Multi-scale trade-off between agricultural production and biodiversity in a grassland agroecosystem

Rodolphe Sabatier

▶ **To cite this version:**

Rodolphe Sabatier. Multi-scale trade-off between agricultural production and biodiversity in a grassland agroecosystem. Animal biology. AgroParisTech, 2010. English. NNT : 2010AGPT0064 . pastel-00619730

HAL Id: pastel-00619730
https://pastel.hal.science/pastel-00619730

Submitted on 6 Sep 2011

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

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

N°/__/__/__/__/__/__/__/__/__/__/

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur

de

l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech)

Spécialité : Sciences Animales

présentée et soutenue publiquement

par

Rodolphe SABATIER

le 12 / 11 / 2010

Arbitrages multi-échelles entre production agricole et biodiversité dans un agroécosystème prairial

Directeur de thèse : **Muriel TICHIT**

Codirecteur de thèse : **Luc DOYEN**

Travail réalisé à :

UMR 1048 INRA-AgroParisTech SAD-APT, 16 rue Claude Bernard F-75231 Paris
UMR 7204 MNHN- CNRS-UMPC CERSP, 55 rue Buffon 75005 Paris

Devant le jury composé de :

Hervé FRITZ	**Directeur de Recherche au CNRS**	**Rapporteur**
Walter ROSSING	**Professeur à l'Université de Wageningen**	**Rapporteur**
Raphaël ARLETTAZ	**Professeur à l'Université de Bern**	**Examinateur**
Michel LANGLAIS	**Professeur à l'Université de Bordeaux 2**	**Examinateur**
Danièle MAGDA	**Directeur de Recherche à l'INRA**	**Examinateur**
Luc DOYEN	**Directeur de Recherche au CNRS**	**Codirecteur de thèse**
Muriel TICHIT	**Directeur de Recherche à l'INRA**	**Directeur de thèse**

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech) est un Grand Etablissement dépendant du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, composé de l'INA PG, de l'ENGREF et de l'ENSIA (décret n° 2006-1592 du 13 décembre 2006)

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Muriel Tichit et Luc Doyen pour avoir su me guider sur ce chemin sinueux. Muriel, merci d'avoir su trouver le parfait équilibre entre encadrement et autonomie et pour tous ces dimanches et ces jours de vacances que tu as passés sur ma prose. Luc, merci de l'esprit de synthèse que tu m'as apporté ainsi que d'avoir réussi à me faire aimer les équations, ce qui n'était pas forcément gagné d'avance.

Merci également aux membres du Jury. Hervé Fritz et Walter Rossing pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse malgré les difficultés d'isolement géographique ou de langue qui auront rendu la tâche encore plus ardue à chacun d'entre vous. Merci également à Raphael Arlettaz, Michel Langlais et Danièle Magda d'avoir accepté d'être examinateurs.

Je remercie également les membres de mon comité de thèse de m'avoir suivi au cours de ces trois ans. Merci à Carmen Bessa Gomes, Guillaume Deffuant, Frédéric Jiguet, Magali Jouven et Véronique Souchère pour les interactions fructueuses que j'ai pu avoir avec vous au cours des comités et en dehors.

J'ai réalisé cette thèse dans le terreau interdisciplinaire idéal qu'est l'UMR SADAPT. Tout d'abord merci à François Léger qui entre les cours, l'encadrement de stage et sa fonction de directeur d'unité me suit depuis bientôt six ans. Merci également à Jean Lossouarn qui me suit depuis le Master. Merci aux membres de l'équipe Concepts et plus généralement de l'unité pour les nombreuses discussions que nous avons pu avoir. Enfin merci à Morgane et Florence d'avoir supporté mes retards incessants et mon manque incurable de rigueur administrative.

