

Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'outarde canepetière en Crau

Influence of the habitats mosaic on the ecology and distribution of the little bustard in the Crau

Axel Wolff

Espaces naturels de Provence, CEEP-Écomusée de la Crau, boulevard de Provence, F-13310 Saint-Martin-de-Crau, France
Tél. : (33) 4 90 47 93 93 – Fax : (33) 4 90 47 05 28 ; email : axelw@bdway.com

Résumé

La mise en culture des coussouls de Crau a progressivement généré une mosaïque d'habitats agricoles et pastoraux, en particulier dans le nord de la plaine. Les conséquences de ces changements paysagers pour l'avifaune steppique sont complexes : en plus de la réduction et de la fragmentation de l'habitat originel, de nouveaux habitats « modifiés » plus ou moins favorables se sont développés à sa périphérie. Dans ce travail, j'illustre différents aspects de la complémentarité entre coussouls et habitats modifiés pour l'outarde canepetière *Tetrax tetrax*. À l'échelle du cycle annuel, une complémentarité apparaît entre, d'une part des habitats pastoraux (coussouls, friches et « herbages ») à végétation toujours basse (< 40 cm), utilisables par les outardes pendant tout le cycle annuel, et d'autre part des habitats non pastoraux (prairies et cultures à grain) à la dynamique végétale plus marquée, accessibles à certaines périodes seulement. Une certaine complémentarité apparaît également entre différents habitats modifiés, que les outardes utilisent à différentes périodes en fonction de la phénologie de la végétation.

La structure du paysage influence également l'utilisation des habitats et la distribution des outardes. En hiver, la fréquentation des habitats modifiés, où se concentre l'essentiel des ressources alimentaires, est limitée par la petite taille des parcelles (réseau de haies) qui contraint les outardes à exercer une vigilance accrue et limite les durées de stationnement. En période de reproduction, les densités de mâles chanteurs sur coussoul augmentent à proximité des pâturages modifiés plus attractifs, ce qui explique en partie l'hétérogénéité de la distribution des outardes dans le paysage. Les implications de ces résultats en terme de conservation sont discutées. En particulier, le maintien de pratiques extensives à la périphérie des coussouls apparaît comme un complément essentiel à la gestion de la Réserve naturelle des coussouls de Crau pour le maintien de la population d'outardes.

Mots-clés

Conservation, agriculture, paysage, avifaune de plaine, *Tetrax tetrax*, Crau, pastoralisme.

Abstract

The cultivation of the Crau's natural steppe, the "coussoul", progressively gave place to a mosaic of pastoral and agricultural habitats, especially in the north of the plain. The consequences of these landscape changes for steppe birds are complex: in addition to the reduction and fragmentation of the original habitat, new "modified" habitats, more or less suitable, have developed at the periphery. In this work, I illustrate different aspects of the complementarity between the coussoul and modified agro-pastoral habitats for the little bustard *Tetrax tetrax*. At the scale of the year-cycle, a complementarity appears between, on the one hand pastoral habitats (coussoul, fallows and grazed crops), with a permanently short sward (< 40 cm), accessible to bustards during most of the year, and on the other hand non-pastoral habitats (hay-fields and grain crops), with marked vegetation dynamics, accessible to bustards at specific times only. Complementarity also exists among modified habitats, which bustards use at different periods of the year depending on vegetation growth.

Landscape structure also influences habitat use and distribution of little bustards. In the winter, the use of non-pastoral habitats, where most food resources are found, is limited by the small size of fields (network of hedgerows) which forces bustards to be more vigilant and limits the duration of stopovers. During breeding, the density of displaying males on coussoul increases in the vicinity of the more attractive modified pastures, which partly explains the heterogeneity of bustard distribution within the Crau's landscape. The implications of these results in terms of conservation are discussed. In particular, the continuation of extensive farming practices at the periphery of the coussoul appears as an essential complement to the management of the Natural Reserve of the Coussouls of the Crau for the preservation of the bustard population.

Key-words

Conservation, agriculture, landscape, lowland grassland birds, *Tetrax tetrax*, Crau, pastoralism.

Abridged english version

As in most of western Europe, the evolution of farming practices over the last 50 to 100 years has led to major changes in the agro-pastoral landscape of the Crau. Large tracts of natural steppic grasslands, the "coussoul", have been ploughed to grow hay, cereals, and more recently peach trees. The dry grassland bird species typical of the Crau area seem to have been diversely affected by these changes. Interestingly, one of the most symbolic species, the little bustard *Tetrax tetrax*, appears to have benefited from the agricultural changes that took place in the Crau, which contrasts with the steep declines observed elsewhere in Europe. Previous studies have shown that breeding bustards indeed tend to be more abundant in "modified" pastures than in the coussoul itself, so that bustards are less abundant where coussoul is still dominant in the landscape. Here, I investigate how habitat characteristics may influence their use by little bustards during the year-cycle, and how the spatial arrangement of habitats may influence bustard distribution at a landscape scale.

The main results are the following:

Annual vegetation dynamics of herbaceous habitats. Sward height is an important feature of habitat quality for the little bustard, which generally avoids vegetation higher than 40 cm. In the Crau, vegetation in pastoral habitats generally did not reach that threshold, and therefore remained potentially suitable to bustards during the whole year. On the contrary, non-pastoral habitats such as hay-fields and grain crops far exceeded 40 cm in the spring, and were therefore not suitable for bustards to breed.

Habitat use by bustards during the year-cycle. Fixes obtained during 2 years on 64 birds fitted with radio-transmitters showed that breeding bustards mainly use pastoral habitats. However, hay-fields or grain crops may be intensively used during post-breeding and wintering.

Complementation between food and security in winter. Because green biomass is scarce on coussouls during winter, habitats with more abundant vegetation such as rape-seed crops, grazed crops or hay-fields may play an important part in the winter feeding ecology of bustards. Bustards nevertheless spend far more time on coussoul than on other habitats in winter. It is suggested that access to food-rich habitats is limited by the dense network of hedgerows which surrounds cultivated fields in the Crau, as bustards are accustomed to open spaces. This hypothesis is supported by results showing that vigilance time in foraging bustards increased as field size decreased. Furthermore, wariness of bustards also resulted in decreased duration of flock stopover in fields of smaller size, which may account for reduced use of food-rich but generally small-size crop fields compared to poor but large-size coussoul fields.

Complementation of habitats over time during wintering. Radio-tracking data showed that bustards use feeding crop habitats sequentially

during the wintering season. This appears to result from different crops being suitable for feeding at different times: birds can only feed on a crop after vegetation has grown enough to allow efficient foraging, but not after vegetation has become too high. The time-frame when each crop is suitable for feeding varies according to vegetation growth and agricultural practices.

Influence of landscape mosaic on winter distribution. The alternate use of several habitats by individual bustards during winter does seem to stem from the spatial segregation of necessary resources during this season. The energy cost of moving between habitats implies that bustards should use the landscape in such a way that movements be as limited as possible. This constraint may partly explain the winter distribution of bustards in the Crau, as most birds spend the season in the tight mosaic of coussoul and crops found in the north-east, while the south of the Crau dominated by coussoul harbours very few birds.

Breeding distribution on coussoul and fallows. Results from previous studies have suggested that fallows may be more suitable than coussoul for breeding bustards, and that birds therefore tend to concentrate on and around fallow fields. Analysis of breeding male distribution in 1998 indeed showed that male abundance on coussoul decreases as a function of distance to the nearest fallow field. This pattern was especially marked in the south where coussoul is far more abundant than fallows. This phenomenon appears to partly explain higher bustard abundance in the coussoul-crops mosaic found in the north-east of the Crau.

• Several conservation guidelines may be drawn from this study:

— Pastoral habitats are essential for breeding bustards and should be preserved, although some crops may play an important part in bustard feeding ecology outside of the breeding season. Abandonment or conversion of extensive pasturelands stand as major threats for little bustard populations, so that measures promoting the continuation of extensive grazing should be a priority.

— Diversity of habitats and of farming practices appear as key features of farmed landscapes for bustard ecology. Diverse landscapes may provide complementary resources at a given time, or at different times during the year-cycle. Farm specialisation and homogenisation of practices are therefore detrimental to bustard conservation.

— In the Crau, effective preservation of the coussoul has been achieved in the 1990s, including through the designation of a Natural Reserve. The results of this study emphasize that the continuation of extensive farming practices at the periphery of the coussoul appears as an essential complement to the management of the Natural Reserve for the preservation of the little bustard population.

INTRODUCTION

Les milieux agricoles, qui couvrent 41 % de l'Union européenne (128 millions ha, Pain & Dixon, 1997), ont connu au cours des cinquante dernières années des changements de pratiques agricoles d'une rapidité et d'une ampleur sans précédent. Ces changements, induits par une volonté politique d'augmentation de la productivité, affectent les caractéristiques des habitats agricoles (propriétés du couvert végétal, ressources), mais aussi la composition et la structure des paysages agricoles (taille et distribution des parcelles, diversité des cultures...). Du fait de leur ampleur, ces bouleversements se sont répercutés sur les espèces qui s'étaient adaptées de longue date à une agriculture extensive et diversifiée. Ainsi, 42 % des espèces d'oiseaux caractéristiques des milieux agricoles sont dans un état de conservation défavorable (Tucker, 1997). Parmi eux, le plus grand nombre d'espèces affectées par l'intensification agricole se rencontre parmi les oiseaux des prairies semi-naturelles et des steppes ou pseudo-steppes (mosaïques d'habitats céréaliers semi-arides dominés par des jachères pâturées, Suárez *et al.*, 1997), touchées par la reconversion de ces habitats en terres arables (Tucker, 1997).

Le paysage de la Crau a connu au cours de ce siècle de profondes modifications liées à la mise en culture d'un habitat steppique jusque-là voué à l'élevage ovin, le *coussoul*. Aujourd'hui, les habitats agro-pastoraux qui coexistent dans ce paysage s'organisent selon un gradient d'intensification très marqué allant de la steppe pâturée aux vergers irrigués par pompage dans la nappe phréatique. De plus, la répartition des différents types d'habitats au sein du paysage est très hétérogène, la partie nord de la plaine ayant été plus touchée que le sud par la mise en culture. Du fait de cette diversité de types d'habitats et de structures paysagères, la Crau offre la possibilité d'étudier de manière croisée l'influence de la qualité des habitats et des paramètres paysagers sur l'utilisation des habitats par la faune.

La mutation du paysage de la Crau suite à la mise en culture a fortement affecté la faune caractéristique de la steppe naturelle ; chez les oiseaux, les effectifs d'espèces comme le ganga cata, *Pterocles alchata* L. ou l'alouette calandre *Melanocorypha calandra* L. ont fortement régressé au cours de ce siècle (Cheylan, 1990, 1998 ; Wolff, 1998). Paradoxalement, l'un des oiseaux actuellement les plus symboliques de la steppe de Crau, l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* L., semble n'avoir colonisé la plaine qu'au cours du XX^e siècle, pour constituer aujourd'hui la plus importante population de l'espèce en France (Cheylan,

1985 ; Jolivet, 1997, 2001). L'augmentation des effectifs d'outardes en Crau parallèlement aux changements agricoles contraste avec l'important déclin de l'espèce au cours de la même période dans les plaines du centre et de l'ouest de la France, où l'intensification agricole est considérée comme la principale cause de régression. La répartition de l'outarde dans les paysages agricoles où elle se reproduit recouvre le plus souvent différents types d'habitats agricoles ou pastoraux (Schulz, 1985 ; Martínez, 1994 ; Salamolard & Moreau, 1999). Plusieurs travaux suggèrent en fait qu'une certaine diversité d'habitats à l'échelle locale est favorable à l'espèce (Martínez, 1994 ; Campos & López, 1996 ; Salamolard *et al.*, 1996). L'éclectisme relatif de l'outarde en terme d'utilisation des habitats en fait un bon modèle pour l'étude des conséquences des modifications agricoles dans un contexte d'intensification et de simplification des paysages.

De récents travaux (Wolff *et al.*, 2001) ont permis de préciser la distribution et l'utilisation des différents habitats de Crau par les outardes en période de reproduction. Ces études ont montré que l'abondance de mâles chanteurs est globalement plus élevée sur les pâturages « modifiés » (friches et « herbages » – herbes de printemps et cultures fourragères) que sur le *coussoul* lui-même. De plus, les densités d'outardes sur le *coussoul* sont plus faibles dans le sud de la Crau, dominé par le *coussoul*, que dans le nord-est caractérisé par une mosaïque de *coussoul* et d'habitats agro-pastoraux modifiés. Ces résultats montrent que les outardes opèrent une sélection complexe de leurs habitats de reproduction, mais suggèrent également que la composition et la structure du paysage sont elles aussi susceptibles d'influencer la distribution des outardes (voir également Wolff *et al.*, 2002). Dans le présent travail, nous élargissons cette approche à l'étude de l'utilisation de l'habitat par les outardes sur l'ensemble du cycle annuel. Nous chercherons à déterminer quelles sont les caractéristiques intrinsèques des habitats qui semblent influencer leur utilisation par les oiseaux à différentes périodes de l'année, et dans quelle mesure l'arrangement spatial des habitats est susceptible d'influencer la distribution des outardes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation générale de la Crau

La Crau est une plaine d'environ 600 km² située dans le sud-est de la France (43°33'N, 4°52'W), entre le delta

du Rhône (Camargue), l'étang de Berre et le massif des Alpilles, à environ 50 km au nord-ouest de Marseille. Cette plaine est l'ancien delta de la Durance (Devaux *et al.*, 1983). Le climat est de type méditerranéen semi-aride à sub-humide (précipitations moyennes 500-600 mm/an, minima de 300-400 mm/an), avec un maximum des pluies à l'automne et une sécheresse estivale marquée de 4 mois. La Crau subit un gradient d'aridité latitudinal assez marqué (différence moyenne des précipitations de 100 mm entre le nord et le sud de la plaine ; Devaux *et al.*, 1983), qui induit un décalage de plusieurs jours dans le cycle de vie de la végétation (Bourrelly *et al.*, 1983).

