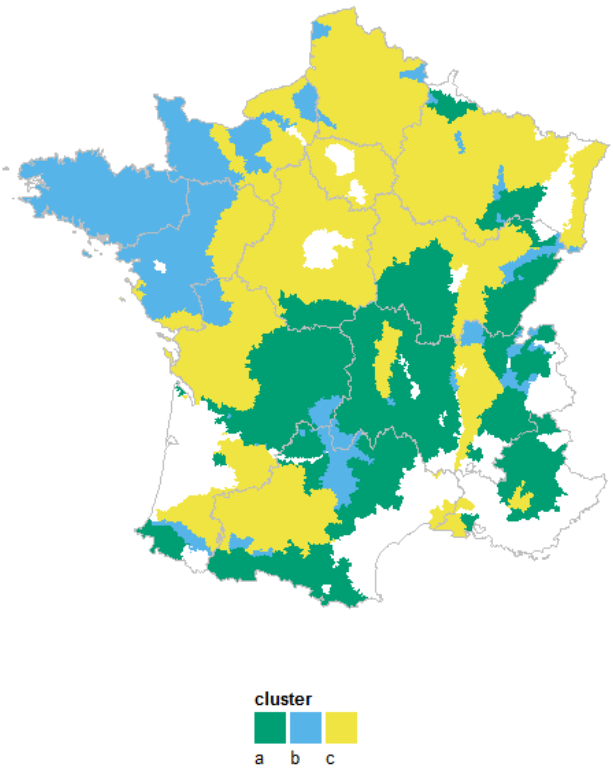


Figure V-4 Map of the three clusters of SARs built by agglomerative hierarchical clustering

Table V-6 Mean values for 8 bird community metrics and production modelled for the best win-no-loss allocation. Means in the clusters a, b, c are given only when they differed very significantly from the overall mean (p-value of the F-test in a one-way analysis of variance <0.01). GMD, geometric mean of densities; ENCFS, equivalent number of common farmland bird species; CTI, community trophic index; CSI, community specialization index; CP, crop production; LP, livestock based production; prot, proteins; NDOM, not significantly different from overall mean. Variables used to perform clustering are underlined.

Variable	Overall mean	Mean in cluster a	Mean in cluster b	Mean in cluster c
Birds				
All farmland birds				
GMD	0,078	0,070	0,057	0,090
Arable bird GMD	0,127	0,046	0,045	0,202
Grassland bird GMD	0,085	0,174	NDOM	0,039
Mixed farmland bird				
GMD	0,102	0,050	0,078	0,141
ENCFS	10,4	11,3	11,1	9,7
CTI	1,48	1,58	NDOM	1,42
CSI	0,890	0,791	0,773	0,987
Production				
CP (gigacal/ha)	10,28	2,12	5,51	16,65
LP (100kg prot/ha)	0,378	NDOM	1,113	0,146

The second cluster b (cluster b in Figure V-4 to Figure V-6, Table V-6) included almost all the SARs in the western and north-western intensive or grassland based livestock areas as well as 60% of the SARs in the intensive Piedmonts. Geometric means of densities were lower than average for all bird groups (Table V-6), the community specialization index was very low (mean CSI = 0.773), but the local diversity was rather high. Livestock production levels were highest for this cluster, and crop production was low. In this cluster changes from the reference state were an expansion of the area under fodder cultivation and the area under permanent grassland, at the expanse of both cropland and artificial and temporary grasslands (Figure V-5).

The last cluster c consisted mostly of SARs in the specialized and mixed crop-livestock areas. It was characterized by very high crop production and low livestock production. Arable bird and mixed farmland bird abundances were highest in this cluster, and grassland bird abundances were lowest. The community specialization index was very high, and both community trophic index and local diversity were lower than average (Table V-6). In this cluster changes from the reference state included a homogenization of crop-composition intensity and an expansion of cropland and permanent grassland at the expense of fodder and artificial and temporary grasslands (Figure V-5).

The homogenization of crop intensity occurred in all clusters (Figure V-6): crop intensity decreased the most in SARs with highest crop intensity in the reference state.

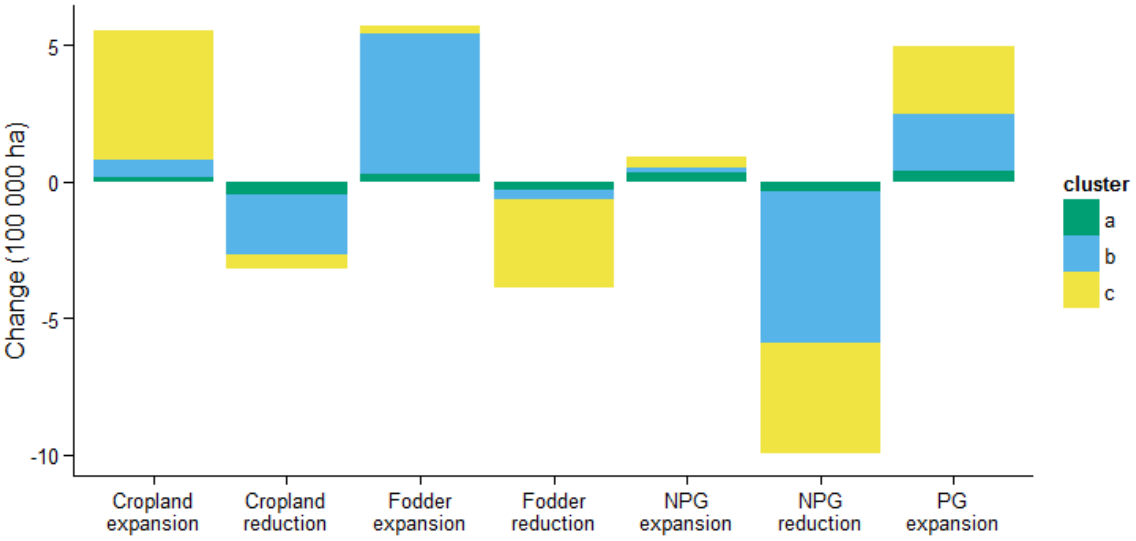


Figure V-5 Land use change across clusters in the best win-no-loss allocation when compared to the reference state. Positive bars represent the total area gained by a land use across regions, negative bars represent the total area lost. Colors represent the cluster. TG, artificial and temporary grasslands; PG, permanent grasslands.

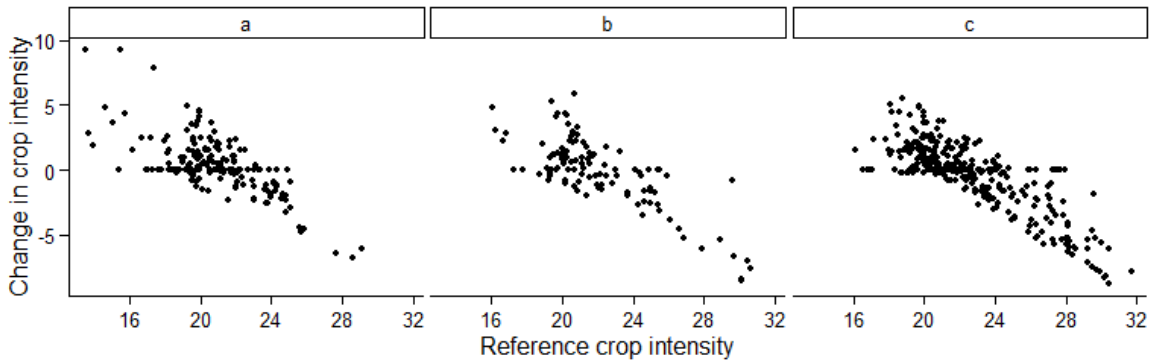


Figure V-6 Change in crop composition intensity in the best allocation as a function of crop composition intensity in the reference state for each cluster.

4. Discussion

4.1 A best strategy for farmland birds under production constraints?

As described above, the strategy that maximized the FBI under production constraints separated the French SARs into three clusters. The first one (hereafter the extensive cluster) consisted mainly of grassland-based SARs in mountainous, hilly or piedmont plain areas, with low production levels but the highest densities of grassland birds. The second one (hereafter the intensive cluster) had low densities of all farmland bird groups but supported 64% of overall livestock production. The third cluster comprised all arable specialized SARs and supported both crop production and high densities of arable and mixed farmland bird populations.

The existence of the first cluster confirms the well-accepted importance of maintaining grassland-based livestock systems with low production in mountainous and marginal areas (Kampmann et al. 2012). Indeed, although this cluster represents only 25% of the agricultural area, it hosted more than 50% of the individuals for several grassland species such as the Eurasian Hoopoe *Upupa epops*, which was vulnerable to crop intensity, the Red-backed Shrike *Lanus Collurio*, and the Woodlark *Lullula arborea*. These two latter species were negatively affected by the presence of fodder crop. Thus, the only change preconized by our model in those SARs (cluster a) was a decrease of the already low areas under crop or fodder cultivation which were replaced by permanent grasslands. Thus the extensive cluster was reinforced, making it possible to increase the GBI by 8%. Our results thus confirm previous results from Teillard (2016) who found that increasing intensity in these low-intensity SARs resulted in the loss of grassland specialized communities that are found nowhere else in France.

Generally, schemes which aim at lowering intensity to favor biodiversity are most efficient in simple landscapes (Tscharntke et al. 2005a; Holzschuh et al. 2007; Tuck et al. 2014), perhaps because the specialists that are dominant in such landscapes are sensitive to disturbances (Devictor et al. 2008; Filippi-Codaccioni et al. 2010a; Jeliazkov et al. 2016). However, our model preconized a decrease of crop intensity in all intensive SARs, regardless of the extent of grassland or cropland in the SAR.

Thus the best strategy was a mix of land sparing and land sharing, which confirms Kremen's intuition that complex strategies are needed (Kremen 2015). Interestingly, we found more potentialities for land sharing in crop production than in livestock production whereas a recent study had reached the opposite conclusion in Kazakhstan (Kamp et al. 2015). These authors advised that the demand for food should be met by increasing yields in existing cropland, and that maintaining grasslands with all levels of grazing was important for biodiversity, even though their contribution to overall production was low. The discrepancy of the conclusions concerning livestock is undoubtedly due to the huge difference in livestock production systems: livestock production in Kazakhstan was grassland-based and cannot be compared with fodder-based systems in France. Thus, it is possible that current levels of livestock production in France are too high to be sustained through land sharing. Concerning crop production, the discrepancy in conclusions may be explained partly by different legacies. Indeed, wildlife in Western-Europe has co-evolved with agriculture and crop cultivation for millennia (Kaplan et al. 2009) whereas the Eurasian steppes studied by Kamp et al. (2015) were traditionally used by nomadic herders and did not have substantial croplands until Khrushchev's 'Virgin Land Campaign' in 1953.

4.2 Trade-offs between production and biodiversity or among biodiversity indices

We found clear win-no-loss solutions, where one of our biodiversity or production criteria could be improved with no loss to the other two. For each production level, we modelled a wide range of possible FBIs, which brings support to the idea that reallocating agricultural land use and land use intensity can help alleviating the trade-off between production and biodiversity (Teillard et al. 2016). However, our results also bring support to the existence of a non-linear trade-off between each production type and farmland bird abundances. Interestingly, we found that the best allocations, in terms of farmland bird abundances, were not the ones that maximized local farmland bird diversity. Instead, we found a clear trade-off between conservation of arable birds and local diversity, in

accordance with previous results (Filippi-Codaccioni et al. 2010b; Mouysset et al. 2012). This suggests that AESs which aim at increasing local species richness will probably not make it possible to halt the decline of arable birds and that we should not judge AES effectiveness only by assessing changes in species diversity. On the contrary, if decision-makers want to halt this decline, our model suggests they should tailor AESs in arable regions to the needs of arable and mixed farmland bird specialists. We found no trade-off between the grassland bird index and local biodiversity, which might be because our local biodiversity index was based only on farmland specialists and did not reflect the increase in generalist species richness that Dross et al (in preparation) associated with a livestock intensity gradient.

4.3 Implications for public policies

The win-no-loss solution with the highest FBI concentrated livestock production in 108 SARs where land under fodder cultivation expanded massively (+50%), at the expanse of cropland and artificial and temporary grasslands. Such a huge change in production systems could not happen overnight. It would take a long time, it would likely cause important landscape reconfigurations and it might not be sustainable. Nitrogen leaks in both the sea and freshwater ecosystems would undoubtedly increase, as would negative impacts on fish, other birds, and drinking water. Maize provide low-quality nectar for bees and pollinators (Höcherl et al. 2012) and the most intensive grasslands are mown before plants have had time to flower. It is therefore likely that bees and other pollinators would be rare in this cluster (as observed by Le Féon et al. 2010) and that pollination would decrease. These more intensive systems would probably rely even more on feed for livestock imported from other countries. This could increase the negative impacts of the production of feed for livestock in other countries. Generally intensification is accompanied by an expansion of individual farms and a reduction in the associated workforce, thus farmers might be less numerous and have less weight in local decision-making. This may lower local acceptability of intensive livestock production, especially since externalities would probably increase with intensification. Furthermore, too intensive practices may contribute to the decrease in demand for livestock products by raising concerns for animal well-being or environmental impacts.

Our work suggests that we need wide-ranging schemes to conserve farmland biodiversity in all intensive crop-specialized regions, not just a few spared regions. Policies aiming at conserving farmland biodiversity in the arable cluster could include subsidies for the permanent grasslands, financed by taxes (or reduced subsidies) on cereals, oleaginous and

high-protein crops as proposed by Mouysset et al. (2011; 2012). However, this is likely to be an unpopular measure, because on the short term it would incur important private costs for farmers (Mouysset et al. 2015). A second possibility would be to make existing subsidies dependent on the adoption of measures ensuring that the landscape would be welcoming to arable and mixed habitat specialists such as maintenance of current permanent grasslands, the introduction of less energetic crops in the rotations, and the presence of permanent grasslands in all farms. It has also been suggested that some measures might be suitable for implementation by a voluntary non-monetary approach (Santangeli et al. 2016), particularly if these measures are expected to have a positive effect on ecosystem services to agriculture, such as pest regulation or pollination (Zhang et al. 2007).

4.4 Strengths and limits of the approach

The work presented here is the first model to optimize both land use and land use intensity to maximize a biodiversity metric under production constraints at the scale of a country. It made it possible to find allocations of land use and land use intensity at the scale of France that improved the fate of farmland birds with no harm to production. However, as a partial trade-off analysis, it can offer no definite perfect guideline for the future. For instance, although operating under constant production made it possible to shed light on the trade-off between production and farmland bird conservation, in reality demand depends on more complex sociological and economic mechanisms. There is in Europe a trend towards eating less meat, so demand for livestock products might decrease. Further improvement of the scenarios should account for drivers including those related to the demand for livestock-based products.

Our work was based on functional relationships derived from observed correlations. We assumed a causal link between our land use and intensity variables and bird abundances because land use and land use intensity impact directly bird habitats and resources, however our variable definitions did not always make it possible to distinguish between potentially different land uses. Particularly, permanent grasslands included high quality semi-natural grasslands as well as artificial grasslands resown annually for more than six years. Thus, it is likely that expanding permanent grasslands would not have the predicted impact if no thought is given to its quality, especially since recent evidence shows that previous fertilizer applications may prevent the establishment of species-rich grasslands for 10 years after conversion to permanent grasslands (Horrocks et al. 2016). Furthermore, basing our work on functional relationships derived from observed correlations did not

make it possible to assess the possible impact of the establishment of new practices, such as agroecology or ecological intensification (Bommarco et al. 2013; Kremen 2015).

Our work was centered on common bird species and no attention was given to other taxa or to ecosystem services. Evidence shows that there is sometimes little correlation in species richness among taxa (Ekroos et al. 2013). Our best allocation had relatively low local diversity, which might indicate a lower potential for ecosystem services than allocations focusing on local biodiversity.

5 Conclusion

Our research has shown that it is possible to benefit farmland birds with no production loss. The best solution for reconciling these two objectives involved extensification of crops in the most intensive SARs and the maintenance and reinforcement of the extensive livestock systems in the mountains. On the basis of these results, we advise decision makers who want to halt the decline of farmland birds to design measures to enhance specifically arable and mixed habitat birds in arable regions. We also stress the importance of maintaining extensive livestock systems in marginal areas.