Merci également à toute l'équipe de St Laurent de la Prée qui m'a accueilli pendant toutes ces journées de terrain, pour votre bonne humeur et pour les bons moments que j'ai pu passer avec vous. Merci plus particulièrement à Eric Kerneis et Daphné Durant pour les échanges que nous avons eus. Merci à Patricia Grené pour le formidable travail d'enquêtes. Merci à Pascal Faure de m'avoir fait découvrir le marais, malgré toutes tes tentatives tu n'auras pas réussi à me mettre à l'eau… moi non plus, match nul.

Je remercie également tous les anciens et actuels doctorants pour les échanges aussi divers que variés que j'ai pu avoir avec vous. Merci Laurence de m'avoir montré le chemin, pour les réunion-apéros de dernières minutes qui ont su construire ma vision du système d'élevage.

Félix et Lauriane merci d'avoir rejoint l'équipe et redonné vie aux « paillottes ». Merci aussi Felix pour le travail impeccable que tu as accompli en Master 2. Dans cette dernière étape de la rédaction, merci Aurélie et Mourad de m'avoir fait découvrir ce monde fantastique dans lequel les gens ne sont pas des matrices mais des *Stakeholders*. Merci à tous les autres doctorants du SAD pour les discussions enflammées à St Martin de Londres, et aux doctorants de Jussieu et de l'ENS pour toutes ces soirées journal club mémorables.

Et puis je tiens également à remercier tous ceux qui m'ont donné envie de poursuivre dans cette voie en me communiquant leur passion pour la recherche. Je pense tout particulièrement à l'équipe de Hwange. Marion bien sur pour m'avoir fait confiance il y a 4 ans. Malgré le PALC, merci. Hervé encore une fois pour la passion que tu arrives à transférer au moindre arbre déraciné. Pierrick pour tellement de galères et de fantastiques souvenir, Simon pour ta bonne humeur permanente. Merci à vous tous.
Je remercie également tous les chercheurs au SAD, à l'Agro et en dehors avec qui j'ai eu la chance d'interagir, parfois très brièvement, parfois plus longuement et qui ont chacun contribué à faire germer des centaines d'idées dans ma tête.
Merci de m'avoir fait découvrir un monde où travail et passion sont synonymes.

Merci aussi bien sur aux amis, mais néanmoins collègues, mais néanmoins amis, d'InVivo grâce à qui mon costume à pu voir la lumière du jour une ou deux fois au cours de ces trois ans.

Enfin, comme dans toute thèse, cette section remerciements est écrite tard le soir, la veille de l'impression après plusieurs nuits plus que courtes. Je remercie donc tous ceux qui me sont proches et qui m'ont soutenu sur le plan personnel pendant ces trois ans de ne pas se vexer de cette pirouette. Une page de remerciements dans une thèse que vous ne lirez jamais ne pourrait en aucune façon traduire l'affection que j'ai pour vous. Je vous remercierai donc chacun et chacune de vive voix à notre prochaine rencontre et d'ici là je vais aller dormir…

Table des matières

INTRODUCTION 13

1. EMERGENCE DE LA MULTIFONCTIONNALITE EN AGRICULTURE 14
2. ENJEUX SCIENTIFIQUES ET PROBLEMATIQUE : APPREHENDER LES DIMENSIONS ECOLOGIQUE ET PRODUCTIVE DE LA MULTIFONCTIONNALITE 15
   a. *Diversifier les modes de gestion pour répondre à des objectifs multiples* *15*
   b. *L'approche de viabilité pour appréhender la durabilité* *18*
   c. *La modélisation pour lier les dimensions productive et écologique des agroécosystèmes* *20*
   d. *Domaine d'application* *22*
3. QUESTIONS DE RECHERCHE 23
4. DEMARCHE 25
   a. *Cas d'étude* *25*
   b. *Stratégie de recherche* *26*
   c. *Cadre mathématique de la théorie de la viabilité* *28*
5. ORGANISATION DU MANUSCRIT 29

CHAPITRE 1 31

RELATION ENTRE PRODUCTION AGRICOLE ET CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE, ROLE DES SEQUENCES DE PATURAGE **31**