La végétation caractéristique de la Crau, localement appelée « coussoul », est une pelouse à *Asphodelus fistulosus* et *Stipa capillata*, dominée par la graminée pérenne *Brachipodium retusum* (Molinier & Tallon, 1949). Il est admis que la pratique pluriséculaire du pâturage a eu une forte influence sur la structure et la composition de la végétation (Devaux *et al.*, 1983). La découverte récente de plusieurs dizaines de bergeries datées du I^{er} siècle av. J.-C. au V^e siècle de notre ère, et réparties sur l'ensemble de la plaine, témoigne de l'importance de l'activité pastorale en Crau durant l'Antiquité et probablement depuis le Néolithique (Badan *et al.*, 1995 ; Leveau, ce volume). Les *coussouls* couvraient vraisemblablement la plus grande partie de la plaine, soit 500 à 550 km², jusqu'à la construction des premiers canaux d'irrigation au XVI^e siècle (Devaux *et al.*, 1983 ; Cheylan, 1998). Grâce au développement progressif du réseau d'irrigation vers le sud et vers l'ouest, la mise en culture du *coussoul* a progressé à un rythme moyen de 2 km² par an à partir du XIX^e siècle (Cheylan, 1998). Cette réduction du *coussoul* s'est accompagnée d'une fragmentation des surfaces résiduelles, principalement dans le nord de la plaine où la taille des fragments varie entre 50 et 860 ha. Les premières cultures mises en place associaient cultures fourragères et céréalières et surtout prairies de fauche. À partir des années 1945-1950, la mise en culture du *coussoul* s'est fortement accélérée (Étienne *et al.*, 1998) et a fait une large place aux cultures irriguées par pompage direct dans la nappe et non plus par le réseau d'irrigation. Ce furent d'abord des cultures maraîchères de plein champ (Römermann *et al.*, ce volume), remplacées au cours des années 1980 par les vergers (pêches, abricots) et le maraîchage hors-sol. Aujourd'hui, le nord de la plaine est majoritairement cultivé, alors que le sud conserve une partie importante de steppe. Les changements du paysage agro-pastoral de Crau se résument donc par trois phénomènes principaux : une réduction et une fragmentation de la steppe semi-aride originelle (*coussoul*) ; la

mise en place progressive d'habitats agricoles variés par leur nature et leur utilisation ; une intensification rapide des pratiques agricoles sur certaines cultures à partir du milieu du XX^e siècle.

L'élevage ovin demeure omniprésent en Crau, avec un cheptel d'environ 110 000 têtes (Fabre, 1998b). Le schéma classique de pâturage repose sur l'utilisation de trois types de milieu au cours du cycle annuel (Fabre, 1998b). Au printemps (mars-juin), les brebis pâturent sur les *coussouls* ou des terrains en friche. Certains troupeaux complètent cette alimentation en pâturent sur pied des cultures fourragères, ou « herbes de printemps » (céréales et légumineuses annuelles semées pures ou en mélange). Les troupeaux transhument vers les Alpes au début de l'été, où ils demeurent sur les alpages jusqu'au début de l'automne. Au retour d'alpages (octobre), les brebis sont mises à agnelier sur les prairies de fauche, dont elles pâturent le regain jusqu'à la fin de l'hiver.

L'outarde canepetière

L'outarde canepetière *Tetrax tetrax* (Otididae) est un oiseau de plaine de taille moyenne (565-960 g, Cramp & Simmons, 1980). De répartition paléarctique, elle était autrefois répandue dans les steppes et les paysages agricoles d'Europe, d'Asie centrale et d'Afrique du Nord. Le régime alimentaire de l'outarde est à dominance her-



Mâle d'outarde canepetière en plumage nuptial.

Pendant la période de reproduction, les mâles établissent des territoires de taille réduite (<10 ha) où ils paradent pour attirer les femelles. Les territoires sont agrégés pour former des « leks éclatés ».

Male little bustard in breeding plumage.

During breeding, males establish small territories (<10 ha) where they display to attract females. Territories are aggregated to form « exploded leks ».

bivore-folivore pendant la plus grande partie du cycle annuel, mais les invertébrés constituent une part importante de son alimentation en période de reproduction, et représentent la nourriture exclusive des poussins pendant les 15 premiers jours de leur vie (Cramp & Simmons, 1980). En France, la nidification débute en mai et s'achève en août pour les pontes les plus tardives. La femelle pond 2 à 5 œufs vert olive dans une simple cuvette à même le sol, généralement camouflée dans une touffe de végétation. L'incubation dure en moyenne 21 jours ; les poussins sont nidifuges et sont capables de voler dès l'âge de 25-30 jours ; ils atteignent la taille adulte à 50-55 jours (Cramp & Simmons, 1980).

L'outarde est grégaire pendant la majeure partie de l'année (Cramp & Simmons, 1980 ; Jiguet & Wolff, 2000). En Crau, la taille des groupes atteint 700 individus en hiver. L'outarde est polygyne, et le système d'appariement est reconnu comme étant de type « lek éclaté » (Schulz, 1985 ; Jiguet *et al.*, 2000 ; Jiguet, 2001 ; Morales *et al.*, 2001) : les mâles établissent des territoires de parade de taille réduite (<10 ha) distribués de manière agrégée, qui sont visités par les femelles principalement dans le but de fertilisation (bien qu'elles puissent également s'y alimenter durant leur séjour sur le territoire, Jiguet, 2001). Après fertilisation, les femelles établissent des territoires de nidification, et se chargent seules de l'incubation des œufs et de l'élevage des jeunes.

L'aire de distribution de l'outarde canepetière s'est considérablement réduite au cours de ce siècle. Les deux principaux noyaux de population restants se trouvent dans la péninsule ibérique (estimations de 200 000 oiseaux en Espagne et 13 à 18 000 au Portugal) et en Russie (9 000 « couples ») (Martínez *et al.*, 1997). En Europe occidentale, l'outarde subsiste également en France et en Italie, mais les populations ont considérablement régressé dans les deux pays (Martínez *et al.*, 1997). En France, les effectifs ont chuté de 80 % entre 1980 et 1996 (Jolivet, 1997), avec une estimation de 1344-1447 mâles en 2001 (ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement, Direction de la nature et des paysages, inédit). Le déclin est particulièrement marqué dans les populations de l'ouest et du centre du pays (-90 %), alors que les populations de la région méditerranéenne sont restées relativement stables (Jolivet, 1997). Les populations nicheuses de la péninsule ibérique et du pourtour méditerranéen sont sédentaires ou présentent des mouvements migratoires de faible amplitude ; par contre, les populations du centre-ouest de la France migrent vers le sud, principalement vers l'Espagne (Morales, 2001). L'outarde canepetière est considérée

comme menacée (« near-threatened ») à l'échelle globale (Collar *et al.*, 1994). En Europe, elle est classée comme « vulnérable » (Goriup, 1994) ; l'espèce figure à l'annexe I de la Directive « Oiseaux » 79/409/CEE, et à l'annexe II de la Convention de Berne de 1979 (espèces de faune strictement protégées en Europe).

En Crau, les estimations d'effectifs proposées au cours des 20 dernières années varient entre 425-470 mâles chanteurs au début des années 1980 (Cheylan, 1985), et 473-539 mâles en 1998 (Wolff *et al.*, 2001). La population de la Crau représente aujourd'hui le bastion de l'espèce en France, avec 38-49 % de l'effectif national. Cependant, l'outarde semble n'avoir colonisé la Crau que récemment : les recherches bibliographiques effectuées par Cheylan (1985) suggèrent qu'elle n'est apparue qu'au début du xx^e siècle, et qu'elle n'était alors qu'une hivernante rare. L'hypothèse d'une colonisation récente est renforcée par l'absence de mention de l'espèce dans un livre de chasse du début du xx^e siècle spécialisé sur la Crau et la Camargue (Samat, 1906). La première mention d'observations en période de reproduction est datée de 1956 (Lévêque & Ern, 1960), mais aucune estimation des effectifs n'est proposée avant les années 1970-80 (voir Cheylan, 1985 pour une synthèse).

Site d'étude

La délimitation du site d'étude est globalement basée sur les limites de la Zone importante pour la conservation des oiseaux (ZICO-PAC 03), à l'exception notamment de deux zones de prairie bocagère à forte densité de haies arborées, l'une au nord de Raphèle, et l'autre à l'ouest de Salon. Ce site d'étude, d'une superficie de 378 km², inclut la totalité des surfaces en *coussouls*, ainsi que la plus grande partie des sites favorables à l'outarde en Crau.

Une carte d'assolement, réalisée au cours du printemps 1998, a permis d'établir une typologie des milieux sur 91 % des 378 km² que compte le site d'étude. Les habitats agro-pastoraux représentent 87 % de la surface caractérisée. Une typologie de l'assolement a été effectuée en regroupant les habitats agro-pastoraux en cinq catégories principales (tableau 1) : *coussouls*, friches et jachères, herbages (comprenant les cultures fourragères, ainsi que les « herbes de printemps », cultures de céréales et légumineuses semées seules ou en mélanges et pâturées sur pied au printemps), prairies de fauche, cultures à grain (céréales et oléo-protéagineux), vergers et serres. Ces habitats suivent un gradient croissant d'intensification pastorale et agricole, et peuvent être regroupés selon plusieurs critères : naturels ou « modifiés » (résultant de la mise en

<i>Coussoul</i>	Friches	Herbages	Prairies de fauche	Cultures à grain	Vergers et serres
10 200 ha	4 600 ha	1200 ha	7 600 ha	1 500 ha	6 500 ha
habitat steppique non travaillé, pâturé	friches et jachères pâturées	« herbes de printemps », cultures fourragères		céréales et oléo-protéagineux	
Naturel	Modifiés				
	Pâturages		Habitats non pastoraux		
- Gradient d'intensification +					

Les surfaces indiquées correspondent à l'assolement relevé en 1998 sur le site d'étude (37 800 ha).
The areas correspond to the 1998 land-cover survey of the study site (37 800 ha).

Tableau 1. Définition et typologie des habitats agro-pastoraux de la Crau.
Table 1. Definition and typology of agro-pastoral habitats in the Crau.

culture de l'habitat naturel), pâturages ou habitats non pastoraux (tableau 1). La cartographie de l'assolement a été partiellement mise à jour en 1999 et 2000.

Pour faciliter la prospection, le site a été divisé en 9 secteurs délimités de manière arbitraire, couvrant entre 23,9 et 49,4 km² chacun. Sur la base de l'analyse de l'utilisation des sols, j'ai regroupé les secteurs en trois « zones paysagères » différant par le degré de mise en culture des *coussouls* au regard de la carte d'assolement établie en 1998 (Wolff *et al.*, 2001) :

— la zone sud (139 km² ; secteurs 7, 8 et 9), dominée par les *coussouls* (minimum 49 %, secteur 9 ; maximum 62 %, secteur 8), est la moins touchée par le développement des cultures.

— la zone nord-est (96 km² ; secteurs 1 et 2), dominée par les habitats agro-pastoraux modifiés (63 %, secteur 1 ; 61 %, secteur 2), conserve néanmoins des surfaces relativement importantes de *coussouls* (20 %, secteur 1 ; 25 %, secteur 2).

— la zone nord-ouest, (143 km² ; secteurs 3, 4, 5 et 6), très largement dominée par les habitats agro-pastoraux modifiés (minimum 64 %, secteur 6 ; maximum, 76 %, secteur 4), ne conserve plus que de très faibles surfaces de *coussouls* (minimum 0 %, secteurs 4 et 5 ; maximum, 7 %, secteur 3).

Ce zonage a été utilisé pour rendre compte des variations géographiques d'abondance d'outardes en fonction de la composition et de la structure du paysage local.

Phénologie du couvert végétal

Un suivi de la hauteur du couvert végétal des cinq grands types d'habitats agro-pastoraux herbacés a été réalisé entre janvier et décembre 1999. Les mesures de

végétation ont été effectuées toutes les deux à trois semaines sur 8 parcelles de chaque type d'habitat. Sur chaque parcelle, deux mesures étaient réalisées en un point déterminé au hasard, à l'aide d'une règle graduée maintenue verticalement au-dessus du sol : la hauteur maximale du couvert dans un rayon de 10 cm autour de la règle, et la hauteur minimale dans ce rayon, définie comme la hauteur d'obstruction visuelle complète. La hauteur moyenne de la végétation était ensuite calculée comme la moyenne entre ces deux valeurs.