Acknowledgements

We would like to warmly thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey (STOC EPS programme). We also thank very warmly Félix Teillard for methodological insight and access to his R scripts. This work is part of the ‘‘Investissements d’Avenir’’ Programme overseen by the French National Research Agency (ANR) (LabEx BASC;ANR-11-LABX-0034). CD, FJ, and MT received funding from the European Union by the European Commission within the Seventh Framework Programme in the frame of RURAGRI ERA-NET under Grant Agreement n°235175 TRUSTEE (ANR- 13-RURA-0001-01). The authors only are responsible for any omissions or deficiencies. Neither the TRUSTEE project nor any of its partner organisations, any organization of the European Union, or European Commission is accountable for the content of this research. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

References

Arponen, A., Heikkinen, R.K., Paloniemi, R., Pöyry, J., Similä, J., Kuussaari, M., 2013. Improving conservation planning for semi-natural grasslands: Integrating connectivity into agri-environment schemes. Biol. Conserv. 160, 234–241. doi:10.1016/j.biocon.2013.01.018

Barton, K., 2014. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.10.5.

Batáry, P., Dicks, L.V., Kleijn, D., Sutherland, W.J., 2015. The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. Conserv. Biol. 29, 1006–1016. doi:10.1111/cobi.12536

Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. Trends Ecol. Evol. 28, 230–238. doi:10.1016/j.tree.2012.10.012

Chao, A., Chiu, C.-H., Jost, L., 2014. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45, 297–324. doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540

Coelli, T., Rao, D.S., O'Donnell, C., Battese, G. (Eds.), 2005. An introduction to efficiency and productivity analysis, 2nd ed. ed. Springer, New York. 356 pages.

Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, E.J.P., Tscharntke, T., Verhulst, J., 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. J. Appl. Ecol. 49, 695–705. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x

Cormont, A., Siepel, H., Clement, J., Melman, T.C.P., WallisDeVries, M.F., van Turnhout, C.A.M., Sparrius, L.B., Reemer, M., Biesmeijer, J.C., Berendse, F., de Snoo, G.R., 2016. Landscape complexity and farmland biodiversity: Evaluating the CAP target on natural elements. J. Nat. Conserv. 30, 19–26. doi:10.1016/j.jnc.2015.12.006

de Heer, M., Kapos, V., ten Brink, B.J.E., 2005. Biodiversity trends in Europe: development and testing of a species trend indicator for evaluating progress towards the 2010 target. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 360, 297–308. doi:10.1098/rstb.2004.1587

Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., 2014. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. Agric. Ecosyst. Environ., Biodiversity of Palaearctic grasslands: processes, patterns and conservation 182, 1–14. doi:10.1016/j.agee.2013.12.015

Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. Glob. Ecol. Biogeogr. 17, 252–261. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x

Devun, J., Guinot, C., 2012. Alimentation des bovins : Rations moyennes et autonomie alimentaire. Institut de l'Elevage. 43 pages.

Donald, P.F., Evans, A.D., 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. J. Appl. Ecol. 43, 209–218. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01146.x

Donald, P.F., Gree, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc. Biol. Sci. 268, 25–29. doi:10.1098/rspb.2000.1325

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. Agric. Ecosyst. Environ. 116, 189–196. doi:10.1016/j.agee.2006.02.007

Dross C, Princé K, Jiguet F, Tichit M (submitted to Agriculture, Ecosystems & Environment) Bird communities are dominated by habitat generalists in intensive livestock production farmland areas and by habitat specialists in intensive crop production farmland areas (chapter 4 of this work)

Ekroos, J., Kuussaari, M., Tiainen, J., Heliola, J., Seimola, T., Helenius, J., 2013. Correlations in species richness between taxa depend on habitat, scale and landscape context. Ecol. Indic. 34, 528–535. doi:10.1016/j.ecolind.2013.06.015

Ekroos, J., Olsson, O., Rundlof, M., Watzold, F., Smith, H.G., 2014. Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? Biol. Conserv. 172, 65–71. doi:10.1016/j.biocon.2014.02.013

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J., Julliard, R., 2010a. Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. Biol. Conserv. 143, 883–890. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.035

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R., 2010b. Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. Biol. Conserv. 143, 1493–1500. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.031

Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A., 2005. Farming and the Fate of Wild Nature. Science 307, 550–555. doi:10.1126/science.1106049

Höcherl, N., Siede, R., Illies, I., Gätschenberger, H., Tautz, J., 2012. Evaluation of the nutritive value of maize for honey bees. J. Insect Physiol. 58, 278–285. doi:10.1016/j.jinsphys.2011.12.001

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tscharntke, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. J. Appl. Ecol. 44, 41–49. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x

Horrocks, C.A., Heal, K.V., Harvie, B., Tallowin, J.B., Cardenas, L.M., Dungait, J.A.J., 2016. Can species-rich grasslands be established on former intensively managed arable soils? Agric. Ecosyst. Environ. 217, 59–67. doi:10.1016/j.agee.2015.10.015

Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., Chiron, F., 2016. Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. 216, 9–22. doi:10.1016/j.agee.2015.09.017

Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecologica, Sino-French Cooperation on Biodiversity and Natural Resource Management 44, 58–66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003

Kamp, J., Urazaliev, R., Balmford, A., Donald, P.F., Green, R.E., Lamb, A.J., Phalan, B., 2015. Agricultural development and the conservation of avian biodiversity on the Eurasian steppes: a comparison of land-sparing and land-sharing approaches. J. Appl. Ecol. 52, 1578–1587. doi:10.1111/1365-2664.12527

Kampmann, D., Lüscher, A., Konold, W., Herzog, F., 2012. Agri-environment scheme protects diversity of mountain grassland species. Land Use Policy 29, 569–576. doi:10.1016/j.landusepol.2011.09.010

Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Zimmermann, N., 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. Quat. Sci. Rev. 28, 3016–3034. doi:10.1016/j.quascirev.2009.09.028

Kleijn, D., Sutherland, W.J., 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? J. Appl. Ecol. 40, 947–969. doi:10.1111/j.1365-2664.2003.00868.x

Kremen, C., 2015. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. Ann. N. Y. Acad. Sci. n/a-n/a. doi:10.1111/nyas.12845

Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. Agric. Ecosyst. Environ., Special section Harvested perennial grasslands: Ecological models for farming's perennial future 137, 143–150. doi:10.1016/j.agee.2010.01.015

Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. J. Stat. Softw. 25, 1–18.

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., 2012. Different policy scenarios to promote various targets of biodiversity. Ecol. Indic. 14, 209–221. doi:10.1016/j.ecolind.2011.08.012

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., Allaire, G., Leger, F., 2011. Bio economic modeling for a sustainable management of biodiversity in agricultural lands. Ecol. Econ. 70, 617–626. doi:10.1016/j.ecolecon.2010.12.006

Mouysset, L., Doyen, L., Pereau, J.-C., Jiguet, F., 2015. Benefits and costs of biodiversity in agricultural public policies (Post-Print). HAL.

Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F., Scott, A.V., 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. Science 344, 1090–1092. doi:10.1126/science.1253425

Perrot, C., Barbin, G., Bossis, N., Champion, F., Morhain, B., Morin, E., 2013. L'élevage d'herbivores au Recensement agricole 2010 - Cheptels, Exploitations, Productions.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2013. nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Léger, F., Jiguet, F., 2015. Forecasting the Effects of Land Use Scenarios on Farmland Birds Reveal a Potential Mitigation of Climate Change Impacts. PLoS ONE 10, e0117850. doi:10.1371/journal.pone.0117850

Princé, K., Moussus, J.-P., Jiguet, F., 2012. Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. Agric. Ecosyst. Environ. 149, 74–79. doi:10.1016/j.agee.2011.11.021

Pywell, R.F., Heard, M.S., Bradbury, R.B., Hinsley, S., Nowakowski, M., Walker, K.J., Bullock, J.M., 2012. Wildlife-friendly farming benefits rare birds, bees and plants. Biol. Lett. 8, 772–775. doi:10.1098/rsbl.2012.0367

Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. J. Appl. Ecol. 39, 157–176. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x

RundlöF, M., Smith, H.G., 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context: Organic farming, landscape and butterflies. J. Appl. Ecol. 43, 1121–1127. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01233.x

Santangeli, A., Arroyo, B., Dicks, L.V., Herzon, I., Kukkala, A.S., Sutherland, W.J., Moilanen, A., 2016. Voluntary non-monetary approaches for implementing conservation. Biol. Conserv. 197, 209–214. doi:10.1016/j.biocon.2016.03.013

Sausse, C., Barbottin, A., Jiguet, F., Martin, P., 2015. Do the effects of crops on skylark (Alauda arvensis) differ between the field and landscape scales? PeerJ 3, e1097. doi:10.7717/peerj.1097

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. J. Environ. Manage. 91, 22–46. doi:10.1016/j.jenvman.2009.07.005

Storkey, J., Meyer, S., Still, K.S., Leuschner, C., 2012. The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 279, 1421–1429. doi:10.1098/rspb.2011.1686

Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F., Tichit, M., 2014. Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. Biol. Conserv. 176, 243–251. doi:10.1016/j.biocon.2014.06.001

Teillard, F., Doyen, L., Dross, C., Jiguet, F., Tichit, M., 2016. Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. Reg. Environ. Change. doi:10.1007/s10113-016-0947-x

Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. PLoS ONE 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674

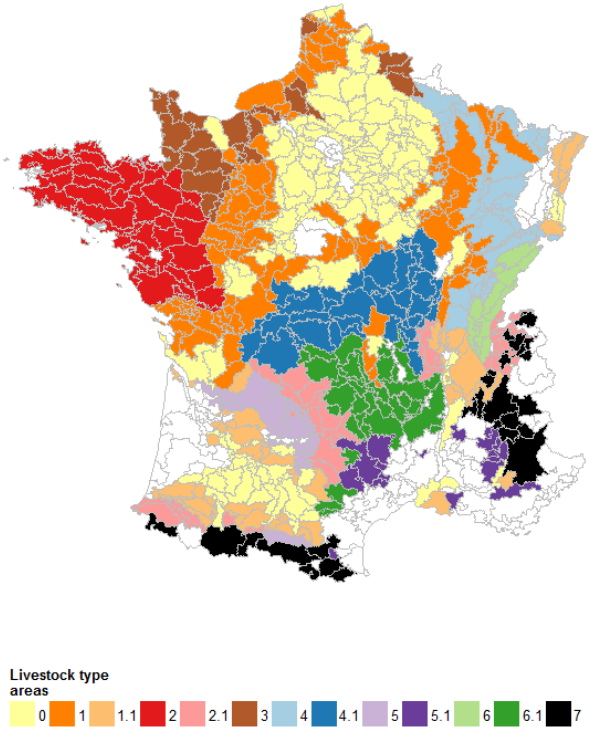
Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol. Lett. 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. Biol. Rev. 87, 661–685. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x

Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnstrom, J., Turnbull, L.A., Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. J. Appl. Ecol. 51, 746–755. doi:10.1111/1365-2664.12219

Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. Ecol. Econ. 64, 253–260. doi:10.1016/j.ecolecon.2007.02.024

Appendix V-A: Livestock type areas & physical constraints



Supplementary figure V-A-1 Map of mainland France representing the 13 livestock types (Perrot et al. 2013) of all M=606 SARs in our analysis.

Supplementary table V-A-1 Main characteristics on the 8 agricultural zones

livestock type area code	Name of the livestock type area
0	Specialized crop areas (no livestock)
1	Mixed crop-livestock in Parisian bassin
1,1	Mixed crop-livestock in Aquitain bassin, Rhône Alp, Alsace where livestock decreased more rapidly
2	Western Intensive livestock (dairy areas where there are alternatives to livestock)
2,1	Intensive piedmont areas (beef production areas where there is no / little alternative to livestock)
3	North-Western grassland-based areas
4	North-Eastern grassland-based areas (dairy tradition)
4,1	North Massif Central areas (beef tradition)
5	Causses and South-West hills pastoral areas
5,1	Mediterranean pastoral areas
6	Wet mountains of Franche-Comté and Vosges (with strong dairy specialization)
6,1	Wet mountains of Auvergne and Massif Central (with mixed dairy-beef systems)
7	High mountains (Alps and Pyrenees)

General scenario-independent constraints

For each variable X, constraints are presented in the shape of minimal and maximum boundaries (Table V-A-2 and V-A-3). If the reference value of variable X in SAR j $\widetilde{X_J}$ is below the minimal boundary, X cannot decrease in SAR j. Conversely, if $\widetilde{X_J}$ is over the minimal boundary, X can decrease in SAR j until the boundary is reached. Similarly, if $\widetilde{X_J}$ is over the maximal boundary, X cannot increase in SAR j, and if $\widetilde{X_J}$ is below the maximal boundary, X can increase up to the maximal boundary.

$$\min\left(\widetilde{X_J}, B_{min}(X,j)\right) \leq X_j \leq \max\left(\widetilde{X_J}, B_{max}(X,j)\right)$$

Where $B_{max}(X,j)$ is the maximal boundary for variable X in SAR j and $B_{min}(X,j)$is the minimal boundary for variable X in SAR j.

Table V-A-2 Minimal boundaries for the share of cropland in agricultural land ($\boldsymbol{AC_j}$), crop-composition intensity ($\boldsymbol{I_j}$), the share of fodder in fodder and non-permanent grasslands ($\boldsymbol{FS_j} = \frac{FC}{1-AC_j-PG_j}$), the share of permanent grasslands in the agricultural area ($\boldsymbol{PG_j}$), and the share of non-permanent grasslands in the agricultural area ($\boldsymbol{TG_j}$) for all SARs j, depending on the agricultural zone to whom SAR j belongs.

	$(\boldsymbol{AC_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{I_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{FS_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{PG_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{NPG_j})_{1\leq j\leq M}$
0	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{TG},\frac{1}{4}\right)$
1 or 1.1	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{TG},\frac{1}{4}\right)$
2	$Q_2\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_2\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_2\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$0.5 * \widetilde{TG_J}$
2.1	$Q_{2.1}\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{2.1}\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{2.1}\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$0.2 * \widetilde{TG_J}$
3	$Q_3\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_3\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_3\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$Q_3\left(\mathrm{TG},\frac{1}{4}\right)$
4 or 4.1	$Q_{4\&4.1}\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{4\&4.1}\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{4\&4.1}\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$\widetilde{TG_J}$
5, 5.1, or 7	$\widetilde{AC_J}$	$\widetilde{I_J}$	$\widetilde{FS_J}$	$\widetilde{PG_J}$	$\widetilde{TG_J}$
6 or 6.1	$Q_{6\&6.1}\left(\mathrm{AC},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{6\&6.1}\left(\mathrm{I},\frac{1}{4}\right)$	$Q_{6\&6.1}\left(\mathrm{FS},\frac{1}{4}\right)$	$\widetilde{PG_J}$	$\widetilde{TG_J}$

In most cases, the maximal boundary for a variable X in an agricultural zone N is the third quartile of X in this agricultural zone. It is noted $Q_N\left(X,\frac{3}{4}\right)$. Similarly, the first quartile of X in the agricultural zone N is noted $Q_N\left(X,\frac{1}{4}\right)$ and it is often the minimal boundary for X in the agricultural zone N. Due to policy constraints, current permanent grasslands cannot be decreased. In pastoral zones and high mountains (livestock type area codes 5, 5.1, and 7) there are very strong physical constraints and no change is allowed, therefore the minimal and maximal boundaries for each variable X in SAR j are both equal to the value of X for year 2006 $\widetilde{X_J}$. In wet mountains, physical constraints make it impossible to increase any intensity metrics or to turn grasslands into arable crops or fodder crops.

Table V-A-3 Maximal boundaries for the share of cropland in agricultural land ($\boldsymbol{AC_j}$), crop-composition intensity ($\boldsymbol{I_j}$), the share of fodder in fodder and non-permanent grasslands ($\boldsymbol{FS_j} = \frac{FC}{1-AC_j-PG_j}$), the share of permanent grasslands in the agricultural area ($\boldsymbol{PG_j}$), and the share of non-permanent grasslands in the agricultural area ($\boldsymbol{TG_j}$) for all SARs j, depending on the agricultural zone to whom SAR j belongs.

	$(\boldsymbol{CA})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{I_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{FS_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{PG_j})_{1\leq j\leq M}$	$(\boldsymbol{TG_j})_{1\leq j\leq M}$
0	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{AC},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{I},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{FS},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$
1 or 1.1	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{AC},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{I},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{FS},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$
2	0.6	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{I},\frac{3}{4}\right)$	0.7	$Q_2\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_2\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$
2.1	0.6	$Q_{0\ to1.1}\left(\mathrm{I},\frac{3}{4}\right)$	0.7	$Q_{2.1}\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{2.1}\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$
3	$\widetilde{AC_J}$	$\widetilde{I_J}$	$Q_3\left(\mathrm{FS},\frac{3}{4}\right)$	$Q_3\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_3\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$
4 or 4.1	$\widetilde{AC_J} * 1.05$	$\widetilde{I_J} * 1.05$	$\widetilde{FS_J} * 1.05$	$Q_{4\&4.1}\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{4\&4.1}\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$
5, 5.1, or 7	$\widetilde{AC_J}$	$\widetilde{I_J}$	$\widetilde{FS_J}$	$\widetilde{PG_J}$	$\widetilde{TG_J}$
6 or 6.1	$\widetilde{AC_J}$	$\widetilde{I_J}$	$\widetilde{FS_J}$	$Q_{6\&6.1}\left(\mathrm{PG},\frac{3}{4}\right)$	$Q_{6\&6.1}\left(\mathrm{TG},\frac{3}{4}\right)$

Reference

Perrot C, Barbin G, Bossis N, et al (2013) L'élevage d'herbivores au Recensement agricole 2010 - Cheptels, Exploitations, Productions.