CHAPITRE 2 57

MESURES AGROENVIRONNEMENTALES A OBLIGATION DE RESULTATS POUR AUGMENTER LA FLEXIBILITE DES MODES DE GESTION **57**

CHAPITRE 3 95

LA PROPORTION DES USAGES AGRICOLES, FACTEUR DETERMINANT DE LA RELATION ENTRE PRODUCTION ET CONSERVATION **95**

CHAPITRE 4 129

COMPLEXIFIER LA STRUCTURE DES PAYSAGES POUR FAVORISER LES MECANISMES DE COMPLEMENTARITE ENTRE USAGES AGRICOLES **129**

DISCUSSION GENERALE 153

1. UNE DOUBLE FONCTION DE PRODUCTION ET DE CONSERVATION POUR LES PAYSAGES AGRICOLES 154
2. A QUELLES ECHELLES CONCILIER PRODUCTION ET CONSERVATION ? 156
3. QUELLE PORTEE POUR LES RESULTATS? 158
   a. *Limites* *158*
   b. *Validation* *159*
   c. *Généricité* *160*
   d. *Modèle de recherche ou modèle d'aide à la décision ?* *161*
4. LA DIVERSITE, MECANISME CENTRAL DE LA CONCILIATION ENTRE PRODUCTION ET CONSERVATION. 162
   a. *L'arbitrage entre production et conservation résulte d'un choix de mode d'exploitation* *162*
   b. *Variations interannuelles des modes d'exploitation pour s'adapter au climat* *164*
   c. *Interaction entre modes d'exploitation au sein d'une exploitation agricole* *165*
   d. *Structure spatiale des paysages pour favoriser les mécanismes de complémentarité* *166*
   e. *De la compréhension des mécanismes d'interaction à l'identification des leviers d'action pour la gestion* *167*
5. PERSPECTIVES : COMPLEXIFIER LA COMPOSANTE DECISIONNELLE 167
   a. *Contraintes spatiales limitant l'ensemble des paysages réalisables* *168*
   b. *Stratégies de gestion sub-optimale et flexibilité du système* *169*

CONCLUSION 171

BIBLIOGRAPHIE 173

Liste des figures

Figure 1 Concepts associés à la théorie de la viabilité..... 19
Figure 2 Analyse multi échelle des relations entre production et conservation au sein d'un agroécosystème prairial. 27
Figure 3 Modèle d'interactions entre pâturage et dynamiques de limicoles en environnement homogène. 34
Figure 4 Conceptual model of the direct and indirect effects of grazing on bird population dynamics.. 38
Figure 5 Shape of the trade-off between productive and ecological performance generated with four grazing scenarios. 48
Figure Dynamics of grass height and grazing intensity. 50
Figure 7 Modèle d'interactions entre pâturage et dynamiques de limicoles en environnement homogène. 60
Figure 8 Conceptual model of the direct and indirect effects of grazing on bird population dynamics.. 66
Figure 9 Ecological performance *N(T)* and productive performance *P(u,T)* of action-oriented, habitat-oriented and result-oriented scenarios..... 74
Figure 10 Zoom on three years of the viability tubes (V^T_{RO} and V^T_{HO}) for the habitat and result-oriented scenarios..... 75
Figure 11 Zoom on a small section of the viability tube in June in the habitat-oriented and result-oriented scenarios..... 76
Figure 12 Sensitivity analysis for hypothesis 1 to initial population size N(0) and stocking density constraint u*. 78
Figure 13 Viable trajectories in the result-oriented scenario (zoom on three years). 80
Figure 14 Représentation schématique de la relation entre performance écologique et productive obtenue dans le chapitre 1 (cas du vanneau) et position des usages de pâture productive (P) et écologique ($T_{0.4}$) 97
Figure 15 Modèle d'interactions entre pratiques de fauche et de pâturage et dynamiques de limicoles à l'échelle de l'exploitation. 98
Figure 16 Conceptual model of the livestock farming system. 102
Figure 17 Trade off between grassland production and lapwing conservation in different farm types. 110
Figure 18 Proportion of the different management regimes in the two types of farms. 111
Figure 19 Productive performances of the two types of farms 111