Suivi télémétrique des outardes

Entre 1998 et 2000, 70 outardes ont été équipées d'émetteurs radio (type TW3, Biotrack Ltd. Wareham, Royaume-Uni ; fréquences d'émission entre 150,0 et 151,3 MHz). Les captures ont été organisées entre décembre et mars sur des parcelles cultivées très fréquentées par les groupes d'outardes (prairies, colzas, herbes de printemps – mélange vesce-avoine). Les oiseaux ont été capturés à l'aide de nœuds coulants en nylon étalés au sol et reliés à des piquets fichés en terre par une bande de caoutchouc (amortisseur de choc). Le suivi télémétrique des oiseaux équipés a été réalisé à l'aide de récepteurs scanners à large bande (Yupiteru MVT 7100 ; Générale électronique services, Paris) munis d'antennes directionnelles « Yagi » 3 brins optimisées pour une réception à 150 MHz. En hiver (octobre-avril), les individus étaient recherchés chaque semaine, en parcourant sur deux journées un itinéraire prédéfini couvrant la totalité de la zone nord-est ainsi que les sites de la zone nord-ouest connus pour être fréquentés par les outardes. Pendant la saison de reproduction (mai-juillet), les oiseaux ayant établi leur territoire sur le site d'étude étaient localisés

avec les fréquences suivantes : pour les femelles, deux fois par jour avant le début de la couvaison, une fois par jour ensuite ; pour les mâles, trois fois par semaine ; pour les mâles d'un an (n'ayant pas atteint la maturité sexuelle), une fois par semaine. Entre août et octobre, une prospection terrestre du site d'étude était réalisée une à deux fois tous les 15 jours. Les individus étaient localisés par triangulation à partir de 2 à 4 points selon les possibilités, ou par observation visuelle. Chaque localisation était immédiatement cartographiée sur carte IGN au 1/25 000, et le type d'habitat relevé.

Abondance et distribution des mâles chanteurs

Afin d'étudier la sélection de l'habitat chez les mâles chanteurs, des prospections extensives ont été effectuées en mai-juin 1998 et 1999 suivant des itinéraires systématiques répartis sur l'ensemble du site d'étude. Les mâles étaient localisés à partir de points d'écoute et d'observation d'une durée de 5 mn, répartis tous les 500 m le long des itinéraires. À chaque point, la surface prospectée (surface minimale sur laquelle un mâle était sûr d'être détecté) était délimitée sur carte IGN au 1/25 000. La localisation de chaque mâle détecté était cartographiée, et le type d'habitat utilisé était relevé (voir Wolff *et al.*, 2001).

Une analyse de l'influence du contexte paysager sur l'abondance des mâles localisés sur *coussoul* a été effectuée à partir des données issues de la prospection extensive de 1998, en utilisant le nombre de mâles sur des carrés de *coussoul* de 250 x 250 m (6,25 ha). Les carrés dominés par le *coussoul* (n=1053 carrés, abritant au total 248 mâles en 1998) ont été groupés en fonction de la distance de leur centre à la limite de la plus proche parcelle de pâturage modifié, par classes de distance de 250 m. Pour tester l'influence de la distance aux pâturages modifiés sur l'abondance des mâles sur *coussouls*, une régression Poisson du nombre de mâles par carré a été effectuée sur SAS (Procédure GENMOD, SAS Institute, 1994), en fonction de la zone (nord-est ou sud) et de la distance à un pâturage modifié (centre des classes de distance).

Étude du comportement en hiver

Afin d'aborder le déterminisme des choix d'habitats en hiver, le comportement des outardes sur différents types d'habitat en période hivernale a été étudié par suivi continu du comportement individuel (« focal sampling », (Altmann, 1974), réalisé durant 2 mn (5 mn pour les oiseaux équipés d'émetteurs) sur des individus tirés au

hasard dans les groupes. La durée et les séquences de comportement étaient relevées à la seconde près. 620 observations individuelles ont été effectuées entre 1997 et 1999 dans 136 groupes localisés à l'occasion des captures ou des prospections hivernales et offrant de bonnes conditions d'observation. Les types de comportement relevés étaient les suivants : alimentation, vigilance, déplacement, toilettage, repos (debout ou couché), comportement agonistique (agression, poursuite). Une séquence comportementale particulière, appelée « phase d'alimentation », a été définie comme une séquence d'alimentation seulement interrompue par des déplacements et des phases de vigilance. La décomposition de ces phases d'alimentation a été utilisée pour étudier l'effort de vigilance des individus.

RÉSULTATS

Dynamique annuelle du couvert végétal sur différents milieux

La hauteur du couvert végétal est susceptible de jouer un rôle important dans l'utilisation des habitats herbacés par les outardes, qui évitent en règle générale les couverts dépassant 40 cm de haut. Afin de mettre en relation la hauteur du couvert végétal et l'utilisation des habitats par les outardes, l'évolution de la hauteur moyenne de la végétation a été enregistrée sur les différents types d'habitats entre janvier et décembre 1999. Les résultats montrent une nette différence de phénologie du couvert entre habitats pastoraux et non pastoraux (fig. 1). La hauteur moyenne sur habitats pastoraux ne dépasse qu'exceptionnellement le seuil de 40 cm sur l'ensemble du cycle annuel (fig. 1a). Sur les *coussouls* et les friches, la hauteur du couvert est stable tout au long de l'année du fait de l'absence de travail du sol et du contrôle de la repousse par le pâturage. Sur les herbages, de fortes disparités de hauteurs entre parcelles apparaissent au printemps, liées à l'échelonnement des dates de mise en pâturage. Sur le seul critère de hauteur de la végétation, les habitats pastoraux restent donc potentiellement favorables aux outardes sur toute la durée du cycle annuel. À l'inverse, la hauteur de végétation des habitats non pastoraux (prairies et cultures à grain) montre une forte saisonnalité (fig. 1b). Pour les prairies, la hauteur moyenne dépasse 40 cm entre avril et juin ; là encore, les disparités importantes entre parcelles s'expliquent par l'échelonnement des dates de première fauche en mai. Les cultures à grain deviennent

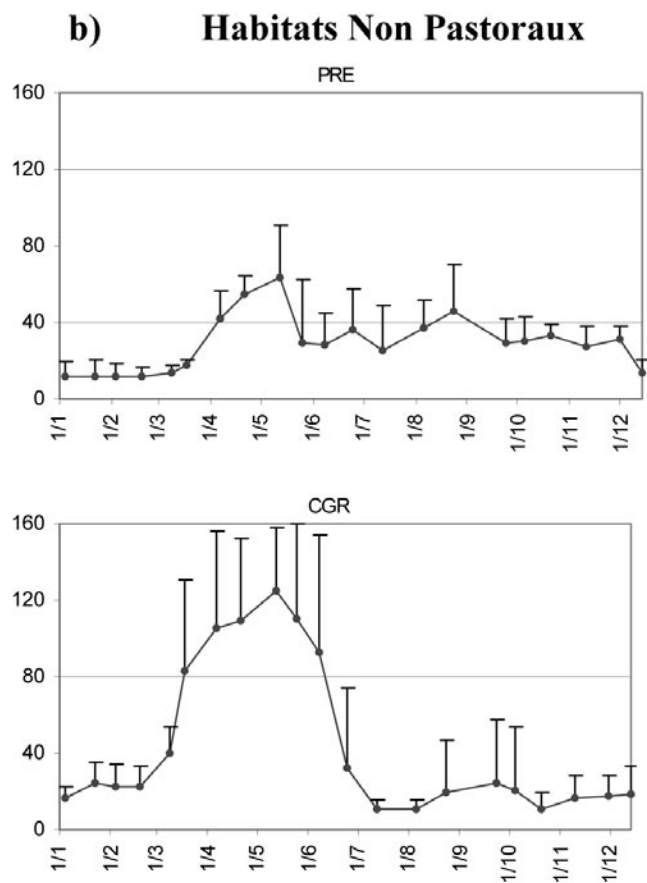
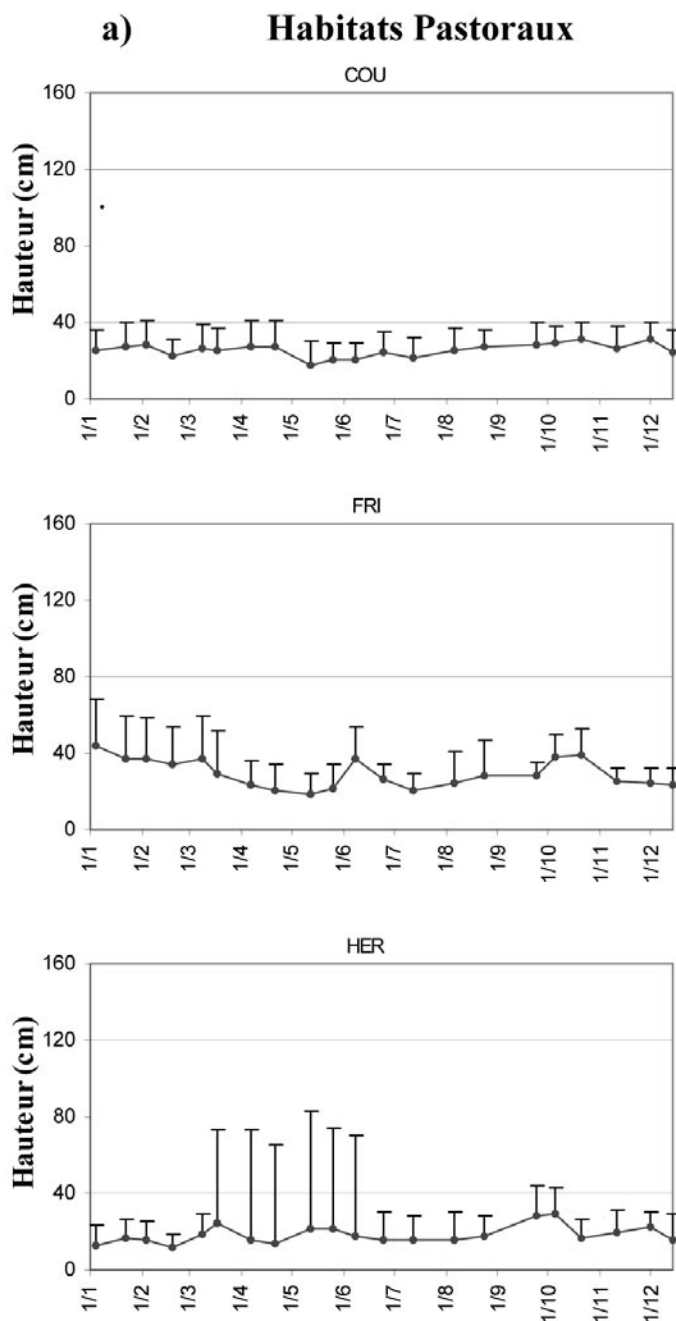


Figure 1. Evolution des hauteurs moyennes du couvert herbacé (en cm) entre janvier et décembre 1999.

Phénologie de la végétation sur (a) les habitats pastoraux : COU, coussouls ; FRI, friches ; HER, herbages et (b) les habitats non pastoraux : PRE, prairies ; CGR, cultures à grain. Moyennes établies à partir des mesures sur 8 parcelles de chaque type d'habitat. Les barres représentent les écarts-types.

Figure 1. Evolution of mean vegetation height (in cm) between January and December.

Vegetation phenology for (a) pastoral habitats: COU, coussoul; FRI, set-aside and fallow land; HER, grazed crops; and (b) for non pastoral habitats: PRE, hay-fields; CGR, grain crops. Mean computed from measures on 8 fields of each habitat type. Bars show standard deviation.

inaccessibles dès le mois de mars et le demeurent jusqu'à la moisson en juin, où quelques observations d'outardes ont été effectuées sur des chaumes et restent possibles jusqu'au labour d'automne. Il est à noter que les parcelles de cultures à grain sur lesquelles les mesures de végétation ont été effectuées ne comprennent que des céréales d'automne et du colza ; les cultures sarclées (tournesol, maïs) et les céréales de printemps sont accessibles aux outardes en début de printemps, mais ces types de culture sont rares en Crau.

Utilisation des habitats par les outardes au cours du cycle annuel

Le suivi des outardes équipées d'un émetteur a permis d'établir un profil de l'utilisation des habitats par les individus sur l'ensemble du cycle annuel. Pour cette étude, seuls les pointages individuels suffisamment précis pour certifier le type d'habitat utilisé ont été retenus (2 518 pointages sur un total de 64 individus suivis entre mai 1998 et juillet 2000). Les observations d'individus équi-

pés effectuées au cours des sessions de capture ont été exclues de l'analyse. La figure 2 montre les proportions de pointages sur différents types d'habitat par période de 45 jours (regroupées en 3 saisons : reproduction, post-nuptial et hiver), sur l'ensemble des mâles et femelles équipées. Pendant la période principale de reproduction (1^{er} mai-15 juin ; REP1 sur la fig. 2), les habitats pastoraux abritent la quasi-totalité des pointages (voir également Wolff *et al.*, 2001). Les *coussouls* et les friches sont les deux habitats les plus utilisés à cette période ; les herbages, bien que très attractifs, n'abritent qu'une faible proportion des pointages en raison de leur faible disponibilité sur le site d'étude. En période inter-nuptiale, bien que les *coussouls* et les friches restent globalement dominants en terme de fréquence des pointages, les prairies et les cultures à grain montrent des pics ponctuels d'utilisation par les outardes ; les prairies sont notamment fréquentées en fin de période de reproduction (jusqu'à 50-60 % en 1998 et 2000) et dans une moindre mesure en fin d'hivernage. Les cultures à grain sont quant à elles exclusivement utilisées en hiver (jusqu'à 36 % des pointages au milieu de l'hiver 1998/99) ; il s'agit essentiellement de jeunes colzas et de céréales d'automne.