Appendix V-B: Methodological details

Genetic algorithms

The management variables in the genetic algorithms were $\left[\alpha_j, \beta_j, \gamma_j, \delta_j, I_j\right]_{1 \le j \le N}$, where α_j is the amount of land going from AC_j to TG_j, β_j is the amount of land going from F_j to AC_j, γ_j is the amount of land going from TG_j to FC_j, and δ_j is the amount of land going from TG_j to PG_j. In scenarios 2 and 3, $\delta_j$was constrained to 0 ($PG_j = \widetilde{PG_j}$ for all j), and management variables were $\left[\alpha_j, \beta_j, \gamma_j, I_j\right]_{1 \le j \le N}$.

Each allocation is represented by a chromosome. Each chromosome has a fitness, which corresponds to the FBI resulting from the allocation. The method consists in the successive generation and selection of different solutions, each one represented by a chromosome. At the generic iteration *i* of the algorithm, a set of chromosomes C^i is generated starting from the set of the previous iteration C^{i-1}. Each individual populating the new set of chromosomes is generated with two parent chromosomes of the previous set, after applying the mechanisms of crossover and mutation. The probability of choosing the parents chromosomes is proportional to their fitness.

1- Codification

In our application, a chromosome is a vector containing the variables of all the management variables of all the SARs. Within each SAR *j* we define a sub-chromosome which is a vector of 4 or 5 elements according to the scenario considered $\boldsymbol{c}_j = [\alpha_j, \beta_j, \gamma_j, \delta_j, I_j]$ (δ_j is absent in scenarios ….).A chromosome $\boldsymbol{C}$ is the aggregation of the sub-chromosomes of all the *N* SARs $\boldsymbol{C} = [\boldsymbol{c}_1, \boldsymbol{c}_2, \ldots, \boldsymbol{c}_N]$. From each chromosome it is possible to calculate the biodiversity index, the total crop production, and the total livestock production. The biodiversity index corresponds to the fitness as it is the objective function to maximize.

2- Selection

At the generic iteration *i* of the algorithm, we generated a new set of chromosomes by repeating the following procedure. We picked two parent chromosomes $\boldsymbol{C}_1$ and $\boldsymbol{C}_2$ with a probability proportional to their fitness. We considered the sub-chromosomes $c_{1,j}^{i-1}$ and $c_{2,j}^{i-1}$ related to each SAR *j* and we generated two new sub-chromosomes $c_{1,j}^{i}$ and $c_{2,j}^{i}$ following the mechanisms of crossover and mutation. The same procedure is repeated for a number

M of times, and each time different chromosome parents are randomly selected with a probability proportional to the fitness.

3- Crossover

In the crossover procedure the vectors $c_{1,j}^{i}$ and $c_{2,j}^{i}$ are posed equal to $c_{1,j}^{i-1}$ and $c_{2,j}^{i-1}$ respectively. Then, we exchange some elements of $c_{1,j}^{i}$ with the correspondent elements of $c_{2,j}^{i}$. Each elements is exchanged with a probability k.

4- Mutation

In the mutation procedure we pick random elements of the sub-chromosomes in each SAR, and we add a random noise. Each element is picked with a probability μ, and the random noise added is randomly distributed in the range [$-\delta$; $+\delta$]. Within each SAR j we also added the sub-chromosome $c_{j}^{*,i-1}$, corresponding to the chromosome $\boldsymbol{C}^{*,i-1}$ with the best fitness, without any modification from crossover and mutation.

5- Constraints within each SAR

From the sub-chromosomes $c_{1,j}^{i}$ it was possible to calculate the new land cover fractions, so it was also possible to check if the constraints within each SAR. The sub-chromosomes that didn't respect the constraints were deleted. At the worst case, only the sub-chromosome $c_{j}^{*,i-1}$ remained. This chromosome for sure respected the constraints from previous controls.

6- Reorganization of the sub-chromosomes

The chromosomes of the set C^i of the new set were composed by picking one chromosome from each SAR. In other words, within a chromosome $C^i = [c_1^i, c_2^i, \dots, c_N^i]$, the elements c_j^i were uniformly randomly chosen from the population of sub-chromosome of the SAR j. The chromosome with best fitness of the old population was added $\boldsymbol{C}^{*,i-1}$.

7- Scenario constraints

From each chromosome it was possible to calculate the fitness and the constraints. The chromosomes which didn't respected constraints were removed. At the worst case, only the chromosome $\boldsymbol{C}^{*,i-1}$ remained.

The procedure was reiterated until the fitness didn't show any improvement for a number H of iterations.

8- Initialization

At the first iteration the chromosome was corresponding to 0 for all the land use change components, and the current values of intensity in each SAR. Thus it corresponded to the current state, which for sure respected the constraints. Along the algorithm the population of chromosomes could diversify thanks to the process of crossover, mutation, and selection.

Generating a wider set of solutions

The genetic algorithms provided for each scenario an allocation of the decision variables. We used each such allocation to generate a smaller set of possibilities in the following way. We build $7^4 = 2401$ vectors $[\lambda_{AC}, \lambda_{PG}, \lambda_{FS}, \lambda_I]$ with all λ_X elements of the set [0.8,0.9,0.95,1,1.03,1.07,1.15]. For each vector $[\lambda_{AC}, \lambda_{PG}, \lambda_{FS}, \lambda_I]$we build a new allocation of the management variables that respected physical constraints by performing the following 3 steps:

- for each of the variable X = AC, PG, FS=$\frac{FC_j}{1-AC_j-PG_j}$, or I, if $\lambda_X$was smaller than 1 we multiplied $\left(X_j - X_{min,j}\right)_{1\leq j\leq M}$by λ_X and if $\lambda_X$was greater than 1 we multiplied $\left(X_{max,j} - X_j\right)_{1\leq j\leq M}$ by $1 - \lambda_X$. $X_{min,j}$is the minimal possible value for variable X in SAR j given the physical constraints. $X_{max,j}$is the maximal possible value for variable X in SAR j given the physical constraints. $\left(X_j\right)_{1\leq j\leq M}$is the allocation of variable X provided by the genetic algorithm.
- We recomputed AC_j to take changes in PG_j so that $\frac{AC_j}{1-PG_j}$ was constant
- We checked that all new values still respected the physical constraints, and if not we set them at the constraint limit

Appendix V-C Estimate parameters with standard errors and p. values for the bird density functions

Bird densities were modelled for each species in each habitat with the formula

$$d_{s,j,H} = \exp(b_{s,H,0} + b_{s,H,1} * \exp(a_{s,H} * \log(I_j)) \quad + c_{s,H,1} * PG_j + c_{s,H,2} * \frac{FC_j}{1-AC_j-PG_j} + c_{s,H,3} * AC_j + c_{s,H,4} * T_j + c_{s,H,5} * R_j + c_{s,H,6} * altitude_j + c_{s,H,7} * latitude_j + c_{s,H,8} * longitude_j + c_{s,H,9} * longitude_j * latitude_j + c_{s,H,10} * longitude_j^2 + c_{s,H,11} * latitude_j^2)$$

Table V-C-1 Estimates for the parameters in arable and mixed farmland habitat

Code espèce	b0	b1	a1	c1	c2	c3	c4	c5	c6	c7	c8	c9	c10	c11
EMBCIT	-1,21	0	0	0	0	0	-1,096	0,266	0	21,852	-15,765	16,375	-0,821	-22,817
SAXTOR	-3,10	1,509	0,165	0	0	-0,290	0	0	0	21,996	-13,115	13,178	0	-23,759
EMBCIR	-2,78	0	0	0	0,504	0	0	0	0	52,050	30,490	-29,125	-2,384	-50,593
BUTBUT	-2,10	0	0	0,290	0,157	0	0	0,239	0	13,596	0	0	0	-13,838
SAXRUB	-13,86	0	0	0	-1,801	0	-1,682	0	0	0	0	31,542	-24,900	-5,162
UPUEPO	19,10	-22,75	0,032	0,452	0	-0,939	0	0	-0,833	52,113	-20,582	20,283	0	-55,558
LANCOL	-2,42	-0,164	1,214	0,764	-0,498	0	-0,384	0	0	0	-24,825	22,214	3,257	-2,546
LULARB	0,69	-3,702	0,161	-0,636	0	-1,714	0	0	0	26,263	0	1,967	-1,817	-27,158
ALERUF	-3,46	0	0	0	0	0	0	-0,780	-0,487	0	16,905	-17,244	0	0
CARCAN	-2,32	0	0	0,773	0	1,009	-0,979	0	0	41,524	-14,508	14,168	0	-42,220
CORFRU	-2,68	0	0	1,687	0	1,798	0	0,767	-2,437	57,600	0	0	0,570	-56,938
ANTPRA	-6,65	0	0	0	0	0	-5,769	-1,241	-4,143	0	0	0	0	0
SYLCOM	-1,17	0	0	0	0	0	0	-0,344	0	0	-11,351	11,459	0	-1,217
FALTIN	-2,43	0	0	0	0,179	0	0	-0,268	0	0	2,861	-4,041	1,386	0
PERPER	-4,73	0	0	1,775	-0,319	2,532	0	0	0	2,142	3,376	0	-3,857	0
MOTFLA	-3,34	0	0	2,877	0	2,865	0,572	-1,104	0	21,981	-18,781	19,452	0	-23,638
VANVAN	-3,60	0	0	0	0	0	0	-0,814	0	0	0	0	0	0
MILCAL	-1,36	0	0	1,886	-0,501	1,951	0	-0,325	0	-22,459	-17,631	17,468	0	20,565
CARCHL	-1,35	0	0	0	0,188	0	-0,546	0	-0,956	0	4,617	-6,078	1,578	0
COTCOT	-2,74	-0,031	1,924	0	0	0,531	-0,540	-0,344	0	-31,569	-10,052	10,263	0	29,998
ALAARV	0,00	-0,052	1,751	0	0	0,525	-0,596	-0,601	0	0	-4,065	2,141	2,190	0
CARCAR	-1,82	0	0	0	0	0	0	0	-0,337	0	5,027	-4,902	0	0

Table V-C-2 Estimates for the parameters in arable and mixed farmland habitat

Code espèce	b0	b1	a1	c1	c2	c3	c4	c5	c6	c7	c8	c9	c10	c11
EMBCIT	-1,03	-0,061	1,632	0	0	0	0	0	0,894	0	-10,142	10,304	0	0
SAXTOR	-1,87	0	0	0	0	0	0	0	0	41,418	0	0	0	-41,761
EMBCIR	-2,45	0	0	0	0	0	0,551	0	0	51,661	16,730	-17,081	0	-50,944
BUTBUT	-1,78	-0,002	4,720	0,254	0	0	0,184	0	0	0	0	0,159	0	0
SAXRUB	-5,24	0	0	0	0	0	-1,544	-0,763	0	0	0	0	0	0
UPUEPO	-1,10	-1,455	0,452	0,593	0	-0,591	0	-0,664	-0,750	0	-17,896	17,693	0	-2,827
LANCOL	-2,19	0	0	0,494	-0,390	0	0	0	0	0	-12,007	12,653	0	-1,295
LULARB	-2,59	0	0	0	-0,608	-1,239	0	-0,733	0	0	0	0	0	0
ALERUF	-3,61	0	0	-0,913	0	0	2,813	0	2,585	0	0	0	0	0
CARCAN	-2,49	-0,095	1,951	0	0	0	-2,881	-0,795	-2,429	0	0	0	0	0
CORFRU	-4,81	0	0	1,914	0	1,585	0	0	-5,158	121,424	0	0	1,571	-119,3
ANTPRA	-6,09	0	0	0	-1,173	0	-1,013	0	0	-199,5	0	18,748	-16,086	199,048
SYLCOM	-1,47	0	0	0,241	0,250	0	-1,418	-0,876	-1,762	0	0	0	0	-1,031
FALTIN	-2,92	0	0	0,610	0,498	0	0	-0,388	-0,412	0	5,272	-6,923	1,792	0
PERPER	-6,87	0	0	-2,553	2,295	0	-2,872	-0,935	0	0	20,503	-14,202	-7,800	0
MOTFLA	-6,28	0	0	0	0	0	0	-1,321	0	0	0	15,072	-13,590	0
VANVAN	-4,18	0	0	0	0	0	0	-0,868	0	0	0	0	0	0
MILCAL	-1,59	0	0	1,649	-0,666	1,452	0	0	-0,890	-40,189	0	0	0	40,248
CARCHL	-1,21	0	0	0	0,226	0,266	0,313	0,373	0	0	0	0	0,167	0
COTCOT	-3,49	0	0	0	0	0	-2,208	-0,447	-2,134	-26,099	0	0,394	0	24,690
ALAARV	-0,69	0	0	0	0	0,460	-0,803	-0,556	0	0	-1,480	0	1,623	0
CARCAR	-1,97	0	0	0	0,602	0	0	0	-0,361	27,653	13,160	-12,980	0	-27,049

Table V-C-3 Species names in tables V-C-1& V-C-2

Code in tables V-C-1&V-C-2	Name
EMBCIT	*Emberiza citrinella*
SAXTOR	*Saxicola rubicola*
EMBCIR	*Emberiza cirlus*
BUTBUT	*Buteo buteo*
SAXRUB	*Saxicola rubetra*
UPUEPO	*Upupa epops*
LANCOL	*Lanius collurio*
LULARB	*Lullula arborea*
ALERUF	*Alectoris rufa*
CARCAN	*Linaria cannabina*
CORFRU	*Corvus frugilegus*
ANTPRA	*Anthus pratensis*
SYLCOM	*Sylvia communis*
FALTIN	*Falco tinnunculus*
PERPER	*Perdix perdix*
MOTFLA	*Motacilla flava*
VANVAN	*Vanellus vanellus*
MILCAL	*Emberiza calandra*
CARCHL	*Chloris chloris*
COTCOT	*Coturnix coturnix*
ALAARV	*Alauda arvensis*
CARCAR	*Carduelis carduelis*

Appendix V-D:

Table V-D-1 Changes (modelled abundance for the scenario divided by modelled abundance for the reference state) in individual bird abundances in all 5 scenarios and in the best allocation. The abundances for the meadow pipit *Anthus pratensis* were found to be unrealistically high and this species was excluded from any further metric computation.

	Scenario 1	Scenario 2	Scenario 3	Scenario 4	Scenario 5	Best allocation
Emberiza citrinella	0,98	1,02	1,01	1,02	1,02	1,02
Saxicola rubicola	1,13	0,91	1,03	0,98	0,95	0,97
Emberiza cirlus	1,18	1,16	1,05	1,18	1,23	1,23
Buteo buteo	1,01	1,04	1,00	1,04	1,06	1,06
Saxicola rubetra	1,01	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Upupa epops	0,73	1,04	1,03	1,03	1,17	1,03
Lanius collurio	1,34	1,12	1,35	1,39	1,47	1,41
Lullula arborea	0,93	0,95	1,07	1,00	1,05	1,00
Alectoris rufa	0,96	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99
Linaria cannabina	0,98	1,08	0,97	1,07	1,10	1,10
Corvus frugilegus	1,40	1,14	0,94	1,18	1,29	1,29
Anthus pratensis	24,01	11,64	14,17	15,72	21,81	16,95
Sylvia communis	1,00	1,00	0,98	1,00	1,00	1,00
Falco tinnunculus	1,04	1,04	0,97	1,02	1,04	1,05
Perdix perdix	1,18	1,19	1,20	1,35	1,40	1,40
Motacilla flava	1,23	1,17	0,93	1,22	1,31	1,33
Vanellus vanellus	0,97	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99
Emberiza calandra	1,49	1,17	1,19	1,43	1,55	1,51
Chloris chloris	1,00	1,05	0,94	1,00	1,00	1,01
Coturnix coturnix	0,86	1,16	1,05	1,13	1,13	1,14
Alauda arvensis	0,83	1,17	1,08	1,15	1,15	1,15
Carduelis carduelis	1,05	1,03	0,99	1,03	1,06	1,06

VI. Discussion générale

6.1 Rappel des principaux résultats

Les premiers résultats obtenus au cours de cette thèse (chapitre 3) mettent en évidence des relations concaves entre production végétale et biodiversité taxonomique ou fonctionnelle, ce qui suggère la nécessité de cibler les régions de grandes cultures les plus productives pour des actions visant à restaurer la biodiversité locale. Ces résultats sont cohérents avec le principe selon lequel de telles actions sont généralement plus efficaces dans des paysages dominés par les grandes cultures, et moins efficaces dans des paysages plus complexes (Tscharntke et al. 2005a; Cormont et al. 2016). L'incapacité des métriques de diversité testées à rendre compte de changements associés à l'intensification de la production animale nous a menés à choisir des métriques basées sur la composition des communautés ou sur les abondances nationales d'espèces pour la suite du travail.