Figure 20 Bird population size after 10 years for different proportions of ecological grazing in the farm. 112
Figure 21 Monthly cattle density during one year in the two types of farms.. 113
Figure 22 Amount of biomass harvested or grazed, in intensive and extensive farms. 114
Figure 23 Hypothèse d'un effet de l'agencement spatial des usages sur les performances écologique et productive à l'échelle du paysage. 131
Figure 24 Modèle d'interactions entre pratiques de pâturage et de fauche et dynamiques de limicoles à l'échelle de l'exploitation. 132
Figure 25 Effects of the proportion of agricultural land uses on abundance, under the hypothesis of complementation (a) or that of compensation (b). 136
Figure 26 The two hypotheses tested in relation with landscape structure. 137
Figure 27 Conceptual diagram of the grassland landscape simplified to two fields. 139
Figure 28 Agricultural land uses taken into account in the model. 142
Figure 29 Effect land use proportion and landscape structure on the ecological performances of grassland landscapes in the case of landscapes made of two complementary land uses 145
Figure 30 Effect land use proportion and landscape structure on the ecological performance of grassland landscapes in the case of landscapes composed of two compensatory land uses. 145
Figure 31 Effect land use proportion and landscape structure on the ecological and productive performance of grassland landscapes with three land uses.. 146
Figure 32 Density Yield function telle que définie par Green et al. (2005) 155
Figure 33 Modes d'exploitation productif et écologiques. 162
Figure 34 Répartition interannuelle des modes d'exploitation sur trois ans, face à un aléa climatique. 164
Figure 35 Relation entre production et conservation à l'échelle de l'exploitation. 165
Figure 36 Complémentarité (sur le plan productif) entre une diversité de modes d'exploitation par le pâturage. 166
Figure 37 Importance de la structure du paysage sur les mécanismes de complémentarité au sein d'un paysage agricole. 167

Liste des tableaux

Tableau 1 Parameters of the grazed grass sub-model.....40
Tableau 2 Parameters used in the bird model.....42
Tableau 3 Model parameterization for the four scenarios.. 47
Tableau 4 Percentage of suitable fields for waders in the Ouest-du-Lay marsh..51
Tableau 5 Constraint sets taken into account in the three scenarios. 68
Tableau 6 Ecological and productive performance of action, habitat and result-oriented scenarios. 73
Tableau 7 Characteristics of the two types of farms in terms of intensification of permanent grassland area and management regimes. 104
Tableau 8 Qualitative value of life traits for the two bird species in the different management regimes. 114
Tableau 9 Effets complémentaires de la fauche et de la pâture intensive sur les différents paramètres démographiques des oiseaux 130
Tableau 10 Different land uses taken into account in the model and qualitative effects on the demographic parameters of birds 142

Liste des encadrés

Encadré 1 Mécanismes d'interaction écologique entre usages agricoles au sein d'un paysage agricole (adapté de Brotons et al. 2005) 17
Encadré 2 Caractéristiques du modèle en environnement homogène 35
Encadré 3 Caractéristiques du modèle en environnement homogène comparant trois scénarios de mesures agroenvironnementales 61
Encadré 4 Caractéristiques du modèle en environnement hétérogène spatialisé implicitement 99
Encadré 5 Caractéristiques du modèle en environnement hétérogène spatialisé explicitement 133

Liste des productions scientifiques

- ***Article publié***

Sabatier R, Doyen L, Tichit M (2010), *Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem* Ecological Modelling 221, pp. 1292-1300. Chapitre 1

- ***Articles en préparation***

Sabatier R, Doyen L, Tichit M (submitted), *Action versus result-oriented schemes in a grassland agroecosystem: a dynamic modelling approach,* Journal of Applied Ecology. Chapitre 2