Complémentarité entre alimentation et sécurité en hiver

Diverses observations effectuées au cours du travail de terrain suggèrent que les habitats non pastoraux, et plus généralement l'ensemble des habitats herbacés modifiés (friches, herbages, prairies et cultures à grain), jouent un rôle capital pour l'alimentation des outardes en hiver. Cette hypothèse repose sur l'assiduité des groupes hivernants dans leur fréquentation de ces habitats à certaines périodes de l'hiver, mise en évidence notamment au cours des sessions de capture. En effet, bien que les groupes passent la majorité de leur temps sur les *coussouls*, des incursions répétées ont lieu sur des parcelles d'habitats modifiés ; par exemple, entre le 22 février et le 10 mars 1998, une prairie de 9 ha a reçu en moyenne 7 visites de groupes d'outardes (min. 2-max. 14) chaque après-midi (durée d'observation moyenne 3 heures), pour des tailles de groupes atteignant plus de 700 individus (moyenne 130 individus ; écart-type 176). L'utilisation de ces habitats est vraisemblablement due à des différences de productivité entre *coussouls* et habitats modifiés. En effet, la productivité des *coussouls* est globalement faible (700-1500 kg matière sèche/ha/an, Bourrelly *et al.*, 1983 ; Fabre, 1998a), et principalement répartie en deux pics,

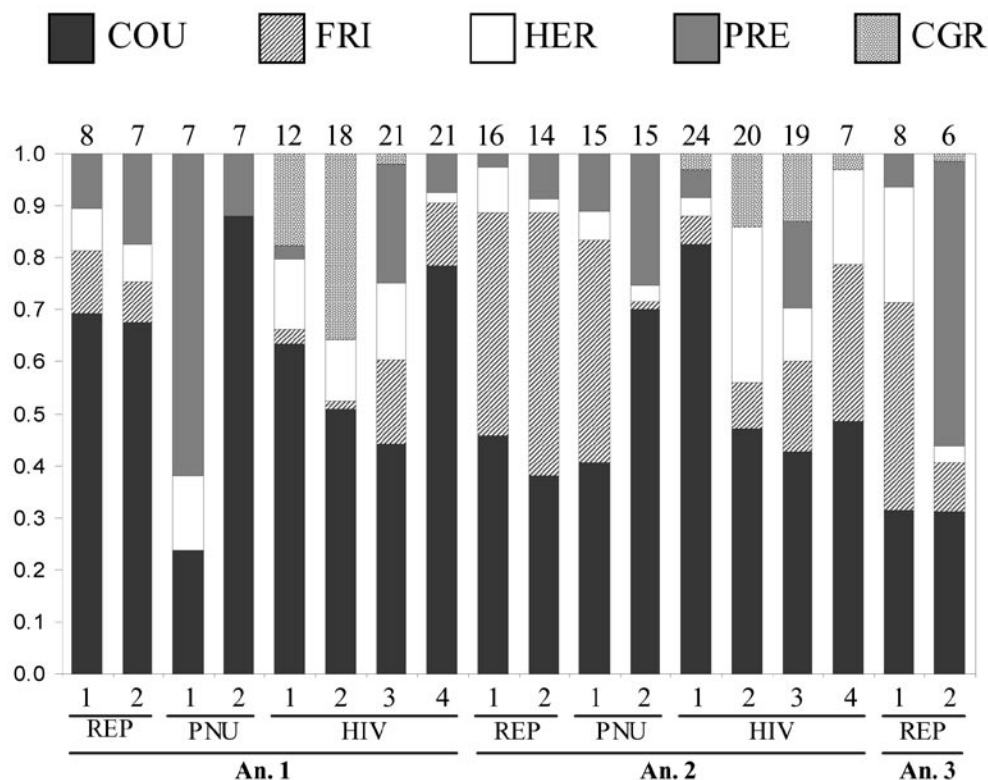


Figure 2. Profil d'utilisation des habitats par les mâles et les femelles équipés (mai 1998 à juillet 2000).

Les proportions de chaque type d'habitat sont représentées par périodes de 45 jours, du 1^{er} mai 1998 au 31 juillet 2000. Le début des cycles annuels (An.) est pris au 1^{er} mai. REP, reproduction ; PNU, post-nuptial ; HIV, hiver. Les chiffres indiquent le nombre d'individus suivis à chaque période. Codes habitats comme pour la figure 1.

Figure 2. Profile of habitats used by radio-tracked males and females (May 1998 to July 2000).

Proportional use of each habitat is shown for 45-day periods, from May 1, 1998 to July 31, 2000. The beginning of year-cycles (An.) is taken at May 1. REP, breeding; PNU, post-breeding; HIV, winter. Figures represent the number of radio-tracked individuals during each time-period. Habitat codes as in figure 1.

au printemps et à l'automne ; la croissance végétale sur coussouls est nulle en hiver (fig. 3), ne débutant selon les années qu'en mars ou avril (Fabre, 1998a ; Molénat *et al.*, 1998). En hiver, la biomasse de matériel vert sur *coussoul* (hors graminées, peu consommées par les outardes) est environ quatre fois plus faible qu'au printemps (Bourrelly *et al.*, 1983), et il est vraisemblable que la disponibilité nutritionnelle pour les outardes (jeunes pousses) puisse devenir plus particulièrement faible lors d'hivers secs (cas des hivers 1997/98 et 1998/99). À l'inverse, les cultures semées à l'automne (herbages annuels, céréales, colza) émergent dès le mois de novembre et présentent une croissance plus ou moins continue durant toute la durée de l'hiver, offrant aux outardes une source abondante de nourriture tant que la hauteur de végétation permet leur exploitation ; de même, l'arrêt progressif du pâturage sur les prairies dès le mois de février permet une repousse exploitable par les outardes en fin d'hiver.

On devrait donc s'attendre à ce que les habitats modifiés soient massivement fréquentés par les outardes. Dans la zone nord-est, ces habitats restent cependant relativement peu fréquentés par rapport au *coussoul* ; malgré sa faible productivité, celui-ci semble donc avoir sa propre fonction dans l'écologie hivernale des outardes. L'hypothèse que nous formulons, fondée sur la structure du paysage au sein de la zone principale d'hivernage des outardes, est la suivante : en Crau, les zones de culture sont en règle générale caractérisées par un dense réseau de haies arborées, essentielles pour éviter le dessèchement de la végétation occasionné par le fort vent de nord. La taille des parcelles cultivées est variable, mais la plupart ne dépassent pas quelques dizaines d'hectares. Ce type d'environnement est peu favorable aux outardes, et plus généralement aux espèces accoutumées à de larges espaces (voir p. ex. Tourenq *et al.*, 2001). À l'inverse, les parcelles de *coussouls* forment de grands blocs dépourvus

d'obstacles visuels ; dans le nord-est, leur taille moyenne est de 310 ha (min. 50 ha, max. 860 ha). Il est donc possible que le patron d'utilisation des habitats par les individus en hiver résulte d'un compromis entre des ressources alimentaires plus abondantes sur habitats modifiés et une sécurité plus importante sur les grandes parcelles de *coussoul*.

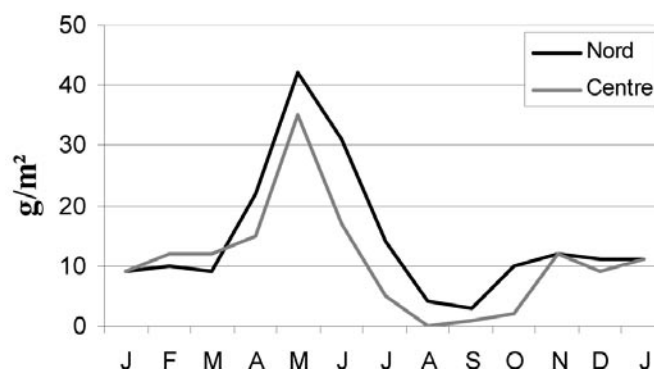
Pour tester cette hypothèse, j'ai comparé le taux de vigilance des individus sur des parcelles de différentes tailles, toutes situées dans la zone nord-est. Cette analyse a été conduite à partir des focales individuelles enregistrées au cours des hivers 1997/98, 1998/99 et 1999/00. Afin d'étudier spécifiquement le compromis entre alimentation et vigilance, seul le temps de vigilance au cours des phases d'alimentation a été pris en compte (exclusion des phases d'activités de confort). Les surfaces de parcelles ont été définies comme la surface du plus grand polygone convexe dépourvu d'éléments linéaires (haies arborées ou arbustives, levées de pierres) dans lequel la parcelle fréquentée était incluse. Les observations ont été réalisées sur 13 parcelles d'habitat modifié (surface moyenne 49 ha, min. 2 ha, max. 224 ha) et 7 parcelles de *coussoul* (moyenne 199 ha, min. 51 ha, max. 321 ha). Les parcelles ont été regroupées en 3 classes de taille : 2 à 10 ha (3 parcelles, habitats modifiés seulement), 40 à 100 ha (7 habitats modifiés, 3 *coussouls*), et 200 à 320 ha (2 habitats modifiés, 4 *coussouls*). Afin de tenir compte de la non indépendance des observations individuelles au sein d'un même groupe, l'analyse a été conduite sur le pourcentage de temps passé en vigilance au cours des phases d'alimentation, moyenné sur toutes les focales individuelles réalisées dans chaque groupe (n=136 groupes). Les données ont été analysées par la procédure GLM du logiciel SAS (SAS Institute, 1994), en faisant une régression du pourcentage moyen de temps passé à la vigilance en fonction de la classe de taille de parcelle, du type de

Figure 3. Phytomasse verte sur *coussoul*, hors graminées (d'après Bourrelly *et al.*, 1983)

Evolution de la biomasse végétale verte des espèces non-graminées sur une station du nord-est (Nord) et du sud (Centre) de la Crau au cours du cycle annuel. On note le pic principal de croissance de mars à juin, le pic secondaire en septembre-octobre et l'absence de croissance de la végétation en hiver.

Figure 3. Biomass of green material on *coussoul*, graminaceous species excepted (after Bourrelly *et al.*, 1983)

Evolution of green phytomass of non-graminaceous species on a plot in the north-east of the Crau (Nord) and a plot in the south (Centre) along the annual cycle. Note the main growth peak from March to June, the secondary peak in September-October, and the absence of vegetation growth in winter.



	SC Type III	ddl	Valeur F	P
Habitat	70,3	1	0,535	0,47
Classe de surface	970,7	2	3,68	0,028
Log taille groupe	5 257,2	1	39,9	<0,0001

milieu (*coussoul* ou modifié), et du logarithme de la taille du groupe. Le pourcentage moyen par groupe de temps consacré à la vigilance au cours des phases d'alimentation en hiver est principalement influencé par la taille du groupe (tableau 2). Le taux de vigilance individuel moyen diminue fortement dans les groupes de grande taille ; ce phénomène est couramment observé chez les vertébrés sociaux, et est généralement interprété comme une répartition de la vigilance entre individus (« many-eye hypothesis », Lima, 1995 ; Roberts, 1996 ; Arenz & Leger, 2000 ; Treves, 2000). Quand l'effet de la taille de groupe est contrôlé, l'effet de la taille de parcelle influence significativement le taux de vigilance moyen, tandis que l'effet du type de milieu n'est pas significatif (tableau 2). Le taux de vigilance moyen est significativement plus élevé dans les parcelles de moins de 10 ha que dans les parcelles de plus de 200 ha (27 % et 18 % de vigilance en moyenne, respectivement ; $P < 0,01$; fig. 4).

La fréquentation de parcelles de petite taille, où la visibilité est limitée par la proximité des haies, semble donc bien associée à un coût en terme de vigilance. Cette aug-

Tableau 2. Analyse du taux de vigilance en phase d'alimentation en hiver. Analyse GLM du pourcentage de temps moyen consacré par chaque individu à la vigilance au cours des phases d'alimentation dans chaque groupe. Habitat, coussoul ou habitat modifié. Taille de l'échantillon : $n = 136$ groupes.

Table 2. Analysis of vigilance during feeding phases in winter. GLM analysis of mean time ratio that individuals devote to vigilance during feeding phases in each group surveyed, according to habitat (coussoul or modified habitats), field size and Log group size. Sample size; $n = 136$ groups.

mentation du temps alloué aux comportements anti-prédateurs par les individus sur les petites parcelles résulte selon toute vraisemblance de la perception d'un risque plus élevé (Lima & Bednekoff, 1999), liée à l'impossibilité de détecter un danger éventuel à longue distance. Si la perception du risque entraîne une augmentation de la vigilance, il est raisonnable de penser qu'elle se traduit également par une exacerbation des comportements de réactions au danger. Ce phénomène est sensible chez les outardes, où l'envol des groupes se nourrissant sur des petites parcelles peut être provoqué par des phénomènes anodins auxquels elles sont peu sensibles en temps normal (passage d'un avion, cris de pie, etc.). En conséquence, le temps de stationnement doit être d'autant plus court que la parcelle est petite. Les quelques données quantitatives disponibles, malgré un échantillonnage insuffisant et déséquilibré, suggèrent l'existence d'une telle tendance (fig. 5) : le temps moyen de stationnement des groupes sur deux parcelles de moins de 10 ha ne dépasse pas 20 mn, contre près de deux heures pour une parcelle de 55 ha.