L'augmentation du nombre d'espèces et la diminution de l'indice de spécialisation des communautés que nous avons observées le long d'un gradient de production de lait (chapitre 4) permettent pour la première fois d'associer à l'intensification de la production animale un phénomène d'homogénéisation biotique des communautés d'oiseaux communs. Comme les régions à haute production végétale sont caractérisées par des communautés dominées par un petit nombre d'espèces spécialistes des terres arables (chapitre 4), nos résultats confirment que l'impact de l'élevage sur les communautés d'oiseaux est qualitativement différent de celui des grandes cultures. Ils soulignent la nécessité de considérer séparément ces deux types de systèmes.

Le travail de modélisation présenté dans le chapitre 5 a permis de révéler des compromis multiples entre production animale, production végétale, et divers indicateurs de biodiversité liés aux oiseaux (Figure V-2 & Figure V-3). Dans la suite de cette discussion, nous appellerons « stratégie optimale » l'allocation d'usages des sols qui maximise la moyenne géométrique des abondances d'oiseaux agricole (FBI, indicateur structurel de développement durable « biodiversité » retenu par l'Union Européenne), sous une double contrainte de production animale et végétale et sans modification de la surface agricole totale. Cette stratégie optimale permet une augmentation de 12% du FBI. Elle se décline différemment dans trois groupes de régions (Figure V-4).

Le premier groupe occupe les montagnes et des piémonts extensifs, dont la région du Massif Central. Constitué de PRA spécialisées en élevage extensif, il est caractérisé par

de faibles niveaux de production et les densités d'oiseaux prairiaux les plus hautes. L'essentiel (64%) de la production animale est concentré dans un petit nombre de PRA peu accueillantes pour les oiseaux agricoles, qui forment le deuxième groupe. Habitats de qualité pour les oiseaux prairiaux et lieux de forte production animale sont ainsi essentiellement séparés dans l'espace et dévolus à deux groupes de PRA distincts.

Le troisième groupe rassemble les régions qui sont actuellement spécialisées en grandes-cultures ou en polyculture élevage, il combine une production végétale élevée et des abondances importantes d'oiseaux spécialistes des grandes cultures et des milieux mixtes. Production végétale et habitats de qualité pour les oiseaux spécialistes des grandes cultures et des milieux mixtes coexistent donc dans les mêmes régions.

6.2 La stratégie optimale combine dans les mêmes régions production végétale et habitats de qualité pour les oiseaux spécialistes des grandes cultures et des milieux mixtes

6.2.1 Impact de l'intensification en grandes cultures sur les spécialistes de grandes cultures et des milieux mixtes

Nos résultats confirment que la simplification des paysages a plutôt un effet positif sur les espèces spécialistes des grandes cultures ou des milieux mixtes (chapitre 4 et 5), ce qui est cohérent avec les résultats habituellement obtenus à l'échelle locale (Filippi-Codaccioni et al. 2010a; Chiron et al. 2010). En effet, nous avons pu associer de manière significative à l'échelle de la France production végétale et richesse spécifique des espèces spécialistes des terres arables (chapitre 4). Nous avons de plus observé pour les trois quarts des espèces spécialistes des terres arables (6 sur 8) un effet positif de la part de grandes cultures dans la surface agricole (chapitre 5). Nous avons aussi observé un effet positif de la présence de prairies permanentes dans la surface agricole sur la densité en grandes cultures de trois de ces espèces, ce qui peut être dû à un effet de supplémentation ou de complémentation des ressources en grandes cultures par les ressources en prairies permanentes (Brotons et al. 2005)

Pour trois espèces spécialistes des milieux arables et des milieux mixtes, nous avons observé des densités plus faibles dans les régions dominées par des cultures à haut rendement énergétique, qui avaient un haut niveau pour notre indicateur d'intensité en production végétale (chapitre 5). Les cultures qui ont les plus hauts rendements énergétiques sont la betterave, le maïs et la pomme de terre. La betterave et la pomme de terres sont deux cultures industrielles qui reçoivent des quantités très importantes de

pesticides par rapport aux autres cultures, en particulier en ce qui concerne les herbicides et les fongicides (Agreste -MAAF 2013). Le maïs grain (à distinguer du maïs fourrage) est souvent conduit en monoculture dans les régions où il est dominant (Agreste -MAAF 2014). Le sens de la relation observée est cohérent avec les effets néfastes des applications de pesticides sur les espèces les plus spécialistes observés précédemment à l'échelle locale (Filippi-Codaccioni et al. 2010a). Nos résultats ne sont pas comparables à ceux obtenus par Teillard et al. (2015) parce que les indicateurs d'intensité agricoles sont différents : celui de Teillard et al. (2015) regroupe intensité en production animale et en production végétale, alors que le nôtre ne concerne que la production végétale.

6.2.2 Déclinaison de la meilleure stratégie dans les régions spécialisées en grandes cultures

Nos résultats suggèrent qu'il est possible de concilier dans les mêmes régions production végétale et habitats propices aux spécialistes des milieux arables ou mixtes (chapitre 3 et 5). Cela se traduit dans la stratégie optimale par une baisse de l'intensité dans les régions les plus intensives, et par le maintien ou la restauration d'une proportion suffisante de prairies permanentes dans certaines régions par ailleurs très spécialisées. La perte de production végétale induite par cette baisse d'intensité est compensée par une expansion des terres arables dans les zones mixtes élevage cultures aux dépens des cultures fourragères (maïs fourrager en particulier) et des prairies artificielles ou temporaires. La perte de production animale induite par cette expansion est compensée par une hausse de production dans les régions d'élevage intensif.

L'expansion des terres arables aux dépens de l'élevage dans les zones mixte élevage cultures recommandée par la stratégie optimale est l'amplification d'une dynamique existante : entre 2000 et 2010, environ 75 000 hectares de surfaces en prairies et fourrages (soit 3%) ont disparu au profit des grandes cultures dans ces zones (Agreste-MAAF, 2014). La baisse de l'intensité dans les régions les plus intensives et surtout le maintien et la restauration de prairies permanentes de qualité ne correspondent pas à une dynamique existante. Au contraire, les prairies permanentes ont diminué de 10% dans le groupe de PRA spécialisées en élevage extensif entre 2000 et 2010. La monoculture de maïs semble bien installée dans le Sud-Ouest, où les cultivateurs affirment qu'ils n'ont aucune alternative technico-économique viable (par exemple AGPM - Maiz'Europ, 2014). Enfin la fin des quotas sucriers, qui entrera en vigueur en octobre 2017, risque d'entraîner une

expansion des surfaces en betteraves dans le nord du bassin Parisien (Berlizot and Lhermitte 2015).

Nos résultats suggèrent la nécessité de mettre en place des mesures capables de toucher la plupart des exploitations, de façon à conserver des habitats favorables aux oiseaux spécialistes des milieux arables ou mixtes dans toutes les régions. Mouysset et al. (2011; 2012) proposent d'instaurer des subventions pour le maintien des prairies permanentes, financées par des taxes (ou des subventions réduites) sur les cultures de céréales et oléo-protéagineux. Ce type de mesure risque de se heurter à une grande impopularité, parce qu'il implique des coûts privés importants pour les agriculteurs (Mouysset et al. 2015). Une autre possibilité serait de rendre les subventions existantes dépendantes de l'adoption de mesures qui assureraient un potentiel d'habitat favorable. C'était d'ailleurs l'objet du "paiement vert" introduit dans la Politique Agricole Commune de l'Union Européenne (PAC) lors de la réforme de 2014 : une part importante des paiements directs aux agriculteurs n'est versée que si ceux-ci respectent des critères bénéfiques pour l'environnement (MAAF 2016). Néanmoins, ces mesures ont tellement été allégées au cours des négociations que scientifiques et protecteurs de l'environnement doutent de leur efficacité (Pe'er et al. 2014). Par exemple, une mesure dite de « diversité des assolements » oblige tous les agriculteurs qui ont plus de 30 hectares de terres arables à cultiver au moins trois cultures différentes (Pe'er et al. 2014). Cela n'implique pas forcément de diminution de notre indice d'intensité des grandes cultures, puisque ces trois cultures peuvent être des cultures à haut rendement énergétique, comme par exemple la betterave, la pomme de terre, et le blé tendre d'hiver. De plus, les agriculteurs spécialisés en monoculture de maïs ont obtenu l'autorisation de remplacer cette mesure par la mise en place de couverts hivernaux (Leterrier 2015). Étant donnée la difficulté qu'éprouvent les pouvoirs publics à diminuer les subventions aux grandes cultures ou à les rendre conditionnelles à des critères qui risqueraient d'être restrictifs, peut-être faudrait-il se pencher sur les blocages technico-économiques qui rendent trop coûteuse ou trop compliquée l'adoption des mesures désirées. Par exemple, la restauration de prairies permanentes dans des régions où elles ont disparu sera difficile si aucun éleveur n'est présent pour valoriser ces prairies.

6.3 La stratégie optimale distingue des régions d'élevage extensif gérées pour la biodiversité et des régions d'élevage intensif gérées pour la production

6.3.1 Extensification des régions d'élevage extensif

La stratégie optimale renforce l'élevage extensif dans les montagnes. Dans ce groupe déjà dominé par l'élevage extensif, les seuls changements concernaient une réduction des grandes cultures et des cultures fourragères, pourtant déjà très faibles, au profit des prairies permanentes. Cela va à l'encontre de la tendance actuelle à l'intensification dans le nord du Massif Central. Il semble que l'un des déterminants de cette intensification soit l'éclatement des parcellaires : comme les agriculteurs hésitent à laisser des vaches dans les parcelles les plus éloignées de leur exploitation, ils ont tendance à y cultiver des cultures fourragères (François Léger, communication personnelle). Il semble donc peu probable que des incitations financières permettent à elles-seules d'inverser cette tendance, il faudrait probablement accompagner ces incitations d'une possibilité de gestion collective, ou de remembrement assorti d'une interdiction de retourner les prairies ainsi acquises.

6.3.2 Intensification des régions d'élevage intensif

La stratégie optimale intensifie la production animale dans les régions qui sont déjà spécialisées en élevage intensif, c'est-à-dire principalement en Bretagne, Normandie et dans les Pays de la Loire. Les surfaces en fourrage y augmentent de 50% (presque 500 000 hectares) par rapport aux surfaces de référence, aux dépens des prairies artificielles et temporaires et des grandes cultures. Cette intensification correspond à l'amplification d'un phénomène existant, puisque ces surfaces ont augmenté de 25 000 hectares entre 2000 et 2010. Elle s'accompagne dans la solution optimale d'une expansion des prairies permanentes pour favoriser les quelques espèces (comme la Buse variable *Buteo buteo*, le faucon crécerelle *Falco Tinninculus,* ou la fauvette grisette *Sylvia communis*) pour lesquelles les cultures fourragères et les prairies permanentes ont toutes deux un effet positif.

Dans la réalité, cette intensification aurait probablement des conséquences sociales importantes et des conséquences dramatiques sur les écosystèmes des rivières et côtes bretonnes, déjà mis à mal par les niveaux d'intensification actuelle et les 29 kg d'azote par hectare qui se déversent en moyenne chaque année dans les cours d'eau (estimation DRAAF de Bretagne 2015). Des algues vertes malodorantes et dangereuses pour la santé humaine s'échouent chaque année par dizaines de milliers de mètres cubes sur les côtes

bretonnes (MEEM 2013). Les externalités subies par les riverains déjà mécontents et les impacts négatifs sur les écosystèmes non agricoles déjà fragilisés seraient probablement encore plus importants en cas d'intensification locale de l'élevage. Le poids démographique et politique des agriculteurs pourrait être affaibli, si cette intensification s'accompagne d'un agrandissement des exploitations et d'une réduction du nombre d'agriculteurs, et l'acceptabilité locale de cette intensification serait sans aucun doute faible.

6.4 Retour sur le débat land sharing/land sparing

6.4.1 La solution optimale est un mélange de land sparing pour l'élevage et de land sharing pour les grandes cultures

La solution optimale peut être assimilée à du land sparing pour l'élevage à deux échelles. Premièrement, l'expansion des cultures fourragères considérées comme une utilisation intensive des sols (+11%) permet de concentrer la production animale sur des surfaces relativement faibles. Les prairies artificielles et temporaires, considérées comme une utilisation des sols d'intensité intermédiaire, sont drastiquement réduites (-29%). Les surfaces ainsi économisées sont allouées aux prairies permanentes (la réserve), aux cultures fourragères, et aux grandes cultures. La solution optimale correspond donc à du land sparing à l'échelle locale, puisque l'intensification de certaines surfaces permet une expansion de la réserve. Deuxièmement, la solution optimale distingue des régions d'élevage intensif, où se concentre l'essentiel de la production animale, et des régions d'élevage extensif particulièrement accueillantes pour les oiseaux prairiaux. La solution optimale correspond donc aussi du land sparing à l'échelle régionale, bien que quelques espèces, comme le Bruant zizi *Emberiza cirlus* ou le Verdier d'Europe *Chloris chloris*, y soient relativement abondantes.

De la même façon, la solution optimale peut être décrite comme du land sharing pour les grandes cultures à deux échelles. Premièrement, la baisse de l'intensité des grandes cultures dans les PRA les plus intensives rend les grandes cultures plus accueillantes pour des espèces vulnérables à l'intensité des grandes cultures comme l'Alouette des champs *Alauda arvensis* et la Caille des blés *Coturnix coturnix*. Étant données les contraintes sur la production végétale, cette baisse de l'intensité des grandes cultures conduit à une expansion des surfaces en cultures. Deuxièmement, comme nous l'avons expliqué plus haut, les PRA spécialisées en grandes cultures combinent dans la solution optimale une production végétale importante et des densités élevées d'oiseaux spécialistes des milieux arables ou mixtes.

6.4.2 Principales innovations de ce travail de thèse par rapport aux travaux préexistants

Notre travail a montré qu'il était possible de révéler des solutions qui optimisent un critère de biodiversité sous contrainte de production sans tomber dans les limites des bonnes pratiques présentées dans l'introduction (1.2.3). Les principales innovations de ce travail par rapport aux travaux précédents portent sur la prise en compte des interactions entre réserves et zones cultivées, la séparation entre production animale et production végétale, la prise en compte de conditions locales hétérogènes dans le système d'étude, et l'utilisation d'un critère de biodiversité reconnu au niveau de l'Union Européenne comme indicateur agro-environnemental de biodiversité.

Prise en compte des interactions entre réserve et zones cultivées

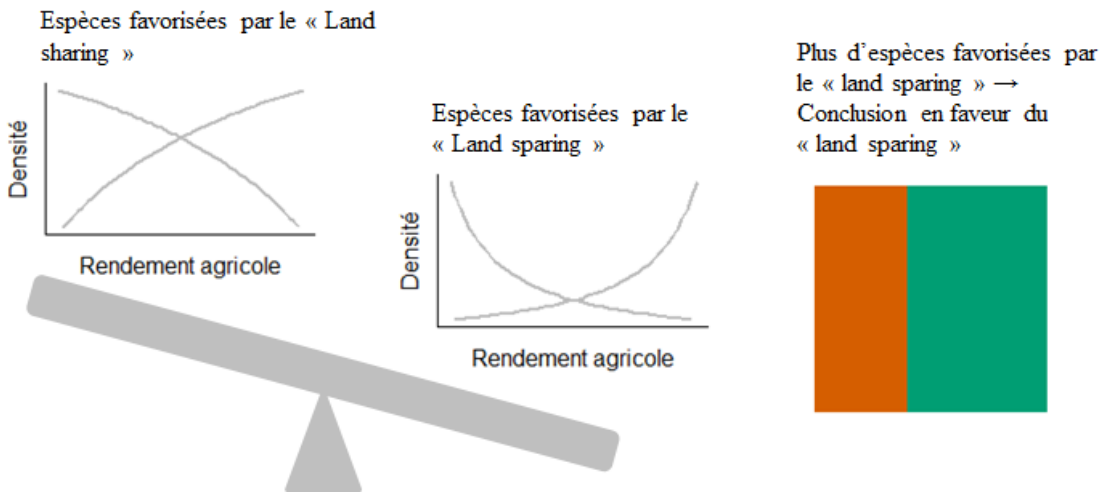
L'influence des milieux qui entourent une réserve sur les dynamiques des espèces à l'intérieur de la réserve est bien établie (Jules and Shahani 2003; Murphy and Lovett-Doust 2004; Driscoll et al. 2013), de même que le rôle d'éléments semi-naturels sur les parcelles agricoles environnantes (Landis et al. 2000; Devictor and Jiguet 2007; Cormont et al. 2016). Il peut donc sembler surprenant que la majorité des études qui explorent les compromis entre production et biodiversité ne prennent en compte aucune de ces interactions (eg. Phalan et al. 2011; Butsic and Kuemmerle 2015). Notre travail a montré qu'il est possible de considérer de manière très simplifiée les interactions entre réserve et zones cultivées. Nous avons modélisé la densité de chaque espèce séparément en prairies permanentes et en milieu cultivé. Dans chacun de ces deux milieux, notre prédiction de la densité de chaque espèce fait intervenir l'intensité des cultures et la part des prairies permanentes, des grandes cultures, et des cultures fourragères dans la superficie agricole de la PRA. Conformément aux résultats cités ci-dessus, nous avons bien observé une influence des milieux cultivés d'une région sur les densités des espèces à l'intérieur des prairies permanentes. Les densités en prairies permanentes de 5 des 8 espèces de spécialistes des prairies sont significativement diminuées par l'étendue ou l'intensité des zones cultivées environnantes (chapitre 5). Nous avons aussi observé un effet (presque toujours positif) de la part de prairies permanentes sur la densité de plusieurs espèces dans les zones de grandes cultures (chapitre 5).