Teillard F, **Sabatier R**, Doyen L, Tichit M (submitted), *Multi dimensional assessment of a grassland based livestock farming system: trade-offs between production and wildlife conservation,* Agricultural Systems Chapitre 3

Sabatier R, Doyen L, Tichit M (in prep), *Reconciling production and conservation in agro-landscapes: does landscape heterogeneity help*?, Landscape Ecology Chapitre 4

Sabatier R, Léger F, Durant D, Tichit M (in prep), *Interactions multi-échelles entre pratiques agricoles et biodiversité – le cas des oiseaux dans un agroécosystème prairial.* INRA Productions Animales Annexe 1

Tichit M, Puillet L, **Sabatier R**, Teillard F (submitted), *Multicriteria performance and sustainability in livestock farming systems: functional diversity matters*, Livestock Science

- ***Communications orales*** *(* : personne ayant présenté)*

Sabatier R, Teillard F, Doyen L, Tichit M* (2010), Multi-scale trade-offs between production and bird conservation in grassland based livestock farming systems, EAAP European Association for Animal Production, Heraklion, Greece 08/2010

Sabatier R*, Doyen L, Tichit M (2010)**,** *Reconciling production and conservation in agro-landscape, does landscape heterogeneity help?,* Innovation and sustainable development in agriculture and food, Montpellier 06/2010, *10 p.*

Sabatier R, Teillard F, Puillet L, Tichit M* (2010), *Modéliser les arbitrages a différentes échelles pour concilier production et biodiversité : exemple dans les systèmes bovins herbagers,* Journées de printemps de l'Association Française de Zootechnie, Paris 04/2010.

Sabatier R*, Doyen L, Tichit M (2009)**,** *Action versus result-oriented schemes: a dynamic modelling approach linking grazing and bird populations in a grassland agro-ecosystem,* European Congress of Conservation Biology, *Prague 09/2009, p. 106*

Sabatier R*, Doyen L, Tichit M (2009), *Quelle répartition spatiale des missions de production et de conservation d'une agriculture multifonctionnelle ?,* Le Réveil du Dodo III *Montpellier 03/2009, p. 9*

Sabatier R*, Doyen L, Tichit M (2008), *A dynamic modelling approach to reduce grazing impact on grassland birds in agricultural grasslands,* EAAP European Association for Animal Production, Vilnius, Lituanie 08/2008

Sabatier R*, Kerneis EL, Tichit M (2008), *Ecological evaluation of landscapes shaped by productive objectives,* IFSA International Framing System Association Clermont-Ferrand 07/2008 Annexe 2

Sabatier R*, Doyen L, Tichit M (2008), *Evaluer l'effet des seuils de chargement sur les performances productives et écologiques de troupeaux valorisant des prairies à forts enjeux de biodiversité,* 3R Rencontres Recherche Ruminants Paris 12/2008

Sabatier R*, Doyen L, Tichit M (2007), *Comparaison de deux stratégies de conservation des limicoles en prairie pâturée,* Jeunes chercheurs du MNHN Paris 11/2007

- ***Posters***

Sabatier R, Doyen L, Tichit M (2008) *Modelling trade-offs between ecological and economic performances in grazed grasslands: importance of temporal stocking density*; XXI International Grassland Congress, VIII International Rangeland Congress, Hohhot (China), 29th June – 5th July 2008, p.591

Sabatier R, Doyen L, Tichit M, (2009) *Grassland bird conservation in agro-landscapes: relative effects of land use proportions and landscape structure*; in Ecological Engineering: from concepts to applications, Paris (France), December 2009, p.149

Teillard F, **Sabatier R**, Tichit M, (2009) *Modelling trade-offs between agricultural production and bird conservation in grassland farms*, in Ecological Engineering: from concepts to applications, Paris (France), December 2009, p 157