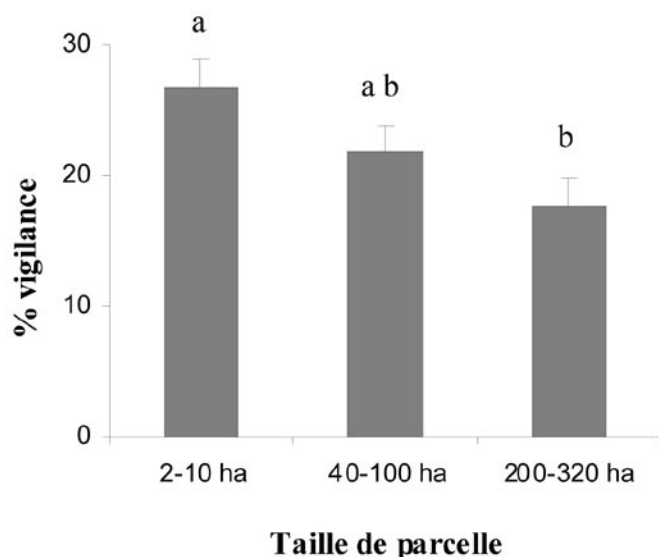


Figure 4. Taux de vigilance en phase d'alimentation en fonction de la taille de parcelle.

Moyenne du pourcentage de vigilance individuel (+ erreur standard) en fonction de la classe de taille de parcelle. Paramètres estimés par le modèle GLM du Tableau 2. Les lettres représentent les classes ne différant pas significativement entre elles.

Figure 4. Relative vigilance time during feeding phases according to field size.

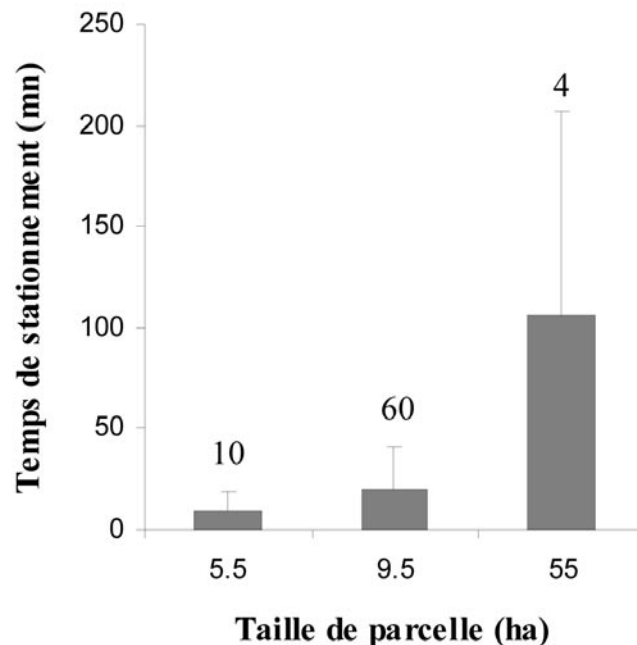
Mean relative individual vigilance time (+ SD) for three classes of field-sizes. Parameters estimated by GLM model of Table 2. Letters show classes which do not significantly differ from each other.

Figure 5. Temps moyen de séjour des groupes d'outardes sur trois parcelles d'habitats modifiés de différentes tailles.

Temps moyen de séjour (+ écart-type) calculé pour 74 groupes sur les trois parcelles cultivées utilisées pour la capture (temps entre l'arrivée et l'envol, à l'exclusion des envols provoqués par les observateurs). Les chiffres indiquent le nombre de groupes dans l'échantillon. Les différences de temps de séjour entre les trois parcelles sont marginalement significatives (Test de Kruskal-Wallis, $P=0,07$).

Figure 5. Mean stopover duration of bustard wintering groups on three cultivated fields of different sizes.

Mean stopover duration (+SD) computed for 74 groups on three cultivated fields used for capturing bustards (time between arrival and take off, except for groups disturbed by the observer). Figures stand for number of groups in the sample. Differences in stopover duration between the three fields are marginally significant (Kruskal-Wallis test, $P=0,07$).



Complémentarité des habitats dans le temps pendant l'hivernage

Deux paramètres du couvert végétal influencent l'attractivité des habitats modifiés, et plus particulièrement des habitats cultivés, pour les outardes en hiver : la productivité végétale et la hauteur du couvert. L'exploitation des habitats cultivés devient rentable pour les outardes dès que la production végétale offre des ressources suffisantes, mais devient impossible quand la végétation devient trop haute et/ou trop dense. La phénologie de la végétation dans les habitats cultivés varie d'un type d'habitat à l'autre, mais aussi d'une parcelle à l'autre dans un même type d'habitat, selon la date de semis pour les herbages annuels et les cultures à grain et selon la mise en pâturage pour les prairies.

L'exploitation d'un type d'habitat cultivé n'est donc pas possible sur toute la durée de l'hiver, et les outardes doivent s'adapter aux variations de disponibilité alimentaire. Ce phénomène est illustré dans la figure 6 pour quelques individus représentatifs de l'ensemble des individus suivis en hiver. Pour la femelle 12 et le mâle 17, dont le domaine vital est situé dans la zone de mosaïque *coussouls*-cultures (nord-est), on note à l'échelle de l'hiver un changement dans le type d'habitat cultivé utilisé en alternance avec le *coussoul* : culture à grain (colza) puis prairie pour la femelle, et culture à grain puis herbage pour le mâle. Le mâle 45, établi dans la zone nord-ouest

dominée par les cultures, demeure constamment sur des parcelles d'habitat cultivé de grande taille (min. 34 ha, max. 1667 ha, moyenne 92 ha). Il change néanmoins d'habitat à deux reprises au cours de l'hiver, d'abord d'une prairie à une friche, puis à un herbage.

La disponibilité des habitats cultivés pour l'alimentation en hiver semble donc hétérogène dans le temps et dans l'espace. En raison de la rapidité de la croissance végétale sur ces habitats, la fenêtre temporelle au cours de laquelle une parcelle peut être utilisée par les outardes n'est que de quelques semaines, entre le début de la croissance de la végétation et le moment où la hauteur du couvert devient trop importante. Ces fenêtres d'ouverture à l'exploitation sont cependant décalées dans le temps en fonction de la gestion agronomique ou pastorale de chaque parcelle et des différents types d'habitats cultivés. Les outardes sont contraintes de s'adapter au caractère éphémère de la production de ressources en recherchant régulièrement de nouveaux sites où elles peuvent s'alimenter.

Influence de la mosaïque sur la distribution hivernale

L'utilisation d'une grande diversité d'habitats par les individus en hiver semble donc bien résulter d'une forte contrainte sur la sélection de l'habitat, liée à la ségrégation spatiale de ressources essentielles. Pour subvenir à l'ensemble de leurs besoins et ainsi optimiser leurs chances

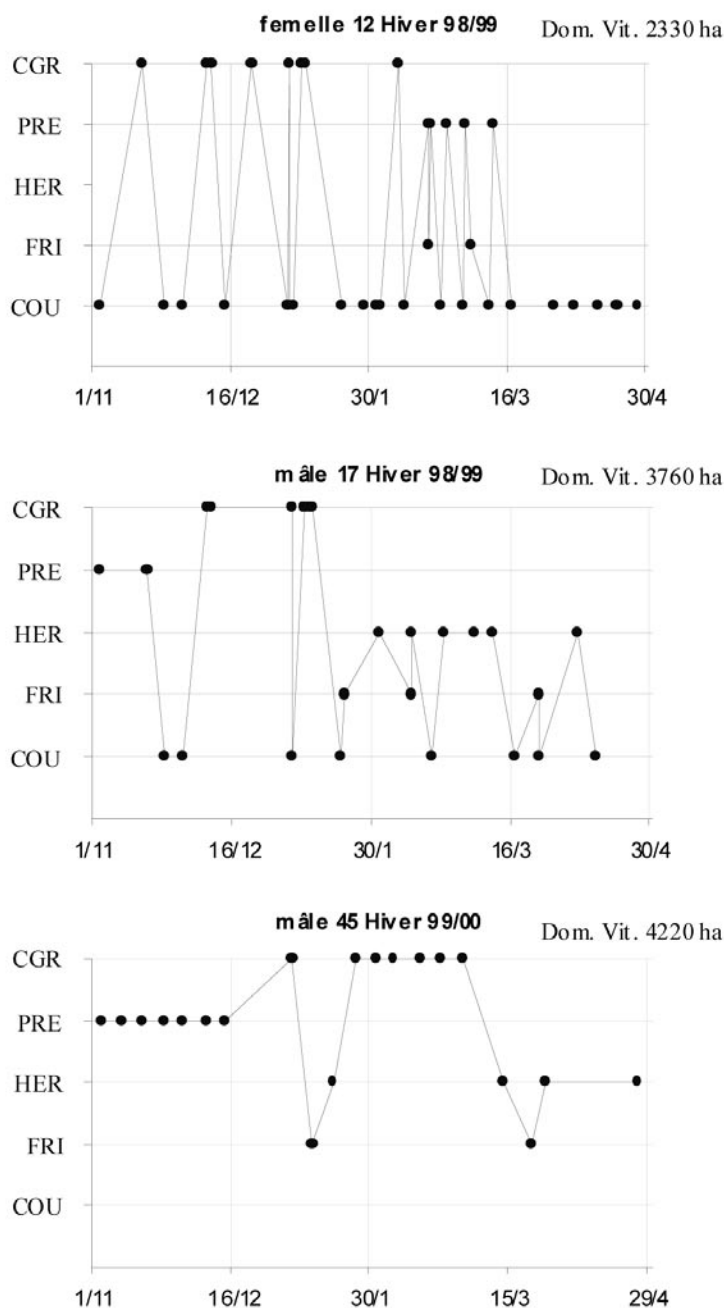


Figure 6. Exemples de profils individuels d'utilisation des habitats en hiver. Séquences de pointages pour trois individus au cours des hivers 98/99 et 99/00. La saison hivernale est découpée en 4 périodes de 45 jours. La taille des domaines vitaux indiquée a été calculée à partir de la méthode des polygones convexes. Les domaines vitaux des individus 12 et 17 sont situés dans la zone nord-est du site d'étude (mosaïque coussouls-habitats modifiés), celui de l'individu 45 est dans la zone nord-ouest (dominée par les habitats modifiés).

Figure 6. Examples of individual profiles of habitat use in winter. Sequences of radio fixes for three individuals during winters 98/99 and 99/00. The winter season is split into four 45-day time periods. Home-range size (Dom. Vit.) was calculated using the convex polygon method. Home-ranges of individuals 12 and 17 are located in the north-east zone of the study site (mosaic of coussoul and other agro-pastoral habitats), whereas that of individual 45 lies in the north-west zone (dominated by other agro-pastoral habitats).

de survie et de reproduction future, les individus doivent utiliser en alternance plusieurs types d'habitats leur offrant des ressources complémentaires. Sur l'ensemble de la période hivernale, ce phénomène est accentué par une disponibilité irrégulière des ressources alimentaires dans les habitats modifiés, contraignant les individus à changer régulièrement de site d'alimentation. L'utilisation de différents types d'habitat étant une nécessité pour les outardes hivernant en Crau, les déplacements entre parcelles pourraient donc constituer une forte contrainte en raison des dépenses énergétiques qu'ils entraînent. La mosaïque de *coussouls* et de différents types d'habitat modifiés, qui caractérise la zone nord-est du site d'étude, serait donc la plus favorable à cet égard, puisque la proximité des différents types d'habitat permet de limiter les distances de déplacement. Ce phénomène explique vraisemblablement les différences d'abondance d'outardes entre les trois zones du site d'étude en hiver, les effectifs hivernants les plus élevés étant rencontrés dans la zone nord-est (fig. 7). Dans le sud de la plaine, les grandes parcelles peu fragmentées de *coussoul* ne comptent qu'un faible nombre d'outardes ; les quelques groupes présents sont en majorité localisés en bordure des zones cultivées, alors que la partie centrale de la « Grande Crau » est très peu fréquentée. La zone nord-ouest compte quelques grands groupes, répartis sur quelques grandes parcelles cultivées dans des secteurs non bocagers leur fournissant à la fois nourriture et sécurité.

Distribution des outardes en reproduction sur coussouls et friches

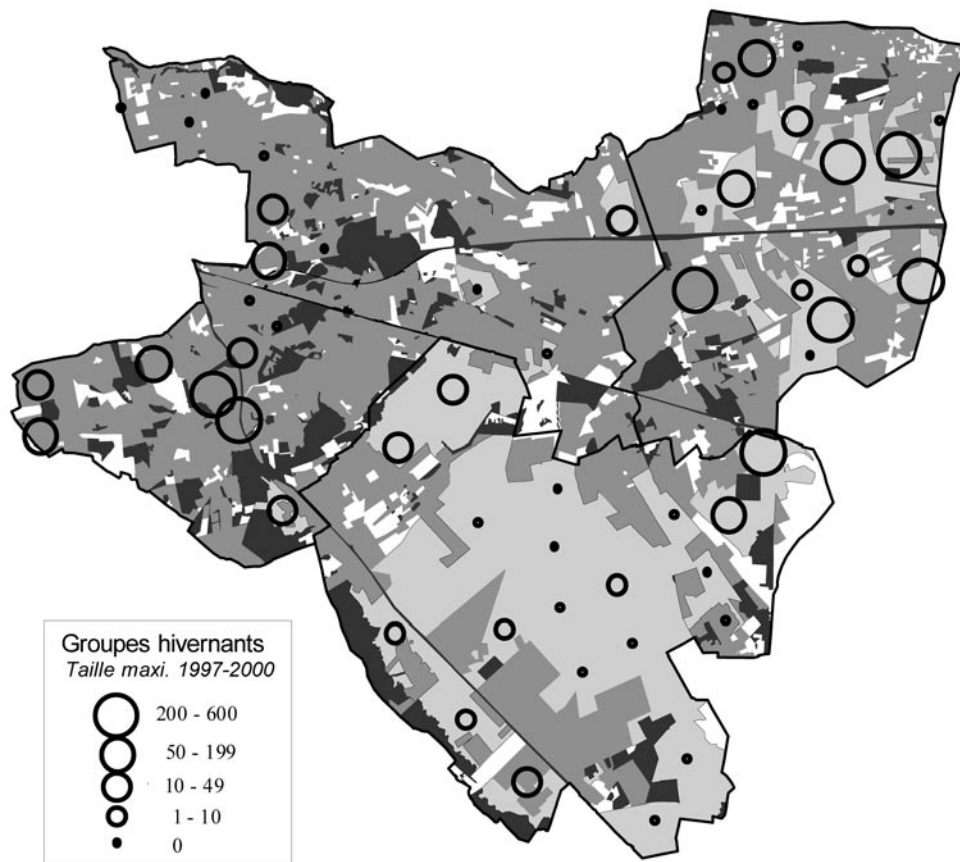
Les prospections extensives effectuées en 1998 et 1999 ont montré que les densités relatives de mâles sur *coussouls* et sur pâturages modifiés (friches et herbages) ne sont pas du même ordre dans les différentes zones géographiques du site d'étude (Wolff *et al.*, 2001). Dans la zone sud dominée par les *coussouls*, les densités sur *coussoul* (1,4 mâles/km²) sont deux fois plus faibles que sur pâturage modifié (environ 3 mâles/km²), alors que dans la zone mosaïque du nord-est les densités sont similaires sur les deux types de pâturage (6 à 7 mâles/km²). Ce contraste dans l'expression des préférences d'habitat chez les mâles suggère que les *coussouls* pourraient être moins attractifs que les pâturages modifiés lorsqu'ils sont dominants dans le paysage, mais que ce handicap s'estompe lorsque les proportions relatives des deux types d'habitat pâturé sont plus équilibrées : les pâturages modifiés ne représentent en effet que 17 % des pâturages dans le sud, contre 40 % dans le nord-est. Plusieurs caractéristiques

Figure 7. Localisation des groupes d'outardes sur le site d'étude au cours des comptages d'hiver.