Séparation entre production animale et production végétale

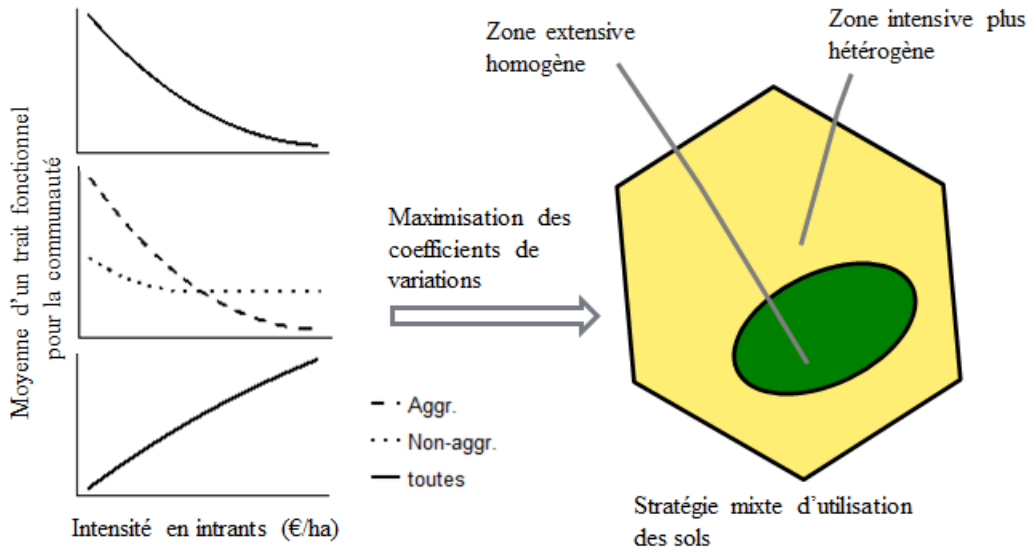
Nos résultats ont montré qu'à l'échelle d'une PRA, l'intensification de la production animale ne favorise pas les mêmes communautés d'oiseaux que l'intensification de la production végétale (chapitre 4), et qu'il sera probablement nécessaire de mettre en œuvre des mesures de protection de la biodiversité différenciées dans les régions spécialisées en grandes cultures et dans les régions spécialisées en élevage (chapitre 5). A notre

connaissance, notre travail est le premier travail d'optimisation des compromis entre production et biodiversité à considérer de façon séparée production animale et production végétale. C'est donc aussi le premier travail d'optimisation qui permet de concevoir des solutions différentes pour l'élevage et les grandes cultures. Par exemple, la figure VI-I rappelle que ni les travaux de Phalan (2011) ni ceux de Teillard (2016) ne permettaient de différencier la production végétale et la production animale.

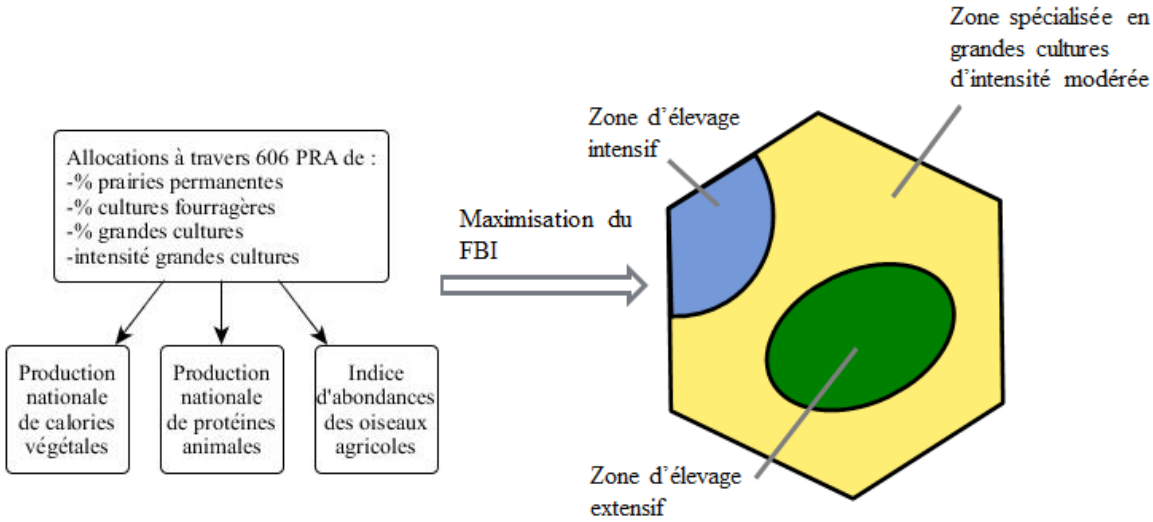
Figure VI-1 Nouveaux éléments apportés dans ce travail de thèse par rapport aux travaux précédents. VI-2a Les « bonnes pratiques » en matière de « sparing/ sharing » consistent à compter le nombre d'espèces qui sont plutôt favorisées par le « land sharing » (courbes densité/ rendement concaves) et le nombre d'espèces qui sont plutôt favorisées par le « land sparing » (courbes densité/rendement convexes), puis à choisir celle des deux stratégies qui favorise le plus d'espèces (voir 211.2.2). Appliquant ces bonnes pratiques à des données issues de cas d'étude en Inde et au Ghana, Phalan et al. (2011) concluent en faveur du « land sparing ». VI-3b Teillard et al. (2016) utilisent comme variable de décision un indicateur d'intensité agricole basé sur la valeur monétaire des intrants, que ces intrants soient utilisés pour la production animale ou pour la production végétale. Le modèle permet de prédire plusieurs indices basés sur les traits fonctionnels des communautés d'oiseaux à partir de chaque allocation de l'intensité agricole. Les coefficients de variation de ces indices à travers toutes les PRA sont alors maximisés. Teillard et al. (2016) concluent en faveur d'une « stratégie mixte », comprenant des ensembles homogènes de régions extensives et des régions intensives plus hétérogènes. Aggr. : PRA où l'intensité est aggrégée ; Non-aggr. : PRA où l'intensité n'est pas aggrégée ; Toutes : toutes PRA. VI-4c Notre travail permet de considérer séparément des changements dans quatre variables d'utilisation des sols : part des prairies permanentes dans la surface agricole (% prairies permanentes) ; part des cultures fourragères dans la surface agricole (% cultures fourragères) ; part des grandes cultures dans la surface agricole (% grandes cultures) ; intensité des grandes cultures, telle que définie en 2.5.2. Nos résultats suggèrent la nécessité de cibler des mesures différentes dans 3 types de zones: des mesures destinées à favoriser les oiseaux prairiaux dans la zone d'élevage extensif, des mesures destinées à favoriser les spécialistes agricoles dans la zone spécialisée en grandes cultures, et des mesures destinées à favoriser les rares espèces favorisées par le maïs fourrage dans la zone d'élevage intensif.



a) Bonnes pratiques en matière de « sparing/sharing » et résultats de Phalan et al. (2011)



b) Conclusions de Teillard et al. (2016)



c) Résultats additionnels obtenus au cours de cette thèse

Prise en compte de conditions locales hétérogènes

La plupart des études comparant land sparing et land sharing ont été menées sur des zones d'études suffisamment restreintes et homogènes pour qu'il ne soit pas nécessaire de prendre en compte l'hétérogénéité des conditions locales (Grau et al. 2013). Grau et al. (2013) soulignent la nécessité de prendre en compte cette hétérogénéité quand on passe à des zones d'étude plus étendues. Le travail de Teillard et al. (2016) présentait déjà une avancée à ce sujet puisque ces auteurs incluent des variables climatiques et d'utilisation des sols dans la modélisation des évolutions des communautés d'oiseaux. Cette avancée n'était cependant que partielle, puisque ces variables n'étaient pas considérées lors du calcul de la production agricole, ce qui revenait à supposer que le potentiel pédo-climatique était identique dans toute la zone d'étude. Notre travail présente une avancée supplémentaire en intégrant des variables climatiques et les coordonnées géographiques dans les relations fonctionnelles pour la production agricole comme pour la biodiversité, et en représentant par des contraintes mathématiques les caractéristiques biophysiques ou techniques qui rendent impossible l'intensification de certaines régions. Cela permet d'éviter de considérer des scénarios impossibles du seul fait des caractéristiques du milieu naturel. Cela rendra peut-être plus facile des échanges avec les différents acteurs sur les résultats produits.

Critère de biodiversité reconnu au niveau communautaire

Le choix du critère de biodiversité est toujours arbitraire et sujet à discussion (Fischer et al. 2014). Nous avons expliqué dans l'introduction en quoi les critères de biodiversité mis en avant par Phalan et al. (2011, voir 1.2.3), et par Teillard et al. (2016, voir 1.3.4) nous paraissaient particulièrement discutables. Nous avons choisi notre critère de biodiversité en cohérence avec l'un des indicateurs d'état des ressources naturelles élaborés au niveau communautaire au cours de l'opération IRENA (Indicator Reporting on the Integration of Environmental Concerns into Agriculture Policy).

6.5 Réflexions sur les métriques utilisées

6.5.1 La nécessité d'aller au-delà de la richesse spécifique pour évaluer des mesures destinées à favoriser la biodiversité

Nos résultats (chapitre 3) confirment l'incapacité d'indicateurs de biodiversité locale comme la richesse spécifique à rendre compte de phénomènes d'homogénéisation biotique (Devictor and Robert 2009; Filippi-Codaccioni et al. 2010b). Aucun des indicateurs de biodiversité locale testés ne permettait de détecter d'impact de la production animale intensive sur les communautés d'oiseaux (chapitre 3), alors que les résultats ultérieurs ont conclu que les régions d'élevage intensif ont un potentiel très faible pour héberger les

oiseaux agricoles (chapitre 5). Le choix de métriques de biodiversité est toujours arbitraire (Fischer et al. 2014) et pose d'importants problèmes épistémologiques qui dépassent de loin la portée de ce travail.

Les études qui évaluent l'impact de mesures visant à favoriser la biodiversité en milieu agricole utilisent généralement la richesse spécifique comme métrique de biodiversité (par exemple Tuck et al. 2014; Batáry et al. 2015; Cormont et al. 2016). Cela conduit souvent au choix de mesures qui favorisent les espèces généralistes, plus nombreuses. Par exemple, l'effet bénéfique de haies sur la richesse spécifiques des oiseaux (Morelli 2013) a mené à la mise en place de subventions de PAC pour encourager la plantation de haies, jugées favorables à la biodiversité. Dans les régions d'élevage extensif, la plantation de haies peut pourtant nuire aux oiseaux spécialistes des prairies (Besnard and Secondi 2014).

Les mesures conçues pour répondre aux besoins d'espèces vulnérables sont généralement plus efficaces que les mesures à visée générale (Pywell et al. 2012). Nos résultats suggèrent la nécessité de cibler des espèces différentes dans chaque région : les spécialistes des cultures et des milieux mixtes dans les régions spécialisées en grandes cultures, et les spécialistes des prairies dans les régions d'élevage extensif.

6.5.2 Les risques liés à l'utilisation de métriques agrégées

En présence de plusieurs produits agricoles de différentes natures, Phalan et al. (2011) conseillent de les agréger en utilisant la valeur énergétique de la production, ou le profit généré. Nos résultats (chapitre 4) montrent que la relation entre métrique agrégée de production agricole et descripteurs des communautés d'oiseaux dépend de la méthode d'agrégation, et en particulier du poids relatif donné aux produits végétaux et animaux. La valeur énergétique donne une grande importance à la production végétale, puisque la production végétale contribue à plus de 95% de la valeur énergétique totale de la production. C'est pour cela que pour tous les descripteurs des communautés d'oiseaux, la relation avec la valeur énergétique totale était similaire à celle avec la production végétale. La valeur monétaire de la production dépend presque à parts égales des productions animales et végétales. Cela explique peut-être pourquoi pour la plupart des descripteurs des communautés d'oiseaux, aucune relation avec la valeur de la production n'a été détectée.

On connaît depuis longtemps l'importance des pondérations utilisées pour agréger différents indicateurs, et la perte d'information liée à cette agrégation est reconnue en sciences environnementales (Niemeijer 2002; Morse and Fraser 2005) et dans d'autres domaines (Grupp and Mogee 2004; van den Bergh and van Veen-Groot 2014). Dans le cas de la production agricole, il y a peu de prise de conscience vis-à-vis des risques liés à l'agrégation, en particulier dans la littérature sur les services écosystémiques.

6.6 Limites et utilisation des résultats obtenus

6.6.1 Limites méthodologiques

Ce travail de thèse repose sur l'observation de corrélations à grande échelle entre variables agricoles et données d'observation d'oiseaux. Il est toujours dangereux d'utiliser comme ici des corrélations spatiales pour prédire l'impact de changements temporels (Bonthoux et al. 2012). Les relations fonctionnelles testées sont relativement simples, les catégories d'usage des sols volontairement limitées pour réduire le nombre de variables de décision. Les populations d'oiseaux sont considérées de façon statique et non pas dynamique, ce qui peut poser un problème si les populations ne sont pas à l'équilibre. Toutes les variables agricoles sont calculées au grain Petite Région Agricole, et les populations d'oiseaux sont supposées être régulées à cette échelle-là. Les relations fonctionnelles utilisées pour modéliser les densités d'oiseaux dans les PRA situées aux plus hautes latitudes reposent sur de l'extrapolation, puisque nous avons peu de données dans les PRA les plus au nord. Enfin, les relations fonctionnelles sur lesquelles repose le modèle utilisé dans le chapitre 5 n'ont pas été validées sur des données indépendantes, et nous ne proposons pas d'analyse d'incertitude.

Il aurait été préférable de quantifier l'incertitude dite épistémique (Regan et al. 2002) c'est-à-dire l'incertitude qui peut être mesurée. Celle-ci peut être due entre autres aux données disponibles ou au modèle utilisé pour représenter la réalité. Dans le premier cas, il aurait fallu quantifier les biais et les incertitudes liés à la collecte des données agricoles ou aux observations d'oiseaux, ainsi que l'incertitude additionnelle générée par le processus d'estimation des données agricoles manquantes. Dans le second cas, il aurait fallu considérer plusieurs types de relations fonctionnelles (notamment des relations mettant en jeu d'autres variables que les variables choisies a priori comme variables de décision), les classer selon leur probabilité conditionnelle étant donné les observations, et considérer les prédictions des modèles les plus probables (vision bayésienne). Ce travail aurait représenté une charge de travail supplémentaire importante qui n'était pas possible dans le temps disponible pour cette thèse. Cela aurait aussi complexifié le travail d'optimisation. Cela

aurait néanmoins été utile pour mettre en perspectives les résultats obtenus, et pourrait donc constituer la suite de ce travail.

6.6.2 Portée

Ce travail de thèse explore les compromis entre production animale, production végétale et abondances d'oiseaux spécialistes agricoles dans un contexte très complexe où la prise de décision fait intervenir de multiples acteurs à différentes échelles et doit répondre à des enjeux multiples. Il est basé sur l'observation des corrélations existantes et ne peut donc pas permettre d'envisager les conséquences de pratiques innovantes (par exemple intensification écologique ou agroécologie). Les résultats présentés n'ont pas vocation à guider directement la décision publique mais plutôt à stimuler la réflexion sur le ciblage de mesures pour la protection des oiseaux agricoles.