- ***Document à vocation de transfert***

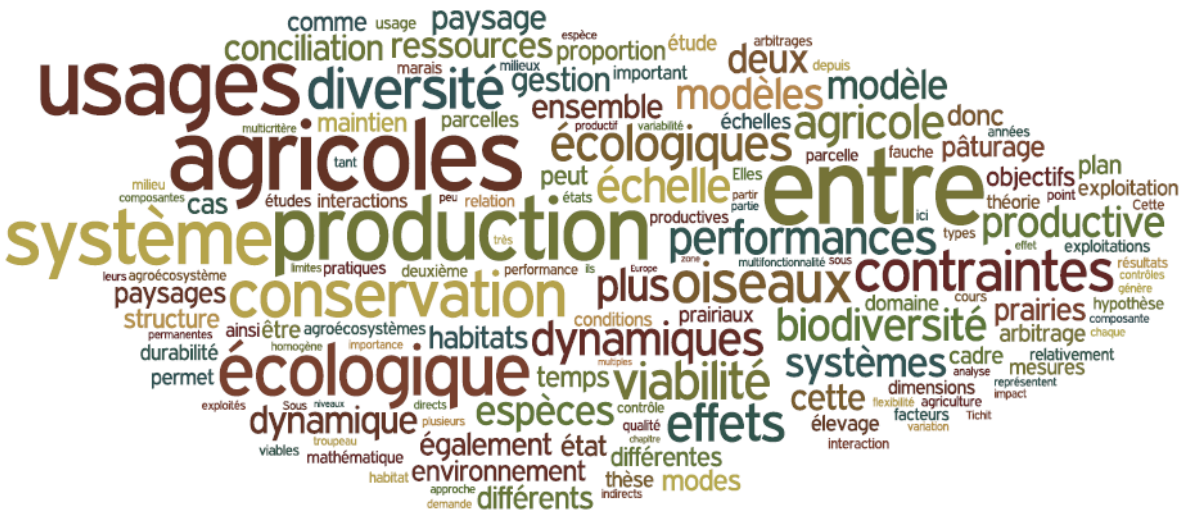
Sabatier R, Grené P, Léger F, Doyen L, Tichit M, (2010) : *Concilier à long terme performances productive et écologique. Un modèle de co-viabilité pâturage-oiseaux prairiaux en marais.* FaçSADe, n°30, 4p. Annexe 3

Sabatier R (2010), *Approche modélisatrice pour la conception de territoires herbagers performants sur le plan environnemental.* inVIVO, Journal de l'école doctorale Abies n°39, p. 14-15

INRA Magazine, septembre 2010. *Recherches et Innovations : Exploiter l'herbe en gérant la biodiversité, un modèle de co-viabilité pâturage-oiseaux des marais*, pp: xx-xx.

Sabatier R (2008), *Rapport de mission : Mesure de la biodiversité en territoire agricole*, InVivo, 12p.

Introduction



1. Emergence de la multifonctionnalité en agriculture

L'agriculture européenne a subi de profondes transformations depuis la fin de la deuxième guerre mondiale. Les efforts de développement ont porté sur l'augmentation de la productivité et sur la diminution de sa variabilité (i.e. sa diversité spatio-temporelle). Ce double objectif a été atteint grâce à l'utilisation de nouvelles variétés et à la mise au point de modes de production mobilisant de forts niveaux d'intrants. Le recours massif aux produits phytosanitaires, à la fertilisation minérale et à l'irrigation devait permettre de s'affranchir dans une certaine mesure de la variabilité des facteurs du milieu. Ce modèle de production a progressivement été remis en cause au cours des années 80.