Le diamètre des cercles est proportionnel à la taille maximale des groupes observés au cours de trois comptages hivernaux (97/98, 98/99 et 99/00). Assolement : gris clair, coussouls ; gris intermédiaire, habitats agro-pastoraux modifiés ; gris foncé, autres (urbain, industriel) ; blanc : non déterminé.

Figure 7. Location of bustard groups at the study site during winter censuses.

The diameter of each circle is proportional to maximal group size recorded over three winter censuses (97/98, 98/99 and 99/00). Land-uses: light gray, coussouls; medium gray, other agro-pastoral habitats; dark gray, non-agricultural land; white, undetermined.



des pâturages modifiés permettent de penser que ressources alimentaires et/ou couvert végétal peuvent y être plus attractifs pour les outardes : d'une part, en raison de l'épierrage en surface pratiqué lors du défrichage du coussoul, le recouvrement de la végétation est potentiellement plus important sur friches et herbages ; d'autre part, la fertilisation passée des friches (Römermann *et al.*, ce volume), ou régulière (pour les herbages), se traduit vraisemblablement par une productivité végétale plus élevée que sur le *coussoul*, accompagnée d'une plus grande abondance et /ou diversité d'insectes phytophages (voir Fadda *et al.*, ce volume) ; enfin, l'important recouvrement sur les *coussouls* de *Brachypodium retusum*, graminée très riche en silice et non consommée par les outardes, qui est absente des cultures et stades post-cultureaux (Buisson *et al.*, ce volume). Les données historiques sur la population d'outardes en Crau suggèrent par ailleurs un lien entre la colonisation des *coussouls* du sud au début des années 1970 et l'extension des surfaces de friche dans cette zone en raison de la rotation des cultures maraîchères de plein champ développées sur le *coussoul* (Schulz, 1980 ; von Frisch, 1980) ; (Cheylan *et al.*, 1983). L'historique de la population d'outardes et les patrons actuels de distribu-

tion convergent donc vers une double hypothèse concernant la sélection de l'habitat chez les mâles d'outardes en Crau : (1) les pâturages modifiés seraient plus attractifs que les *coussouls* ; (2) la présence de pâturages modifiés contribuerait à augmenter les densités sur les *coussouls* alentours. Cette double hypothèse a été testée en examinant l'influence de la proximité de parcelles de pâturages modifiés sur les densités de mâles chanteurs sur *coussoul*.

Le nombre moyen de mâles localisés en 1998 sur les carrés de *coussoul* de 250 x 250 m diminue significativement avec l'augmentation de la distance au plus proche pâturage modifié. Lorsque l'effet distance est contrôlé, le nombre moyen de mâles sur *coussoul* demeure significativement plus élevé dans le nord-est que dans le sud, suggérant que l'effet de la distance au plus proche pâturage modifié ne contribue qu'en partie à la différence de densité de mâles entre zones ; même pour les carrés situés à proximité d'un pâturage modifié (< 750 m), l'abondance de mâles sur *coussoul* est 70-80 % plus faible en zone sud que dans le nord-est. L'interaction entre les effets zone et distance n'est pas significative (tableau 3). Lorsque l'analyse est effectuée séparément dans chaque zone, la

Echantillon	Facteurs	ddl	Valeur χ^2	P
Site d'Etude	Log distance à pâturage modifié	1	5.00	0.025
(n=1053)	Zone	1	42.85	<0.0001
	Zone x Distance	1	0.89	0.34
Zone Nord-Est	Log distance à pâturage modifié	1	0.84	0.36
(n=248)				
Zone Sud	Log distance à pâturage modifié	1	4.98	0.026
(n=805)				

Tableau 3. Analyse de l'abondance de mâles sur coussouls en 1998 en fonction de la distance à la plus proche parcelle de pâturage modifié et de la zone géographique. Régression Poisson du nombre moyen de mâles par carré de 250 x 250 m sur coussoul au cours de la prospection 1998. La régression est conduite d'abord sur la totalité de l'échantillon, puis l'effet de la distance aux pâturages modifiés est testé séparément dans chaque zone. Les valeurs de χ^2 testent la significativité des rapports de vraisemblance pour chaque facteur spécifié, en utilisant des contrastes de type III (procédure GENMOD, SAS Institute, 1994). ddl, degrés de liberté ; n, taille de l'échantillon.

Table 3. Analysis of male abundance on coussoul in 1998, according to the distance to the nearest modified pasture and to geographical zone. Poisson regression of the mean number of males per 250 x 250 m square of coussoul recorded during the 1998 census. Regression is first computed on the whole sample, then the effect of distance to the nearest modified pasture is tested separately within each geographical zone. χ^2 values test for the significance of likelihood ratios for each specified factor, using type-III contrasts (procédure GENMOD, SAS Institute, 1994). ddl, degrees of freedom ; n, sample size.

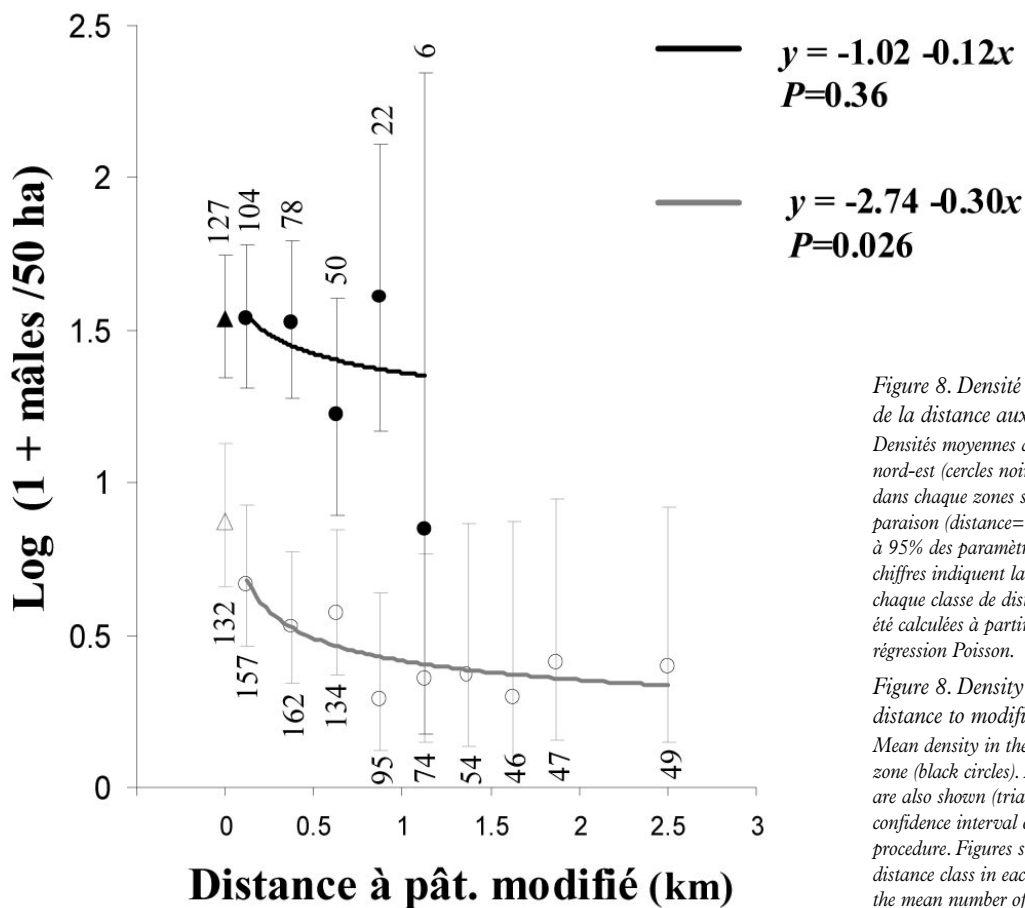


Figure 8. Densité de mâles sur coussoul en 1998 en fonction de la distance aux pâturages modifiés. Densités moyennes dans la zone sud (cercles blancs) et dans la zone nord-est (cercles noirs). Les densités moyennes sur pâturages modifiés dans chaque zones sont également représentées (triangle) pour comparaison (distance=0). Les barres représentent l'intervalle de confiance à 95% des paramètres estimés par le modèle sous GENMOD. Les chiffres indiquent la taille de l'échantillon (nombre de carrés) pour chaque classe de distance dans chaque zone. Les densités moyennes ont été calculées à partir du nombre moyen de mâles par carré estimé par régression Poisson.

Figure 8. Density of males on coussoul in 1998 according to distance to modified pastures. Mean density in the south zone (white circles) and in the north-east zone (black circles). Mean densities on modified pastures in each zone are also shown (triangle) for comparison (distance=0). Bars show 95% confidence interval of the parameters estimated using GENMOD procedure. Figures stand for sample size (number of squares) for each distance class in each zone. Mean densities have been calculated using the mean number of males per square estimated by Poisson regression.

diminution du nombre moyen de mâles avec la distance au plus proche pâturage modifié n'est pas significative dans le nord-est (tableau 3), où la plage de variation de distance est réduite du fait de la fragmentation plus importante des parcelles de *coussoul* dans cette zone (classe de distance maximum 1 250 m ; fig. 8). Dans le sud, l'abondance de mâles sur coussouls situés à plus de 750 m d'un pâturage modifié est en moyenne deux fois plus faible que sur les *coussouls* situés à moins de 750 m d'un pâturage modifié (fig. 8).

Les analyses de densités d'outardes en fonction de la répartition des pâturages modifiés montrent que l'abondance d'outardes sur les *coussouls* augmente en fonction de la quantité de pâturages modifiés disponible dans un rayon de quelques centaines de mètres. Le fait que cette influence soit perceptible au sein de chaque zone géographique du site d'étude montre que les variations d'abondance d'outardes entre zones sont au moins en partie liées à l'influence du contexte paysager à l'échelle locale. Les résultats suggèrent néanmoins que les variables paysagères mesurées n'expliquent pas totalement les différences d'abondance entre zones. Les patrons de distribution des outardes suggèrent donc que les pâturages modifiés agissent comme des « points d'attraction » capables d'accueillir de fortes densités d'outardes et de stimuler, dans un rayon de quelques centaines de mètres, l'exploitation d'habitats moins attractifs dans l'absolu.

DISCUSSION

Utilisation des habitats agricoles et pastoraux

En période de reproduction, les habitats pastoraux (*coussouls*, friches et herbages) abritent la quasi-totalité des mâles et des femelles. Plusieurs paramètres peuvent être invoqués pour expliquer l'absence d'utilisation des habitats non pastoraux (prairies et cultures à grain) par les outardes en période de reproduction : la hauteur et la densité du couvert végétal, incompatibles avec l'installation durable de territoires de reproduction, et une disponibilité alimentaire plus faible, notamment en arthropodes (voir Jiguet, 2001 dans le cas des plaines céréalières). L'inondation régulière des prairies de fauche est une contrainte supplémentaire, puisqu'elle empêche la nidification.

En période inter-nuptiale, où le régime alimentaire des outardes est principalement folivore, tous les types d'ha-

bitats agricoles et pastoraux herbacés sont fréquentés par les outardes. Certaines cultures, intensives (p. ex. le colza) ou extensives (herbages), paraissent jouer un rôle capital pour l'alimentation en hiver. L'importance des cultures dans l'écologie hivernale des outardes a également été mise en évidence en Espagne, où la plupart des groupes observés stationnent sur des cultures irriguées, notamment des luzernières (Otero, 1985 ; Morales, 2001).