6.7 Perspectives:

6.7.1 Améliorations dans la construction de scénarios

Cibles de production

Nous avons choisi comme cible de production le niveau actuel de production, et nous n'avons considéré que des scénarios sans retournement des prairies permanentes actuels. Ces deux choix vont à l'encontre des tendances actuelles qui sont à la baisse pour les surfaces en prairies permanentes (Agreste - MAAF 2014a) et pour la consommation de viande de boucherie et de produits laitiers (Agreste 2008; Hébel 2012). Parmi toutes les allocations d'usage des sols agricoles que nous avons simulées, le plus haut niveau de notre indicateur de biodiversité (+17%) était atteint pour des niveaux de production plus faibles que les niveaux de référence (13% plus faible pour la production animale, et 21% plus faible pour la production végétale). Il serait intéressant de d'explorer dans des scénarios les conséquences possibles de la tendance des consommateurs à s'interroger sur leur consommation de viande.

Changement climatique

Nos scénarios ne prennent pas du tout en compte le changement climatique, qui risque pourtant d'avoir un impact majeur sur les communautés d'oiseaux (Princé et al. 2013) et sur l'activité agricole. Il serait intéressant de déterminer comment la prise en compte du changement climatique modifie les stratégies optimales. Cela pourrait se faire en intégrant les conséquences des scénarios du GIEC sur les variables climatiques utilisées dans les relations fonctionnelles.

Échelle d'optimisation

Nous avons effectué l'optimisation au niveau national. Le modèle pourrait être adapté pour considérer des stratégies de conciliation entre production et biodiversité à l'échelle d'une région administrative (par exemple la Bretagne) ou du périmètre d'un territoire géré par un dispositif inter-régional (par exemple le Massif Central).

6.7.2 Élargir à d'autres taxa

La richesse spécifique des oiseaux agricoles étant généralement peu corrélée avec la richesse spécifique d'autres taxa comme les plantes ou les papillons (Ekroos et al. 2013), il serait intéressant de savoir si les réponses à l'intensification agricole de la richesse spécifique ou d'indices comme l'indice de spécialisation des communautés ou les abondances de spécialistes d'un habitat en particulier sont plus cohérentes entre taxa, et dans quelle mesure les solutions révélées par le travail présenté ici permettraient aussi de conserver d'autres groupes taxonomiques. Si suffisemment de taxa peuvent être échantillonnés, cela pourrait donner lieu à une approche de diversité taxonomique cumulée (Allan et al. 2014).

6.7.3 Envisager des compromis multi-enjeux au-delà des compromis production/ biodiversité

Les résultats obtenus permettent de mieux comprendre les conflits entre production et oiseaux agricoles, mais la meilleure stratégie semble répondre de manière inadéquate aux enjeux réels beaucoup plus divers auxquels est confrontée l'agriculture française. Il serait intéressant de modéliser aussi les externalités causées par le système, par exemple les fuites de nitrates, les émissions de gaz à effet de serre, la disparition locale de pollinisateurs ou d'ennemis naturels des ravageurs des cultures, afin de pouvoir visualiser des compromis plus complexes entre production agricole, biodiversité, et ces autres enjeux.

Qualité de l'eau

L'agriculture a un rôle important dans la qualité des eaux de surface et des nappes phréatiques, en particulier à cause des impacts négatifs sur ces eaux de fuites de nitrates, de phosphores ou de pesticides. Comme nous l'avons indiqué ci-dessus (en 6.3.2), la stratégie optimale indiquée par notre modèle préconisait une intensification en production animale dans l'ouest de la France, ce qui aurait vraisemblablement des répercussions graves sur les écosystèmes des rivières et des côtes bretonnes, et sur les nappes phréatiques.

Émissions de gaz à effet de serre

L'agriculture est responsable de 21% des émissions nettes de gaz à effet de serre en France (MEDDE 2013). Étant donnés ses engagements en matière de réduction des émissions, la France désire limiter les émissions de ce secteur (MEDDE 2013).

Fourniture par les oiseaux de services écosystémiques

Il serait très intéressant de visualiser les compromis entre production, biodiversité à l'échelle nationale (FBI), et fourniture de services (ou dis-services) écosystémiques. Un indicateur de potentiel de contrôle des ravageurs (arthropodes phytophages ou ravageurs vertébrés) pourrait par exemple être établi à partir des traits fonctionnels des espèces présentes. Il devrait aussi être possible d'établir un indicateur de service culturel basé sur la probabilité pour un promeneur d'entendre un chant jugé attractif pour les humains (pour une métrique d'attractivité des chants d'oiseaux, voir Blackburn et al. 2014).

Fourniture par d'autres espèces de services écosystémiques

Au-delà des oiseaux, les pratiques agricoles ont un impact important sur de nombreuses autres espèces fournissant des services écosystémiques. Par exemple, le Féon et al. (2010) ont observé que les abeilles sauvages étaient particulièrement vulnérables à l'intensification de l'élevage. Ils attribuent cette vulnérabilité à une pauvreté des ressources en fleurs dans les régions d'élevage intensif.

VII. Conclusion

Au cours de cette thèse, nous avons montré que l'intensification de la production animale n'avait pas les mêmes impacts sur les communautés d'oiseaux que la production végétale, et que les espèces visées par les mesures de protection et les types de mesures ne pouvaient être les mêmes dans les régions à dominante animale et les régions à dominante végétale. Les mesures pour conserver les espèces spécialistes des milieux mixtes ou des grandes cultures étaient plus efficaces dans les régions à dominante végétale alors que les régions d'élevage extensif avaient le meilleur potentiel pour la conservation des oiseaux prairiaux. Les régions d'élevage intensif étaient favorables à peu d'oiseaux mais contribuaient de façon importante à la production.

Ces résultats ont montré qu'il était possible de modéliser à grande échelle l'impact de l'utilisation du sol et de l'intensité sur la production agricole et la biodiversité, et d'utiliser des techniques d'optimisation pour révéler des stratégies théoriquement optimales. Ils posent la question de la confiance qu'on peut avoir dans les stratégies ainsi révélées, de leur acceptabilité sociale, et des objectifs sociétaux que nous voulons nous donner.

Références utilisées dans la discussion et la conclusion

AGPM - Maiz'Europ, 2014. Communiqué de presse : Plan Ecophyto et monoculture de maïs. http://www.maizeurop.com/communique00012998.php . Accessed 8 Jul 2016

Agreste, 2008. Les Français boudent les produits laitiers. Agreste Primeur.

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective, 2014a. Enquête Pratiques culturales 2011 Principaux résultats. Doss.

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective, 2014b. La statistique, l'évaluation et la prospective agricole [WWW Document]. URL http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/ (accessed 10.15.14).

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective, 2013. Les indicateurs de fréquence de traitement (IFT) en 2011. Doss.

Allan E, Bossdorf O, Dormann CF, et al (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. PNAS 111:308–313. doi: 10.1073/pnas.1312213111

Batáry, P., Dicks, L.V., Kleijn, D., Sutherland, W.J., 2015. The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. Conserv. Biol. 29, 1006–1016. doi:10.1111/cobi.12536

Berlizot, T., Lhermitte, S., 2015. Quelle ambition pour la filière betterave-sucre française dans la perspective de la fin des quotas européens ? (No. 15016). MAAF/CGAER.

Besnard, A.G., Secondi, J., 2014. Hedgerows diminish the value of meadows for grassland birds: Potential conflicts for agri-environment schemes. Agric. Ecosyst. Environ. 189, 21–27. doi:10.1016/j.agee.2014.03.014

Blackburn, T.M., Su, S., Cassey, P., 2014. A Potential Metric of the Attractiveness of Bird Song to Humans. Ethology 120, 305–312. doi:10.1111/eth.12211

Bonthoux, S., Barnagaud, J.-Y., Goulard, M., Balent, G., 2012. Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. Oecologia 172, 563–574. doi:10.1007/s00442-012-2498-2

Brotons, L., Wolff, A., Paulus, G., Martin, J.-L., 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. Biol. Conserv. 124, 407–414. doi:10.1016/j.biocon.2005.01.046

Butsic, V., Kuemmerle, T., 2015. Using optimization methods to align food production and biodiversity conservation beyond land sharing and land sparing. Ecol. Appl. 25, 589–595. doi:10.1890/14-1927.1

Chiron, F., Filippi-Codaccioni, O., Jiguet, F., Devictor, V., 2010. Effects of non-cropped landscape diversity on spatial dynamics of farmland birds in intensive farming systems. Biol. Conserv. 143, 2609–2616. doi:10.1016/j.biocon.2010.07.003

Cormont, A., Siepel, H., Clement, J., Melman, T.C.P., WallisDeVries, M.F., van Turnhout, C.A.M., Sparrius, L.B., Reemer, M., Biesmeijer, J.C., Berendse, F., de Snoo, G.R., 2016. Landscape complexity and farmland biodiversity: Evaluating the CAP target on natural elements. J. Nat. Conserv. 30, 19–26. doi:10.1016/j.jnc.2015.12.006

Devictor, V., Jiguet, F., 2007. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. Agric. Ecosyst. Environ. 120, 179–184. doi:10.1016/j.agee.2006.08.013

Devictor, V., Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. Divers. Distrib. 15, 122–130. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00510.x

DRAAF de Bretagne, 2015. Mémento de la statistique agricole. 13 pages.

Driscoll, D.A., Banks, S.C., Barton, P.S., Lindenmayer, D.B., Smith, A.L., 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. Trends Ecol. Evol. 28, 605–613. doi:10.1016/j.tree.2013.06.010

Ekroos, J., Kuussaari, M., Tiainen, J., Heliola, J., Seimola, T., Helenius, J., 2013. Correlations in species richness between taxa depend on habitat, scale and landscape context. Ecol. Indic. 34, 528–535. doi:10.1016/j.ecolind.2013.06.015

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J., Julliard, R., 2010a. Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. Biol. Conserv. 143, 883–890. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.035

Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R., 2010b. Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. Biol. Conserv. 143, 1493–1500. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.031

Fischer, J., Abson, D.J., Butsic, V., Chappell, M.J., Ekroos, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Smith, H.G., von Wehrden, H., 2014. Land Sparing Versus Land Sharing: Moving Forward. Conserv. Lett. 7, 149–157. doi:10.1111/conl.12084

Grau, R., Kuemmerle, T., Macchi, L., 2013. Beyond "land sparing versus land sharing": environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. Curr. Opin. Environ. Sustain., Human settlements and industrial systems 5, 477–483. doi:10.1016/j.cosust.2013.06.001

Hébel, P., 2012. Evolution de la consommation de viande en France: les nouvelles données de l'enquête CCAF 2010.

Jules, E.S., Shahani, P., 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. J. Veg. Sci. 14, 459–464. doi:10.1111/j.1654-1103.2003.tb02172.x

Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. Annu. Rev. Entomol. 45, 175–201. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.175

Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. Agric. Ecosyst. Environ., Special section Harvested perennial grasslands: Ecological models for farming's perennial future 137, 143–150. doi:10.1016/j.agee.2010.01.015

Leterrier, A., 2015. Le verdissement PAC avec la certification maïs [WWW Document]. AGRI 79 Inf. URL http://agri79.reussir.fr/actualites/le-verdissement-pac-avec-la-certification-mais:RR5URERS.html (accessed 6.25.16).

MEEM, 2013. Algues vertes en Bretagne : Historique et chiffres clés - Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer [WWW Document]. URL http://www.developpement-durable.gouv.fr/Les-nitrates-et-les-algues-vertes,17843.html (accessed 7.7.16).

Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, 2016. Paiements découplés – paiement « vert » | Alim'agri [WWW Document]. URL http://agriculture.gouv.fr/paiements-decouples-paiement-vert (accessed 9.3.16).

Ministère de l'Écologie, du Développement durable, et de l'Energie, 2013. Rapport de la France au titre du paragraphe 2 de l'article 3 de la décision n°280/2004/CE du parlement européen et du Conseil du 11 février 2004 [WWW Document]. URL http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/Fr_RMS_2013__.pdf (accessed 9.4.16).

Morelli, F., 2013. Quantifying Effects of Spatial Heterogeneity of Farmlands on Bird Species Richness by Means of Similarity Index Pairwise. Int. J. Biodivers. 2013, e914837. doi:10.1155/2013/914837

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., 2012. Different policy scenarios to promote various targets of biodiversity. Ecol. Indic. 14, 209–221. doi:10.1016/j.ecolind.2011.08.012

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., Allaire, G., Leger, F., 2011. Bio economic modeling for a sustainable management of biodiversity in agricultural lands. Ecol. Econ. 70, 617–626. doi:10.1016/j.ecolecon.2010.12.006

Mouysset, L., Doyen, L., Pereau, J.-C., Jiguet, F., 2015. Benefits and costs of biodiversity in agricultural public policies (Post-Print). HAL.

Murphy, H.T., Lovett-Doust, J., 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? Oikos 105, 3–14. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12754.x

Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F., Scott, A.V., 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. Science 344, 1090–1092. doi:10.1126/science.1253425

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. Science 333, 1289–1291. doi:10.1126/science.1208742

Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., 2013. Predicting the fate of French bird communities under agriculture and climate change scenarios. Environ. Sci. Policy 33, 120–132. doi:10.1016/j.envsci.2013.04.009

Pywell, R.F., Heard, M.S., Bradbury, R.B., Hinsley, S., Nowakowski, M., Walker, K.J., Bullock, J.M., 2012. Wildlife-friendly farming benefits rare birds, bees and plants. Biol. Lett. 8, 772–775. doi:10.1098/rsbl.2012.0367

Regan, H.M., Colyvan, M., Burgman, M.A., 2002. A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. Ecol. Appl. 12, 618–628.

Teillard, F., Doyen, L., Dross, C., Jiguet, F., Tichit, M., 2016. Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. Reg. Environ. Change. doi:10.1007/s10113-016-0947-x

Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. PLoS ONE 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674

Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnstrom, J., Turnbull, L.A., Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. J. Appl. Ecol. 51, 746–755. doi:10.1111/1365-2664.12219

VIII. Littérature générale

AGPM - Maiz'Europ, 2014. Communiqué de presse : Plan Ecophyto et monoculture de maïs. http://www.maizeurop.com/communique00012998.php . Accessed 8 Jul 2016

Agreste (2008) Les Français boudent les produits laitiers.

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective (2014a) La statistique, l'évaluation et la prospective agricole. http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/. Accessed 15 Oct 2014

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective (2013) Les indicateurs de fréquence de traitement (IFT) en 2011.

Agreste -Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Service de la statistique et de la prospective (2014b) Enquête Pratiques culturales 2011 Principaux résultats.

Allan BF, Langerhans RB, Ryberg WA, et al (2009) Ecological correlates of risk and incidence of West Nile virus in the United States. Oecologia 158:699–708. doi: 10.1007/s00442-008-1169-9

Allan E, Bossdorf O, Dormann CF, et al (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. PNAS 111:308–313. doi: 10.1073/pnas.1312213111

Anonyme (2007) Le tourteau de colza, source de qualité pour vos de protéines bovins.

ANSES (2013) Ciqual French food composition table version 2013. https://pro.anses.fr/TableCIQUAL/index.htm. Accessed 25 Jun 2014

Arponen A, Heikkinen RK, Paloniemi R, et al (2013) Improving conservation planning for semi-natural grasslands: Integrating connectivity into agri-environment schemes. Biol Conserv 160:234–241. doi: 10.1016/j.biocon.2013.01.018

Aubertin C, Rodary E (eds) (2008) Aires protégées, espaces durables ? IRD éd., Marseille, France

Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, et al (2011) Has the Earth/'s sixth mass extinction already arrived? Nature 471:51–57. doi: 10.1038/nature09678

Barton K (2014) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.10.5.

Bartuszevige AM, Gorchov DL (2006) Avian Seed Dispersal of an Invasive Shrub. Biol Invasions 8:1013–1022. doi: 10.1007/s10530-005-3634-2

Bas Y, Renard M, Jiguet F (2009) Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. Agric Ecosyst Environ 134:143–147. doi: 10.1016/j.agee.2009.06.006

Batáry P, Dicks LV, Kleijn D, Sutherland WJ (2015) The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. Conserv Biol 29:1006–1016. doi: 10.1111/cobi.12536

Berlizot T, Lhermitte S (2015) Quelle ambition pour la filière betterave-sucre française dans la perspective de la fin des quotas européens ? MAAF/CGAER

Besnard AG, Secondi J (2014) Hedgerows diminish the value of meadows for grassland birds: Potential conflicts for agri-environment schemes. Agric Ecosyst Environ 189:21–27. doi: 10.1016/j.agee.2014.03.014

Beus CE, Dunlap RE (1990) Conventional versus Alternative Agriculture: The Paradigmatic Roots of the Debate. Rural Sociol 55:590–616. doi: 10.1111/j.1549-0831.1990.tb00699.x

Beus CE, Dunlap RE (1992) The Alternative-Conventional Agriculture Debate: Where Do Agricultural Faculty Stand? 1. Rural Sociol 57:363–380.