L'intensification des habitats agricoles a donc des conséquences contrastées sur l'écologie de l'outarde : si elle est globalement néfaste en période de reproduction, certains habitats intensifs peuvent offrir une plus grande abondance de ressources alimentaires à d'autres périodes lorsqu'elles viennent à manquer sur des habitats gérés de manière plus extensive, où la production de ressources est plus sensible aux contraintes climatiques (voir également Hansson, 1979). Néanmoins, lorsque les habitats intensifs deviennent largement dominants à l'échelle du paysage, leur influence négative sur la reproduction devient limitante.

Diversité des habitats

La variété des habitats fréquentés par l'outarde en Crau témoigne de l'importance potentielle de la diversité des habitats au sein des paysages agricoles pour la conservation des populations de cette espèce. Les processus écologiques qui sous-tendent l'utilisation de multiples habitats sont néanmoins très différents selon l'échelle considérée.



Rassemblement d'outardes canepetières sur une prairie de fauche en fin d'hiver. Pendant la période critique de l'hivernage, cette espèce herbivore trouve une nourriture abondante sur différents milieux cultivés tels que prairies ou herbes de printemps.

Group of little bustards on a hay-field at the end of winter. During the harsh wintering season, this herbivorous species finds abundant food on various crop types, such as hay-fields or grazed crops.

— Diversité d'habitats dans l'espace : en période de reproduction, les individus sont territoriaux et se spécialisent sur un nombre restreint d'habitats (Wolff, non publié). Mâles et femelles utilisent les mêmes types d'habitat, malgré des exigences écologiques *a priori* contrastées (Wolff *et al.*, 2002). Chacun des trois types d'habitat pastoraux utilisés paraît fournir toutes les ressources nécessaires à la reproduction, bien que leur quantité et/ou leur qualité semblent plus élevées sur pâturage modifié que sur *coussoul*. La diversité des habitats en soi ne joue donc vraisemblablement aucun rôle fonctionnel majeur pendant la période de reproduction, et la distribution des outardes sur plusieurs habitats semble n'être que le reflet de la saturation des habitats les plus attractifs. En hiver, l'utilisation simultanée des *coussouls* et des cultures semble par contre répondre à un compromis entre ressources alimentaires et sécurité. La diversité d'habitat aurait donc une réelle importance fonctionnelle dans l'écologie hivernale de l'outarde en Crau. Néanmoins, cette complémentarité entre habitats est partiellement due à la structure bocagère des zones de culture en Crau, et n'est donc pas généralisable à l'ensemble des populations d'outardes ; en Espagne, certains groupes hivernants stationnent sur de grandes parcelles de luzerne pendant plusieurs semaines (Morales, 2001).

— Diversité d'habitat dans le temps : cet aspect est sans nul doute le plus déterminant dans l'écologie de l'outarde d'un point de vue fonctionnel. Les outardes

doivent en effet faire face à deux types de contrainte pour satisfaire leurs besoins à l'échelle du cycle annuel : d'une part, la variabilité de leurs propres exigences écologiques ; d'autre part, la variabilité temporelle de production des ressources par les différents habitats. Une plus grande diversité d'habitat assure aux individus une continuité dans la disponibilité de ressources à plusieurs échelles de temps. Premièrement, cette complémentarité peut se manifester à l'intérieur d'une même saison, c'est-à-dire à une échelle de temps où les exigences écologiques varient peu ; ceci est illustré par l'utilisation de différentes cultures pour l'alimentation à différentes périodes de l'hiver. Deuxièmement, cette complémentarité permet de répondre aux changements d'exigences écologiques entre saisons ; si les habitats cultivés offrent une alimentation végétale abondante en période inter-nuptiale, les *coussouls*, les friches et les jachères seraient par contre plus riches en arthropodes en période de reproduction et d'élevage des jeunes (Donázar *et al.*, 1993 ; Brickle *et al.*, 2000 ; Henderson *et al.*, 2001).

Contraintes spatiales et utilisation des habitats

La distribution des outardes en Crau est influencée par l'agencement des parcelles. La juxtaposition de différents types d'habitat à l'échelle de quelques centaines de mètres ou de quelques kilomètres est associée à de plus fortes den-



Poussin d'outarde canepetière âgé de quelques heures. Les poussins quittent le nid dans la journée qui suit leur naissance. Ils se nourrissent exclusivement d'insectes pendant deux semaines, et sont capables de voler en 25 à 30 jours.

Little bustard chick, a few hours old. Chicks leave the nest within a day after birth. They feed exclusively on insects during two weeks, and can fly within 25 to 30 days.

sités d'outardes tout au long du cycle annuel. En période de reproduction, mâles et femelles s'agrègent sur et autour des parcelles de pâturages modifiés. Les causes de l'agrégation des outardes sur les *coussouls* autour des pâturages modifiés n'ont pas été identifiées avec précision ; il est vraisemblable que le système d'appariement en lek soit impliqué (Jiguet, 2001), mais la part relative de ce phénomène par rapport à d'autres contraintes strictement liées à la distribution des ressources reste à déterminer. En hiver, la proximité de *coussouls* et de cultures permet vraisemblablement aux individus de diminuer les contraintes inhérentes aux allées et venues entre les deux types d'habitat.

Implication pour la conservation des populations d'outardes

128

Les résultats obtenus au cours de ce travail permettent de formuler certaines recommandations pour la gestion des populations d'outardes. Les principales implications sont les suivantes :

— Écologie de la reproduction : bien que certaines cultures intensives ne soient pas défavorables à l'outarde en période inter-nuptiale, les habitats pastoraux demeurent les plus attractifs pour la reproduction. La disparition des habitats pastoraux est vraisemblablement l'une des causes de la chute des effectifs dans les plaines céréalières françaises. Dans ces régions, les outardes se réfugient désormais dans des prairies semi-permanentes ou temporaires, où le succès de reproduction est faible en raison de la mécanisation de la fauche. S'il est capital de contenir (pour la Crau) ou d'inverser (pour les plaines céréalières) le développement des cultures intensives non utilisables par l'outarde, il est également nécessaire de contrôler les pratiques de gestion sur certains habitats très attractifs mais de mauvaise qualité en terme de succès reproducteur. Ces deux types de mesure ont été appliqués dans le cadre du « Programme expérimental de sauvegarde de l'Outarde canepetière et de la faune associée en France » (programme LIFE-Nature 96/F/003207), avec un certain succès (Jolivet, 2001). En Crau, les mesures de protection et de soutien au pastoralisme extensif appliquées sur les *coussouls* vont également dans le bon sens (Zone de protection spéciale, Réserve naturelle, et plusieurs mesures agro-environnementales). Néanmoins, deux types d'actions supplémentaires peuvent être envisagés : le maintien des surfaces pastorales situées hors du périmètre de protection (friches, jachères, herbages) ; la réduction du risque de piétinement des nids sur les herbages (voir Wolff, 2001).

— Écologie hivernale : les résultats obtenus en Crau mettent en évidence l'importance du paramètre sécurité

dans l'écologie hivernale de l'outarde. Ce paramètre est susceptible d'influencer l'efficacité des activités alimentaires et le temps de stationnement sur les sites d'alimentation. Les données obtenues en Crau sur les individus équipés d'émetteur montrent que près de 50 % de la mortalité adulte annuelle a lieu entre les mois de décembre et février (A. Wolff, données non publiées) ; le maintien ou le développement de conditions optimales d'hivernage en terme d'alimentation et de sécurité apparaît donc comme un objectif de gestion à ne pas négliger. Deux facteurs peuvent faire l'objet de mesures de conservation spécifiques : le dérangement, notamment sur les parcelles d'alimentation ; le maintien des grandes parcelles de cultures favorables dans des zones non bocagères, et éventuellement leur développement à proximité des *coussouls*. L'importance d'une disponibilité en parcelles riches en ressources alimentaires où le dérangement est limité peut être également invoquée pour les sites d'hivernage de la péninsule ibérique, et pour les sites de rassemblement automnaux des populations migratrices du centre-ouest de la France.

— Disponibilité des ressources alimentaires sur l'ensemble du cycle annuel : la production de ressources sur les habitats agricoles est par essence variable dans le temps. La spécialisation agricole et l'homogénéisation des pratiques aboutissent à la synchronisation de la productivité, et donc à une diminution de la disponibilité en ressources à certaines périodes de l'année. Trois phénomènes sont impliqués : l'homogénéisation des types de cultures annuelles ; la destruction du couvert végétal sur ces cultures après la récolte (déchaumage) et le labour récurrent des repousses jusqu'aux semées ; la disparition des habitats permanent et semi-permanent (prairies, parcours), qui maintenaient une biomasse végétale plus ou moins importante pendant toute l'année et permettaient d'assurer le minimum vital quand les ressources n'étaient pas disponibles sur les cultures annuelles. En plaine céréalière, ce problème a été traité dans le cadre du programme LIFE-Nature, en proposant des contrats visant à retarder le déchaumage des cultures pour conserver un couvert végétal attractif jusqu'au départ en migration des outardes. Le labour récurrent des parcelles en jachère entre avril et juin dans certaines parties de l'Espagne (Caballero, 2001) est sans aucun doute néfaste à la reproduction des outardes et d'autres oiseaux de plaine, et pourrait faire l'objet de mesures agro-environnementales. En Crau, la diversité des habitats disponibles permet apparemment une production de ressources alimentaires satisfaisante tout au long du cycle annuel, et cet aspect ne suscite donc pas d'inquiétude à l'heure actuelle.

*Pour une gestion intégrée
de la Réserve naturelle dans le paysage
agro-pastoral de Crau*

Jusqu'à un passé récent, les mesures de conservation de la faune en Crau sont restées centrées sur la protection des *coussouls*. Les premières mesures de conservation ont pris forme en 1990 par la déclaration en Zone de protection spéciale de 10 000 ha de *coussouls* et de 1 500 ha de friches post-culturelles, accompagnée dès 1992 de mesures de stabilisation foncière et de soutien aux activités pastorales (Programme LIFE « Crau sèche », Programme de mesure agro-environnementales, Boutin, 1998). La désignation en 2001 de la Réserve naturelle (RN) des *coussouls* de Crau sur 7 411 ha de *coussouls* constitue l'aboutissement de ces démarches. Bien que la protection durable des *coussouls* situés en dehors du périmètre de la RN reste à assurer, la progression des cultures sur le *coussoul* paraît avoir été définitivement enrayerée. Les études sur la faune et la flore accompagnant la mise en place progressive des mesures de protection ont également mis l'accent sur le fonctionnement de l'« écosystème *coussoul* » (voir université de Provence, 1983 ; CEEP, 1998). Bien que l'importance de la mosaïque de *coussouls* et d'habitats modifiés pour une partie de l'avifaune ait été reconnue assez tôt (Cheylan *et al.*, 1983), cette question est longtemps restée sans suite ; le *coussoul* a continué à être considéré comme un îlot, ou plutôt un archipel, perdu au milieu d'un océan de milieux globalement hostiles ou sans grand intérêt. L'étude de l'écologie de l'outarde en Crau donne une toute autre image du fonctionnement écologique du *coussoul*, où apparaissent des interrelations étroites avec les habitats modifiés qui l'entourent. Pour les outardes, la « matrice » qui entoure les fragments de *coussouls* résiduels est constituée pour partie d'habitats qui lui sont très favorables à diverses périodes du cycle annuel, et qu'elle utilise abondamment pour l'alimentation comme pour la reproduction. Le cas de l'outarde peut être considéré comme extrême, dans le sens où son apparition en Crau est justement lié à la mise en culture des *coussouls*. Néanmoins, la plupart des espèces nicheuses du *coussoul* montrent également une certaine aptitude à utiliser certains habitats modifiés. Comme l'outarde, l'œdicnème criard (*Burhinus œdicnemus* L.) niche en densités au moins équivalentes sur pâturages modifiés et sur *coussoul* (Paul, 1998, A. Wolff, E. Hervet et M. Lepley, données non publiées) ; il utilise également les prairies pour s'alimenter pendant et après la période de reproduction (observations personnelles). Même les espèces considérées comme étant les plus inféodées aux

coussouls utilisent d'autres habitats : le Ganga cata niche sur certaines friches post-culturelles et se nourrit sur des chaumes de céréales en période post-nuptiale (Cheylan *et al.*, 1983 ; Cheylan, 1990) ; le faucon crécerellette *Falco naumanni* Fleischer se nourrit dans des friches et des rizières en bordure du Rhône en période pré-nuptiale (Choisy *et al.*, 1999 ; Lepley *et al.*, 2000) ; des groupes d'alouette calandre ont été observés se nourrissant sur prairies en hiver (C. Leboulanger, communication personnelle).

Dans ce contexte, la conservation de l'avifaune nicheuse des *coussouls* ne peut faire abstraction de l'influence des autres habitats agro-pastoraux sur l'écologie des espèces. Ce problème se pose de manière particulièrement aiguë en ce qui concerne la gestion de la future « Réserve naturelle des *coussouls* de Crau ». La présence d'habitats favorables à l'avifaune à la périphérie des *coussouls* présente deux types de conséquences pour les populations, parfaitement illustrées chez l'outarde. En premier lieu, les habitats périphériques favorables offrent des surfaces supplémentaires pour la reproduction, à l'extérieur de l'espace protégé, contribuant à augmenter la capacité d'accueil à l'échelle du paysage ; en Crau, près de la moitié de la population d'outardes se reproduit sur des pâturages modifiés non protégés (Wolff *et al.*, 2001). En permettant de maintenir des effectifs plus élevés que ne le ferait le *coussoul* seul, la présence d'habitats périphériques favorables réduit indirectement les risques d'extinction de la population inhérents aux phénomènes de stochasticité démographique et génétique. Deuxièmement, les contraintes spatiales associées à l'utilisation des habitats modifiés, aussi bien en période de reproduction qu'en période inter-nuptiale, exercent une forte influence sur la distribution de la population au sein des *coussouls* : les outardes se concentrent essentiellement dans les parcelles de *coussoul* les plus fragmentées, ou en lisière des parcelles les plus grandes. Une étude récente de l'utilisation des habitats pastoraux par l'œdicnème criard montre que, comme chez l'outarde, les densités de couples nicheurs sur *coussoul* augmentent à proximité de pâturages modifiés (A. Wolff, E. Hervet et M. Lepley, données non publiées). La question des interactions entre espace protégé et habitats périphériques est d'autant plus marquée en Crau que les efforts de protection engagés sur le *coussoul* se sont traduits par une accélération de l'intensification agricole à leur périphérie : si la déclaration en ZPS a effectivement permis de bloquer la régression des *coussouls* au profit de l'arboriculture intensive, celle-ci s'est rabattue depuis quelques années sur d'autres habitats, non protégés, en particulier les friches et les herbages. Au cours des années 1990, plus de 1 000 ha de pâturages

modifiés situés en dehors de la ZPS ont été reconvertis en vergers et oliveraies.

Il apparaît donc nécessaire que la démarche de conservation de l'avifaune en Crau se démarque de l'approche classique de gestion « en espace clos » des espaces protégés. Sans remettre en cause le caractère indispensable de la Réserve naturelle et de la protection des *coussouls*, la gestion de la future RN devra être intégrée dans un schéma de développement plus global sur la gestion du paysage agro-pastoral dans lequel elle s'insère. Une telle coordination permettrait non seulement de maximiser l'efficacité des mesures conservatoires, mais aussi d'optimiser les conditions d'un développement économique des activités d'élevage, indispensables à la gestion des habitats aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur du périmètre protégé. La mise en place du site NATURA 2000 « Crau centrale-Crau sèche » (31 000 ha) dont la gestion est animée par le Comité du foin de Crau, représente une opportunité unique de mener à bien cette gestion intégrée.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés dans le cadre d'une thèse de troisième cycle de l'université Montpellier II, effectuée au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive de Montpellier (CEFE-CNRS, UMR 5175), sous la direction de Jean-Louis Martin et Vincent Bretagnolle. Ils ont bénéficié de la participation financière de nombreux organismes : le Conseil régional Provence-Alpes-Côte d'Azur, le ministère de l'Enseignement national, de la Recherche et de la Technologie, l'Institut national de la recherche agronomique (Programme « AIP ADELE H »), le ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement (Programme « Espaces Protégés »), le Programme LIFE-NATURE « outarde canepetière », et le CEEP.

Je tiens à remercier toutes les personnes ayant participé aux activités de terrain, en particulier Thibault Dieuleveut, Laurent Wickiewicz, Stéphanie Garnero, Jean-Philippe Paul. Merci également aux bergers, éleveurs et propriétaires de Crau, en particulier à MM. Escoffier frères, à MM. Porracchia frères, à M. et M^{me} Marcellin, ainsi qu'à l'Association des usagers de l'aérodrome Salon-Eguières (AUPASE), qui nous ont permis de travailler sur leurs terrains.

Bibliographie

- ALTMANN J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-265.
- ARENZ C.L. & LEGER D.W., 2000. Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need. *Animal Behaviour*, 59: 535-541.
- BADAN O., BRUN J.-P., & CONGÈS G., 1995. Bergeries antiques de la Crau. *Archeologia*, 309: 52-59.
- BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.-P., LOUIS-PALLUEL J. & ARCHILOQUE A., 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 55-82.
- BOUTIN J., 1998. Bilan du dispositif mis en place : programme communautaire LIFE (ACE) et mesures agri-environnementales. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 114-115.
- BRICKLE N.W., HARPER D.G.C., AEBISCHER N.J. & COCKAYNE S.H., 2000. Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology*, 37: 742-755.
- BUISSON, E., DUTOIT, T. & ROLANDO, C., 2004. Composition et structure de la végétation aux interfaces entre friches post-culturelles et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecologia mediterranea* 30 : 71-84.
- CEEP (ED.), 1998. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*, CEEP, Aix-en-Provence : 130.
- CABALLERO R., 2001. Typology of cereal-sheep systems in Castile-La Mancha (south-central Spain). *Agricultural Systems*, 68: 215-232.
- CAMPOS B. & LÓPEZ M., 1996. Densidad y selección de habitat del Sisón (*Tetrax tetrax*) en el Campo de Montiel (Castilla - La Mancha), España. In: Fernández Gutierrez J. & Sanz-Zuasti J. (eds), *Conservacion de las Aves Esteparias y su Hábitat*. Junta de Castilla y León, Valladolid: 201-208.
- CHEYLAN G., 1985. Le statut de la canepetière *Tetrax tetrax* en Provence. *Alauda*, 53 : 90-99.
- CHEYLAN G., 1990. Le statut du ganga cata *Pterocles alchata* en France. *Alauda*, 58 : 9-15.
- CHEYLAN G., 1998. Evolution du milieu naturel et du peuplement ornithologique. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 10-12.

- CHEYLAN G., BENCE P., BOUTIN J., DHERMAIN F., OLIOSO G. & VIDAL P., 1983. L'utilisation du milieu par les oiseaux de la Crau. *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 83-106.
- CHOISY M., CONTEAU C., LEPLEY M., MANCEAU N. & YAU G., 1999. Régime et comportement alimentaires du faucon crécerellette *Falco naumanni* en Crau en période pré-nuptiale. *Alauda*, 67 : 109-118.
- COLLAR N.J., CROSBY M.J. & STATTERSFIELD A.J., 1994. *Birds to Watch 2: the World List of Threatened Birds*. Birdlife International, Cambridge.
- CRAMP S. & SIMMONS K.E.L., 1980. *The Birds of the Western Palaearctic*, Oxford University Press, London.
- DEVAUX J.-P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELLY M. & LOUIS-PALLUEL J., 1983. Notice de la carte phyto-écologique de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 5-54.
- DONÁZAR J.A., NEGRO J.J. & HIRALDO F., 1993. Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *J. of Applied Ecology*, 30: 515-522.
- ETIENNE M., ARONSON J. & LE FLOC'H E., 1998. Abandoned lands and land use conflicts in Southern France. In: Rundel et al. (ed). *Landscape Degradation and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems*. Vol. 136. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 127-140.
- FABRE P., 1998a. *Hommes de la Crau – des Coussouls aux Alpagnes*, Cheminements, Grasse.
- FABRE P., 1998b. La Crau, depuis toujours terre d'élevage. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 34-44.
- FADDA, S., ORGEAS, J., PONEL, P. & DUTOIT, T., 2004. Organisation et distribution des communautés de coléoptères dans les interfaces steppe – friches post-culturelles en Crau. *Ecologia mediterranea* 30 : 85-104.
- GORIUP P., 1994. Little Bustard *Tetrax tetrax*. In: Tucker G.M. & Heath M.F. (eds), *Birds in Europe: their Conservation Status*. *Birdlife International*, Cambridge: 236-237.
- HANSSON L., 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms: a general hypothesis. *Oikos*, 33: 182-189.
- HENDERSON I.G., CRITCHLEY N.R., COOPER J. & FOWBERT J.A., 2001. Breeding season responses of Skylarks *Alauda arvensis* to vegetation structure in set-aside (fallow arable land). *Ibis*, 143: 317-321.
- JIGUET F., 2001. Défense des ressources, choix du partenaire et mécanisme de formation des leks chez l'outarde canepetière (*Tetrax tetrax*), une espèce menacée des plaines céréalières. Thèse de doctorat, université Paris 6, Paris.
- JIGUET F., ARROYO B. & BRETAGNOLLE V., 2000. Lek mating system: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes*, 51: 63-82.
- JIGUET F. & WOLFF A., 2000. Déterminer l'âge et le sexe des outardes canepetières *Tetrax tetrax* à l'automne. *Ornithos*, 7 : 30-35.
- JOLIVET C., 1997. L'outarde canepetière *Tetrax tetrax* en France : le déclin s'accroît. *Ornithos*, 4 : 73-77.
- JOLIVET C., 2001. L'outarde canepetière *Tetrax tetrax* en France. Statut de l'espèce à la fin du XX^e siècle. *Ornithos*, 8 : 89-95.
- LEPLEY M., BRUN L., FOUCAUT A. & PILARD P., 2000. Régime et comportement alimentaires du faucon crécerellette *Falco naumanni* en Crau en période de reproduction et post-reproduction. *Alauda*, 68 : 177-184.
- LEVEAU P., 2004. L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau : relire les sources écrites. *Ecologia mediterranea* 30 : 25-33.
- LÉVÊQUE R. & ERN H., 1960. Sur l'hivernage de l'outarde canepetière *Otis tetrax* dans le Midi de la France. *Alauda*, 28 : 57-62.
- LIMA S.L., 1995. Back to the basic of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour*, 49: 11-20.
- LIMA S.L. & BEDNEKOFF P.A., 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153: 649-659.
- MARTÍNEZ C., 1994. Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of Central Spain. *Biological Conservation*, 67: 125-128.
- MARTÍNEZ C., RUFINO R. & BELIK V., 1997. Little Bustard *Tetrax tetrax*. In: Hagemeijer W.J.M. & Blair M.J. (eds), *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their Distribution and Abundance*. T & A D Poyser, London: 242-243.
- MOLÉNAT G., HUBERT D., LAPEYRONIE P. & GOUY J., 1998. Utilisation de la végétation du coussoul par le troupeau ovin. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la Plaine*. CEEP, Aix-en-Provence: 46-54.
- MOLINIER R. & TALLON G., 1949. La végétation de la Crau. *Revue générale de Botanique*, 56 : 525-540.
- MORALES M., 2001. Recherche des zones d'hivernage des outardes canepetières françaises hivernant en Espagne (hiver 2000-2001). LPO/LIFE-Nature/ministère de l'Environnement.
- MORALES M., JIGUET F. & ARROYO B., 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. *Ardeola*, 48: in press.
- OTERO C., 1985. A guide to sexing and ageing Little Bustards. *Bustard Studies*, 2: 173-178.
- PAIN D. & DIXON J., 1997. Why farming and birds in Europe? In: Pain D. & Pienkowski M.W. (eds), *Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego: 1-24.
- PAUL J.-P., 1998. Estimation des populations, distribution et première approche de la sélection de l'habitat chez l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* L. et l'oedicnème criard *Burhinus oedicnemus* L. dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône). Mémoire de DESS, Université catholique de l'Ouest, Angers.

- ROBERTS G., 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51: 1077-1086.
- RÖMERMANN C., BERNHARDT M., DUTOIT T., POSCHLOD P. & ROLANDO C., 2004. Histoire culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussous après abandon. *Ecologia mediterranea* 30 : 47-70.
- SALAMOLARD M., BRETAGNOLLE V. & BOUTIN J.M., 1996. Habitat use by Montagu's Harrier, Little Bustard and Stone Curlew in western France: crop types and spatial heterogeneity. In: Fernández Gutierrez J. & Sanz-Zuasti J. (eds), *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*. Junta de Castilla y León, Valladolid: 209-220.
- SALAMOLARD M. & MOREAU C., 1999. Habitat selection by Little Bustard *Tetrax tetrax* in a cultivated area of France. *Bird Study*, 46: 25-33.
- SAMAT J.-B., 1906. *Chasses de Provence 2^e Série : Crau et Camargue*, Flammarion, Paris.
- SAS INSTITUTE, 1994. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.11. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- SCHULZ H., 1980. *Zur Bruthabitatwahl der Zwergtrappe Tetrax tetrax in der Crau (Südfrankreich)*. Braunschweiger Naturkundliche Schriften, 1: 141-160.
- SCHULZ H., 1985. *Grundlagenforschung zur Biologie der Zwergtrappe Tetrax tetrax*, Staatlichen Naturhistorischen Museum, Braunschweig, Germany.
- SUÁREZ F., NAVESO M.A. & DE JUANA E., 1997. Farming in the drylands of Spain: birds of the pseudosteppes. In: Pain D. & Pienkowski M.W. (eds), *Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego: 297-330.
- TOURENQ C., AULAGNIER S., DURIEUX L., LEK S., MESLÉARD F., JOHNSON A.R. & MARTIN J.L., 2001. Identifying rice-fields at risk from damage by the greater flamingo. *Journal of Applied Ecology*, 38: 170-179.
- TREVES A., 2000. Theory and methods in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour*, 60: 711-722.
- TUCKER G., 1997. Priorities for bird conservation in Europe: the importance of the farmed landscape. In: Pain D. & Pienkowski M.W. (eds), *Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego: 79-116.
- UNIVERSITÉ DE PROVENCE (ED.), 1983. *Études écologiques en Crau (Bouches-du-Rhône)*. Vol. 10. Editions de l'université de Provence, Marseille : 172.
- VON FRISCH O., 1980. Über ökologische Veränderungen und neue faunistische Beobachtungen in der Crau (Südfrankreich) 1969-1980. *Bonner Zoologische Beiträge*, 31: 199-206.
- WOLFF A., 1998. Effectifs et répartition de la grande avifaune nicheuse des coussous. In: *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 13-21.
- WOLFF A., 2001. Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine : étude des relations espèce-habitats à différentes échelles chez l'outarde canepetière. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier.
- WOLFF A., PAUL J.-P., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the Little Bustard. *Journal of Applied Ecology*, 38: 963-975.
- WOLFF A., DIEULEVEUT T., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2002. Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biological Conservation*, 107: 211-220.