Bivand R, Hauke J, Kossowski T (2013) Computing the Jacobian in Gaussian Spatial Autoregressive Models: An Illustrated Comparison of Available Methods. Geogr Anal 45:150–179. doi: 10.1111/gean.12008

Blackburn TM, Su S, Cassey P (2014) A Potential Metric of the Attractiveness of Bird Song to Humans. Ethology 120:305–312. doi: 10.1111/eth.12211

Boatman ND, Brickle NW, Hart JD, et al (2004) Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. Ibis 146:131–143. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00347.x

Bommarco R, Kleijn D, Potts SG (2013) Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. Trends Ecol Evol 28:230–238. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.012

Bonjean L-B (1861) Rapport sur diverses pétitions demandant des mesures protectrices des oiseaux utiles à l'agriculture. impr. C. Lahure, Paris, France

Bonthoux S, Barnagaud J-Y, Goulard M, Balent G (2012) Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. Oecologia 172:563–574. doi: 10.1007/s00442-012-2498-2

Botta-Dukát Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. J Veg Sci 16:533–540.

Brotons L, Wolff A, Paulus G, Martin J-L (2005) Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. Biol Conserv 124:407–414. doi: 10.1016/j.biocon.2005.01.046

Bucher EH, Bocco PJ (2009) Reassessing the importance of granivorous pigeons as massive, long-distance seed dispersers. Ecology 90:2321–2327. doi: 10.1890/08-2077.1

Butsic V, Kuemmerle T (2015) Using optimization methods to align food production and biodiversity conservation beyond land sharing and land sparing. Ecol Appl 25:589–595. doi: 10.1890/14-1927.1

Calba S, Maris V, Devictor V (2014) Measuring and explaining large-scale distribution of functional and phylogenetic diversity in birds: separating ecological drivers from methodological choices: Functional and phylogenetic diversity of bird assemblages. Glob Ecol Biogeogr 23:669–678. doi: 10.1111/geb.12148

Cantelaube P, Carles M (2015) Le registre parcellaire graphique : des données géographiques pour décrire la couverture du sol agricole. Cah. Tech. INRA 58–64.

Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486:59–67. doi: 10.1038/nature11148

Cavailhès J, Bonnemaire J, Raichon C (1987) Caractères régionaux de l'histoire de l'élevage en France. INRA, Versailles, France

Chan KMA, Satterfield T, Goldstein J (2012) Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. Ecol Econ 74:8–18. doi: 10.1016/j.ecolecon.2011.11.011

Chao A, Chiu C-H, Jost L (2014) Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. Annu Rev Ecol Evol Syst 45:297–324. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540

Charpentier A (2015) Insights from life history theory for an explicit treatment of trade-offs in conservation biology. Conserv Biol n/a-n/a. doi: 10.1111/cobi.12442

Chiron F, Chargé R, Julliard R, et al (2014) Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. Agric Ecosyst Environ 185:153–160. doi: 10.1016/j.agee.2013.12.013

Chiron F, Filippi-Codaccioni O, Jiguet F, Devictor V (2010) Effects of non-cropped landscape diversity on spatial dynamics of farmland birds in intensive farming systems. Biol Conserv 143:2609–2616. doi: 10.1016/j.biocon.2010.07.003

Clavel J, Julliard R, Devictor V (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? Front Ecol Environ 9:222–228. doi: 10.1890/080216

Coelli, T., Rao, D.S., O'Donnell, C., Battese, G. (Eds.), 2005. An introduction to efficiency and productivity analysis, 2nd ed. ed. Springer, New York. 356 pages.

Collen B, Loh J, Whitmee S, et al (2009) Monitoring Change in Vertebrate Abundance: the Living Planet Index. Conserv Biol 23:317–327. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01117.x

Concepción ED, Díaz M, Kleijn D, et al (2012) Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. J Appl Ecol 49:695–705. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x

Cormont A, Siepel H, Clement J, et al (2016) Landscape complexity and farmland biodiversity: Evaluating the CAP target on natural elements. J Nat Conserv 30:19–26. doi: 10.1016/j.jnc.2015.12.006

Craine JM, Reich PB, David Tilman G, et al (2003) The role of plant species in biomass production and response to elevated CO2 and N. Ecol Lett 6:623–625.

de Heer M, Kapos V, ten Brink BJE (2005) Biodiversity trends in Europe: development and testing of a species trend indicator for evaluating progress towards the 2010 target. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 360:297–308. doi: 10.1098/rstb.2004.1587

Dengler J, Janišová M, Török P, Wellstein C (2014) Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. Agric Ecosyst Environ 182:1–14. doi: 10.1016/j.agee.2013.12.015

Desquilbet M, Dorin B, Couvet D (2013) Land sharing vs. land sparing for biodiversity: How agricultural markets make the difference. Toulouse School of Economics (TSE)

Devictor V, Jiguet F (2007) Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. Agric Ecosyst Environ 120:179–184. doi: 10.1016/j.agee.2006.08.013

Devictor V, Julliard R, Clavel J, et al (2008) Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. Glob Ecol Biogeogr 17:252–261. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x

Devictor V, Mouillot D, Meynard C, et al (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world: Spatial mismatch between diversity facets. Ecol Lett no-no. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x

Devictor V, Robert A (2009) Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. Divers Distrib 15:122–130. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00510.x

Devun J, Guinot C (2012) Alimentation des bovins : Rations moyennes et autonomie alimentaire. Institut de l'Elevage. 43 pages.

Diamond JM (1975) The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. Biol Conserv 7:129–146.

Díaz S, Lavorel S, de Bello F, et al (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proc Natl Acad Sci 104:20684–20689.

Domingues, J.P., Gameiro, A.H., Bonaudo, T. Gabrielle, B., Tichit, M., 2016. Livestock farming system diversity and resource use efficiency – What the history tells for France? Presentation at the 67th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science Belfast UK

Donald PF, Evans AD (2006) Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. J Appl Ecol 43:209–218. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01146.x

Donald PF, Gree RE, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc Biol Sci 268:25–29. doi: 10.1098/rspb.2000.1325

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 116:189–196. doi: 10.1016/j.agee.2006.02.007

Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, et al (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography 30:609–628. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x

Doxa A, Paracchini ML, Pointereau P, et al (2012) Preventing biotic homogenization of farmland bird communities: The role of High Nature Value farmland. Agric Ecosyst Environ 148:83–88. doi: 10.1016/j.agee.2011.11.020

DRAAF de Bourgogne - Franche Comté (2014) Bovins charolais destinés à l'engraissement : moyennes annuelles des cotations. http://draaf.bourgogne-franche-comte.agriculture.gouv.fr/IMG/xls/Serie_longue_Cotations_moyennes_annuelles_Bovins_Engraiss-_Charolais_cle82dbbc.xls. Accessed 4 Jul 2016

DRAAF de Bretagne (2015) Mémento de la statistique agricole. 13 pages.

Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. J Stat Softw 22:1–20.

Driscoll DA, Banks SC, Barton PS, et al (2013) Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. Trends Ecol Evol 28:605–613. doi: 10.1016/j.tree.2013.06.010

Dross C, Princé K, Jiguet F, Tichit M (submitted to Agriculture, Ecosystems & Environment) Bird communities are dominated by habitat generalists in intensive livestock production farmland areas and by habitat specialists in intensive crop production farmland areas (chapter 4 of this work)

Durant D, Tichit M, Kernéïs E, Fritz H (2007) Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives—a review. Biodivers Conserv 17:2275–2295. doi: 10.1007/s10531-007-9310-3

Ekroos J, Kuussaari M, Tiainen J, et al (2013) Correlations in species richness between taxa depend on habitat, scale and landscape context. Ecol Indic 34:528–535. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.06.015

Ekroos J, Olsson O, Rundlof M, et al (2014) Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? Biol Conserv 172:65–71. doi: 10.1016/j.biocon.2014.02.013

FAO (2003) Les bilans alimentaires --Manuel.

Feld CK, Martins da Silva P, Paulo Sousa J, et al (2009) Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. Oikos 118:1862–1871. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17860.x

Feld CK, Sousa JP, Silva PM da, Dawson TP (2010) Indicators for biodiversity and ecosystem services: towards an improved framework for ecosystems assessment. Biodivers Conserv 19:2895–2919. doi: 10.1007/s10531-010-9875-0

Filippi-Codaccioni O, Devictor V, Bas Y, et al (2010a) Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. Biol Conserv 143:883–890. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.035

Filippi-Codaccioni O, Devictor V, Bas Y, Julliard R (2010b) Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. Biol Conserv 143:1493–1500. doi: 10.1016/j.biocon.2010.03.031

Fischer J, Abson DJ, Butsic V, et al (2014) Land Sparing Versus Land Sharing: Moving Forward. Conserv Lett 7:149–157. doi: 10.1111/conl.12084

Flamant J-C (2010) Une brève histoire des transformations de l'agriculture au 20è siècle.

Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, et al (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. Ecol Lett 12:22–33. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x

Ford C (2004) Nature, Culture and Conservation in France and Her Colonies, 1840-1940. Past Present 173–198.

Franklin JF, Lindenmayer DB (2009) Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. Proc Natl Acad Sci 106:349–350. doi: 10.1073/pnas.0812016105

Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. Ecology 89:1223–1231. doi: 10.1890/06-2091.1

Gibbons D, Morrissey C, Mineau P (2015) A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. Environ Sci Pollut Res 22:103–118. doi: 10.1007/s11356-014-3180-5

Girard J, Baril A, Mineau P, Fahrig L (2012) Foraging habitat and diet of Song Sparrows (Melospiza melodia) nesting in farmland: a stable isotope approach. Can J Zool 90:1339–1350. doi: 10.1139/z2012-103

Grau R, Kuemmerle T, Macchi L (2013) Beyond "land sparing versus land sharing": environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. Curr Opin Environ Sustain 5:477–483. doi: 10.1016/j.cosust.2013.06.001

Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JPW, Balmford A (2005) Farming and the Fate of Wild Nature. Science 307:550–555. doi: 10.1126/science.1106049

Gregory RD, van Strien A (2010) Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. Ornithol Sci 9:3–22.
Haberl H, Erb KH, Krausmann F, et al (2007) Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. Proc Natl Acad Sci 104:12942–12947.
Haberl H, Plutzar C, Erb K-H, et al (2005) Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. Agric Ecosyst Environ 110:119–131. doi: 10.1016/j.agee.2005.03.009
Haberl H, Schulz NB, Plutzar C, et al (2004) Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. Agric Ecosyst Environ 102:213–218. doi: 10.1016/j.agee.2003.07.004
Hallmann CA, Foppen RPB, van Turnhout CAM, et al (2014) Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. Nature 511:341–343. doi: 10.1038/nature13531
Hamonville JCLT (1898) Atlas de poche des oiseaux de France, Belgique et Suisse, utiles ou nuisibles. P. Klincksieck, Paris, France
Haurez P (2002) Utilisation des protéagineux dans l'alimentation des bovins viande.
Hébel P (2012) Evolution de la consommation de viande en France: les nouvelles données de l'enquête CCAF 2010.
Henckel L, Börger L, Meiss H, et al (2015) Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. Proc R Soc B 282:20150002. doi: 10.1098/rspb.2015.0002
Hinsley S., Bellamy P. (2000) The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. J Environ Manage 60:33–49. doi: 10.1006/jema.2000.0360
Höcherl N, Siede R, Illies I, et al (2012) Evaluation of the nutritive value of maize for honey bees. J Insect Physiol 58:278–285. doi: 10.1016/j.jinsphys.2011.12.001
Hodgson JA, Kunin WE, Thomas CD, et al (2010) Comparing organic farming and land sparing: optimizing yield and butterfly populations at a landscape scale. Ecol Lett 13:1358–1367. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01528.x
Holland JM, Hutchison M, Smith B, Aebischer N (2006) A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. Ann Appl Biol 148:49–71. doi: 10.1111/j.1744-7348.2006.00039.x
Holmes RJ, Froud-Williams RJ (2005) Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. Agric Ecosyst Environ 105:23–27. doi: 10.1016/j.agee.2004.06.005
Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Kleijn D, Tscharntke T (2007) Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. J Appl Ecol 44:41–49. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x
Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, et al (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature 486:105–108. doi: 10.1038/nature11118
Hooper DU, Chapin Iii FS, Ewel JJ, et al (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol Monogr 75:3–35.
Horrocks CA, Heal KV, Harvie B, et al (2016) Can species-rich grasslands be established on former intensively managed arable soils? Agric Ecosyst Environ 217:59–67. doi: 10.1016/j.agee.2015.10.015
House GJ, Parmelee RW (1985) Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. Soil Tillage Res 5:351–360. doi: 10.1016/S0167-1987(85)80003-9
Hulme PE (2002) Seed-eaters: Seed Dispersal, Destruction and Demography. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Wallingford, Oxon, UK, Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord, pp 257–173

Inger R, Gregory R, Duffy JP, et al (2014) Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. Ecol Lett n/a-n/a. doi: 10.1111/ele.12387
Insee (2015) Population - Évolution de la population. http://www.insee.fr/fr/themes/document.asp?ref_id=T12F031. Accessed 23 Sep 2015
Isbell F, Calcagno V, Hector A, et al (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. Nature 477:199–202. doi: 10.1038/nature10282
Jeliazkov A, Mimet A, Chargé R, et al (2016) Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. Agric Ecosyst Environ 216:9–22. doi: 10.1016/j.agee.2015.09.017
Jiguet F, Devictor V, Julliard R, Couvet D (2012) French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecologica 44:58–66. doi: 10.1016/j.actao.2011.05.003
Jiguet F, Gadot A-S, Julliard R, et al (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Glob Change Biol 13:1672–1684. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x
Jules ES, Shahani P (2003) A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. J Veg Sci 14:459–464. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02172.x
Julliard R, Jiguet F, Couvet D (2004) Common birds facing global changes: what makes a species at risk? Glob Change Biol 10:148–154. doi: 10.1111/j.1365-2486.2003.00723.x
Kamp J, Urazaliev R, Balmford A, et al (2015) Agricultural development and the conservation of avian biodiversity on the Eurasian steppes: a comparison of land-sparing and land-sharing approaches. J Appl Ecol 52:1578–1587. doi: 10.1111/1365-2664.12527
Kampmann D, Lüscher A, Konold W, Herzog F (2012) Agri-environment scheme protects diversity of mountain grassland species. Land Use Policy 29:569–576. doi: 10.1016/j.landusepol.2011.09.010

Kaplan JO, Krumhardt KM, Zimmermann N (2009) The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. Quat Sci Rev 28:3016–3034. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.09.028
Kleijn D, Kohler F, Baldi A, et al (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. Proc R Soc B Biol Sci 276:903–909. doi: 10.1098/rspb.2008.1509
Kleijn D, Sutherland WJ (2003) How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? J Appl Ecol 40:947–969. doi: 10.1111/j.1365-2664.2003.00868.x
Krausmann F, Erb K-H, Gingrich S, et al (2013) Global human appropriation of net primary production doubled in the 20th century. Proc Natl Acad Sci 110:10324–10329. doi: 10.1073/pnas.1211349110
Kremen C (2005) Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? Ecol Lett 8:468–479. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x
Kremen C (2015) Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. Ann N Y Acad Sci n/a-n/a. doi: 10.1111/nyas.12845
Kronenberg J (2014) What can the current debate on ecosystem services learn from the past? Lessons from economic ornithology. Geoforum 55:164–177.
Labuschagne L, Swanepoel LH, Taylor PJ, et al (2016) Are avian predators effective biological control agents for rodent pest management in agricultural systems? Biol Control 101:94–102. doi: 10.1016/j.biocontrol.2016.07.003
Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. Annu Rev Entomol 45:175–201. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.175
Law EA, Wilson KA (2015) Providing context for the land-sharing and land-sparing debate. Conserv Lett n/a-n/a. doi: 10.1111/conl.12168

Le Féon V, Schermann-Legionnet A, Delettre Y, et al (2010) Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. Agric Ecosyst Environ 137:143–150. doi: 10.1016/j.agee.2010.01.015

Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An R package for multivariate analysis. J Stat Softw 25:1–18.

Lenda M, Skórka P, Knops JMH, et al (2012) Plant establishment and invasions: an increase in a seed disperser combined with land abandonment causes an invasion of the non-native walnut in Europe. Proc R Soc Lond B Biol Sci 279:1491–1497. doi: 10.1098/rspb.2011.2153

Leterrier A (2015) Le verdissement PAC avec la certification maïs. In: AGRI 79 Inf. http://agri79.reussir.fr/actualites/le-verdissement-pac-avec-la-certification-mais:RR5URERS.html. Accessed 25 Jun 2016

Letourneau DK, Jedlicka JA, Bothwell SG, Moreno CR (2009) Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. Annu Rev Ecol Evol Syst 40:573–592. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320

Loeuille N, Barot S, Georgelin E, et al (2013) Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks. In: Advances in Ecological Research. Elsevier, pp 339–435

MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J., Etats-Unis d'Amérique

Mace GM, Gittleman JL, Purvis A (2003) Preserving the Tree of Life. Science 300:1707–1709. doi: 10.1126/science.1085510

Maes J, Teller A, Ehrard M, Murphy P et al (2014) Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services: Indicators for ecosystem assessments under Action 5 of the EU Biodiversity Strategy to 2020. European Commission, Luxembourg

Mäntylä E, Klemola T, Laaksonen T (2010) Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. Oecologia 165:143–151. doi: 10.1007/s00442-010-1774-2

Marshall EJP, Brain P (1999) The horizontal movement of seeds in arable soil by different soil cultivation methods. J Appl Ecol 36:443–454. doi: 10.1046/j.1365-2664.1999.00412.x

Mazoyer M, Roudart L (1997) Histoire des agricultures du monde: du néolithique à la crise contemporaine. Éd. du Seuil, DL 1997, Paris, France

Mazoyer M, Roudart L (eds) (2005) La fracture agricole et alimentaire mondiale: nourrir l'humanité aujourd'hui et demain. Universalis, Paris, France

Mccracken DI, Tallowin JR (2004) Swards and structure: the interactions between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. Ibis 146:108–114. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00360.x

McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol Evol 14:450–453.

McLaughlin A, Mineau P (1995) The impact of agricultural practices on biodiversity. Agric Ecosyst Environ 55:201–212. doi: 10.1016/0167-8809(95)00609-V

MEEM (2014) Natura 2000 - Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer. http://www.developpement-durable.gouv.fr/-Natura-2000,2414-.html. Accessed 5 Jul 2016

MEEM (2013) Algues vertes en Bretagne : Historique et chiffres clés - Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer. http://www.developpement-durable.gouv.fr/Les-nitrates-et-les-algues-vertes,17843.html. Accessed 7 Jul 2016

Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt (2016) Paiements découplés – paiement « vert » | Alim'agri. http://agriculture.gouv.fr/paiements-decouples-paiement-vert. Accessed 3 Sep 2016

Ministère de l'Écologie, du Développement durable, et de l'Energie (2013) Rapport de la France au titre du paragraphe 2 de l'article 3 de la décision n°280/2004/CE du parlement européen et du Conseil du 11 février 2004. http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/Fr_RMS_2013__.pdf. Accessed 4 Sep 2016

Mooney KA, Gruner DS, Barber NA, et al (2010) Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. Proc Natl Acad Sci 107:7335–7340.

Morelli F (2013) Quantifying Effects of Spatial Heterogeneity of Farmlands on Bird Species Richness by Means of Similarity Index Pairwise. Int J Biodivers 2013:e914837. doi: 10.1155/2013/914837

Mouchet M, Guilhaumon F, Villéger S, et al (2008) Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. Oikos 117:794–800. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16594.x

Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. Funct Ecol 24:867–876. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x

Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, et al (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. Biol Rev 87:769–785. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x

Mouysset L, Doyen L, Jiguet F, et al (2011) Bio economic modeling for a sustainable management of biodiversity in agricultural lands. Ecol Econ 70:617–626. doi: 10.1016/j.ecolecon.2010.12.006

Mouysset L, Doyen L, Jiguet F (2012) Different policy scenarios to promote various targets of biodiversity. Ecol Indic 14:209–221. doi: 10.1016/j.ecolind.2011.08.012

Mouysset L, Doyen L, Pereau J-C, Jiguet F (2015) Benefits and costs of biodiversity in agricultural public policies. HAL

Murphy HT, Lovett-Doust J (2004) Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? Oikos 105:3–14. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12754.x

Musitelli F, Romano A, Møller AP, Ambrosini R (2016) Effects of livestock farming on birds of rural areas in Europe. Biodivers Conserv 25:615–631. doi: 10.1007/s10531-016-1087-9

Newton I (2004) The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. Ibis 146:579–600. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x

Olden JD (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. J Biogeogr 33:2027–2039. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x

Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, et al (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends Ecol Evol 19:18–24. doi: 10.1016/j.tree.2003.09.010

Orłowski G, Czarnecka J (2009) Granivory of birds and seed dispersal : viable seeds of Amaranthus retroflexus L. recovered from the droppings of the Grey Patridge Perdix perdix L. Pol J Ecol Vol. 57:191–196.

Pavoine S, Bonsall MB (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. Biol Rev 86:792–812. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x

Pe'er G, Dicks LV, Visconti P, et al (2014) EU agricultural reform fails on biodiversity. Science 344:1090–1092. doi: 10.1126/science.1253425

Pereira HM, Leadley PW, Proenca V, et al (2010) Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. Science 330:1496–1501. doi: 10.1126/science.1196624

Pereira HM, Navarro LM, Martins IS (2012) Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. Annu Rev Environ Resour 37:25–50. doi: 10.1146/annurev-environ-042911-093511

Perović D, Gámez-Virués S, Börschig C, et al (2015) Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. J Appl Ecol 52:505–513. doi: 10.1111/1365-2664.12394

Perrins C, Cramp S (1998) The Complete Birds of the Western Palearctic on CD-ROM, Oxford University Press.

Perrot C, Barbin G, Bossis N, et al (2013) L'élevage d'herbivores au Recensement agricole 2010 - Cheptels, Exploitations, Productions.

Phalan B, Onial M, Balmford A, Green RE (2011) Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. Science 333:1289–1291. doi: 10.1126/science.1208742

Pimentel D, Stachow U, Takacs DA, et al (1992) Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forestry Systems. BioScience 42:354–362. doi: 10.2307/1311782

Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, et al (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science 344:1246752. doi: 10.1126/science.1246752

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, et al (2013) nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Poos MS, Walker SC, Jackson DA (2009) Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. Ecology 90:341–347. doi: 10.1890/08-1638.1

Prasifka JR, Hellmich RL, Dively GP, Lewis LC (2005) Assessing the Effects of Pest Management on Nontarget Arthropods: The Influence of Plot Size and Isolation. Environ Entomol 34:1181–1192. doi: 10.1093/ee/34.5.1181

Princé K, Lorrillière R, Barbet-Massin M, et al (2015) Forecasting the Effects of Land Use Scenarios on Farmland Birds Reveal a Potential Mitigation of Climate Change Impacts. PLoS ONE 10:e0117850. doi: 10.1371/journal.pone.0117850

Princé K, Lorrillière R, Barbet-Massin M, Jiguet F (2013) Predicting the fate of French bird communities under agriculture and climate change scenarios. Environ Sci Policy 33:120–132. doi: 10.1016/j.envsci.2013.04.009

Princé K, Moussus J-P, Jiguet F (2012) Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. Agric Ecosyst Environ 149:74–79. doi: 10.1016/j.agee.2011.11.021

Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. Proc Natl Acad Sci 105:20770–20775. doi: 10.1073/pnas.0806080105

Pywell RF, Heard MS, Bradbury RB, et al (2012) Wildlife-friendly farming benefits rare birds, bees and plants. Biol Lett 8:772–775. doi: 10.1098/rsbl.2012.0367

R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ramankutty N, Evan AT, Monfreda C, Foley JA (2008) Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. Glob Biogeochem Cycles 22:GB1003. doi: 10.1029/2007GB002952

Ramankutty N, Foley JA (1999) Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. Glob Biogeochem Cycles 13:997–1027. doi: 10.1029/1999GB900046

Regan HM, Colyvan M, Burgman MA (2002) A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. Ecol Appl 12:618–628.

Robinson RA, Sutherland WJ (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. J Appl Ecol 39:157–176. doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x

Rundlöf M, Smith HG (2006) The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context: Organic farming, landscape and butterflies. J Appl Ecol 43:1121–1127. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01233.x

Ryschawy J, Disenhaus C, Bertrand S, et al (2013) Evaluer les services rendus par l'élevage dans les territoires: une première quantification sur le cas français. In: 20. Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants. INRA. Institut de l'Elevage, pp 303–306

Sabatier R, Doyen L, Tichit M (2014) Heterogeneity and the trade-off between ecological and productive functions of agro-landscapes: A model of cattle–bird interactions in a grassland agroecosystem. Agric Syst 126:38–49. doi: 10.1016/j.agsy.2013.02.008

Sabatier R, Durant D, Ferchichi S, et al (2016) Effect of cattle trampling on ground nesting birds on pastures: an experiment with artificial nests. Eur J Ecol 1:5–11. doi: 10.1515/eje-2015-0012

Sabatier R, Durant D, Hazard L, et al (2015) Towards biodiversity-based livestock systems: review of evidence and options for improvement. CAB Rev Perspect Agric Vet Sci Nutr Nat Resour 10:1–13.

Santangeli A, Arroyo B, Dicks LV, et al (2016) Voluntary non-monetary approaches for implementing conservation. Biol Conserv 197:209–214. doi: 10.1016/j.biocon.2016.03.013

Sausse C, Barbottin A, Jiguet F, Martin P (2015) Do the effects of crops on skylark (Alauda arvensis) differ between the field and landscape scales? PeerJ 3:e1097. doi: 10.7717/peerj.1097

Schweiger O, Klotz S, Durka W, Kühn I (2008) A comparative test of phylogenetic diversity indices. Oecologia 157:485–495. doi: 10.1007/s00442-008-1082-2

Sekercioglu CH (2012) Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. J Ornithol 153:153–161. doi: 10.1007/s10336-012-0869-4

Simberloff DS, Abele LG (1976) Island biogeography theory and conservation practice. Science 191:285–286. doi: 10.1126/science.191.4224.285

Solis JC, de Lope F (1995) Nest and Egg Crypsis in the Ground-Nesting Stone Curlew Burhinus oedicnemus. J Avian Biol 26:135. doi: 10.2307/3677062

Steinfeld H, Wassenaar T, Jutzi S (2006) Livestock production systems in developing countries: status, drivers, trends. Rev Sci Tech Int Off Epizoot 25:505–516.

Stoate C, Báldi A, Beja P, et al (2009) Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. J Environ Manage 91:22–46. doi: 10.1016/j.jenvman.2009.07.005

Storkey J, Meyer S, Still KS, Leuschner C (2012) The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. Proc R Soc Lond B Biol Sci 279:1421–1429. doi: 10.1098/rspb.2011.1686

Sukhdev P (2010) The economics of ecosystems and biodiversity mainstreaming the economics of nature: a synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB. TEEB, [S.l.]

Teillard F, Allaire G, Cahuzac E, et al (2012) A novel method for mapping agricultural intensity reveals its spatial aggregation: Implications for conservation policies. Agric Ecosyst Environ 149:135–143. doi: 10.1016/j.agee.2011.12.018

Teillard F, Antoniucci D, Jiguet F, Tichit M (2014) Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. Biol Conserv 176:243–251. doi: 10.1016/j.biocon.2014.06.001

Teillard F, Doyen L, Dross C, et al (2016) Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. Reg Environ Change. doi: 10.1007/s10113-016-0947-x

Teillard F, Jiguet F, Tichit M (2015) The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. PLoS ONE 10:e0119674. doi: 10.1371/journal.pone.0119674

Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, et al (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. Nature 470:531–534. doi: 10.1038/nature09705

Thuiller W, Pironon S, Psomas A, et al (2014) The European functional tree of bird life in the face of global change. Nat Commun. doi: 10.1038/ncomms4118

Timmermann A, Damgaard C, Strandberg MT, Svenning J-C (2015) Pervasive early 21st-century vegetation changes across Danish semi-natural ecosystems: more losers than winners and a shift towards competitive, tall-growing species. J Appl Ecol 52:21–30. doi: 10.1111/1365-2664.12374

Trewavas AJ (2001) The population/biodiversity paradox. Agricultural efficiency to save wilderness. Plant Physiol 125:174–179.

Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, et al (2005a) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol Lett 8:857–874. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x

Tscharntke T, Rand TA, Bianchi FJJA (2005b) The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop—noncrop interface. Ann Zool Fenn 42:421–432.
Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, et al (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. Biol Rev 87:661–685. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
Tuck SL, Winqvist C, Mota F, et al (2014) Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. J Appl Ecol 51:746–755. doi: 10.1111/1365-2664.12219
Vance-Chalcraft HD, Rosenheim JA, Vonesh JR, et al (2007) The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. Ecology 88:2689–2696. doi: 10.1890/06-1869.1
Vandewalle M, Bello F de, Berg MP, et al (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodivers Conserv 19:2921–2947. doi: 10.1007/s10531-010-9798-9
Vera FWM (2000) Grazing ecology and forest history. Wallingford (Oxon), Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord, Etats-Unis d'Amérique
Vickery J, Carter N, Fuller RJ (2002) The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. Agric Ecosyst Environ 89:41–52. doi: 10.1016/S0167-8809(01)00317-6
Waggoner PE (1996) How Much Land Can Ten Billion People Spare for Nature? Daedalus 125:73–93.
Wenny DG, DeVault TL, Johnson MD, et al (2011) The Need to Quantify Ecosystem Services Provided by Birds. The Auk 128:1–14. doi: 10.1525/auk.2011.10248
Whittingham MJ, Evans KL (2004) The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. Ibis 146:210–220. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00370.x
Wickham H (2009) ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer New York
Wilson JD, Morris AJ, Arroyo BE, et al (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agric Ecosyst Environ 75:13–30. doi: 10.1016/S0167-8809(99)00064-X
Winter M, Devictor V, Schweiger O (2013) Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? Trends Ecol Evol 28:199–204. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.015
Wood S (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. J R Stat Soc 3–36.
Wood SN (2006) Generalized additive models: an introduction with R. Boca Raton, Etats-Unis d'Amérique
Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, et al (2007) Ecosystem services and dis-services to agriculture. Ecol Econ 64:253–260. doi: 10.1016/j.ecolecon.2007.02.024
Zuur AF, Ieno EN, Walker N, et al (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer New York, New York, NY

ÉCOLE DOCTORALE
Agriculture, alimentation, biologie, environnement, santé (ABIES)

Titre : Stratégies d'utilisation des sols agricoles pour concilier production et oiseaux spécialistes des milieux agricoles

Mots clés : Biodiversité, élevage,grandes cultures, land sparing, land sharing

Résumé :

L'expansion et l'intensification agricole ont d'énormes conséquences sur la biodiversité. L'étude des compromis entre production et biodiversité peut aider au ciblage de mesures en faveur de la biodiversité.

L'objectif de la thèse était de révéler des stratégies d'utilisation des sols agricoles qui permettraient d'enrayer le déclin des oiseaux agricoles tout en maintenant la production dans un territoire partagé entre grandes cultures et élevage de ruminants.

Notre travail s'est basé sur l'étude de corrélations entre des variables décrivant l'utilisation des sols agricoles, la production agricole et plusieurs descripteurs des communautés d'oiseaux dans les milieux agricoles français.

Nous avons observé des communautés d'oiseaux très spécialisées et pauvres en espèces dans les régions à haute production végétale ; et des communautés dominées par des oiseaux généralistes dans les régions à haute production animale. La stratégie qui maximise le FBI (un indice d'abondance des oiseaux agricoles) en maintenant la production dans ses composantes animale et végétale combinait une légère extensification des grandes cultures, le renforcement des régions d'élevage extensif et l'intensification des régions d'élevage déjà intensives.

Nos résultats soulignent la nécessité d'adopter des solutions différenciées à la production animale et à la production végétale, au-delà de la dichotomie land sparing/land sharing.

Title : Land use and land use intensity allocations to maximize farmland bird abundances while maintaining production

Keywords : Biodiversity, livestock, crop, land sparing, land sharing

Abstract:

Agricultural expansion and intensification have disastrous consequences on biodiversity. Studying the relationship between biodiversity and food production can help devise appropriate measures.

The objective of this work was to reveal land use strategies to halt the decline of farmland birds while maintaining agricultural production.

Our work was based on the study of correlations between agricultural land use, food production, and various bird community descriptors across French agroecosystems.

In high crop production regions, we observed low-diversity communities dominated by few arable specialist species. In high livestock production regions, we observed communities dominated by generalist bird species. The land-use strategy that maximized the Farmland Bird Index under crop and livestock production constraints involved a decrease of crop intensity in the most intensive crop regions and an increase of livestock intensity in the most intensive livestock regions. Extensive livestock production was reinforced in current extensive areas.

Our results have shown that different strategies are needed in crop-dominated and in livestock dominated regions.

Université Paris-Saclay

Espace Technologique / Immeuble Discovery

Route de l'Orme aux Merisiers RD 128 / 91190 Saint-Aubin, France