Une première limite de ce modèle de production est liée à sa faisabilité. L'apparition régulière de résistances aux produits phytosanitaires par exemple (Aubertot et al., 2005) montre les limites d'un tel modèle de production. De plus, face à l'augmentation du prix des produits pétroliers, le recours massif aux intrants chimiques et à la mécanisation, est de plus en plus discuté. Des méthodes de production donnant plus de place aux processus écologiques apparaissent alors comme des alternatives intéressantes (Altieri et Nicholls, 2005). Une deuxième limite est liée à ses fortes externalités et à son acceptation sociale. Ce modèle a été conçu pour répondre à un objectif unique d'accroissement des volumes de production qui a été largement atteint. Cependant, les questions sanitaires et environnementales ont pris une place de plus en plus prépondérante dans l'opinion publique et l'impact sur la biodiversité est désormais considéré comme un enjeu majeur pour l'avenir même de l'agriculture, comme en témoigne le rapport de l'expertise collective « Agriculture et Biodiversité » (Le Roux, et al., 2008).

A la lumière de ces différentes limites, il apparaît aujourd'hui que les missions de l'agriculture ne se limitent plus à la performance économique et à la sécurité alimentaire. Elles intègrent des dimensions multiples d'ordre productif bien sur mais également d'ordre environnemental, social et culturel (Hervieu 2002). L'une des grandes questions relatives à cette multifonctionnalité est celle de la conciliation des objectifs de production agricole et de conservation de la biodiversité (Brussard et al. 2010).

Depuis le début des années 90, des mesures agro-environnementales ont été mises en place en Europe pour favoriser cette multifonctionnalité et corriger les effets négatifs de l'intensification. Des études récentes ont mis en évidence leur faible efficacité pour enrayer le déclin de la biodiversité (Kleijn et al. 2001 ; Kleijn et al. 2006 ; Le Roux et al. 2008). Plusieurs explications ont été proposées pour expliquer cette situation. L'évaluation ex-post du PDRN, déclinaison française du RDR européen 2001-2006, l'attribue au fait que chacune

de ces mesures n'a touché qu'un nombre limité d'agriculteurs qui, dans le catalogue qui leur était offert, ont souvent choisi les moins exigeantes, peu susceptibles d'avoir un impact positif sur la biodiversité. Ces observations rejoignent les conclusions de Le Roux et al. (2008), signalant que les MAE ont souvent été trop mal conçues pour pouvoir contrecarrer efficacement les effets négatifs de l'agriculture sur la biodiversité. Elles renvoient également à la deuxième raison proposée pour cet échec : ces mesures conçues à l'échelle de la parcelle ne prennent pas en compte les mécanismes agissant à l'échelle du paysage. Pourtant, des études récentes mettent en avant l'importance de l'hétérogénéité des paysages (Benton et al. 2003) et des interactions entre les effets locaux de l'intensité agricole et des effets plus globaux liés aux caractéristiques de composition et de structure des paysages agricoles (Tscharnkte et al. 2005).

2. Enjeux scientifiques et problématique : appréhender les dimensions écologique et productive de la multifonctionnalité

a. Diversifier les modes de gestion pour répondre à des objectifs multiples

Les enjeux de conservation de la biodiversité alimentent actuellement un vif débat sur les stratégies d'usages des terres. D'un côté, les tenants de la ségrégation proposent d'augmenter les rendements en intensifiant les surfaces déjà cultivées de façon à mettre en réserve des terres pour la conservation de la biodiversité (Waggoner, 1995 ; Trewavas, 2002 ; Balmford et al. 2005). De l'autre côté, les tenants de la conciliation considèrent que l'agriculture peut réaliser conjointement des objectifs de production et de conservation et qu'il est nécessaire pour cela de favoriser dans les paysages agricoles des usages respectueux de la biodiversité associée (Fischer et al. 2008 ; Dorrough et al. 2007 ; Perfecto & Vandermeer 2008).

Bien que ne s'y référant pas explicitement, les tenants de la conciliation s'inscrivent dans une optique de multifonctionnalité. Celle-ci conduit à analyser la façon dont les usages agricoles agissent sur les différentes composantes des agroécosystèmes. Une diversité spatiale d'usages agricole peut alors être envisagée comme un moyen pour concilier production agricole et biodiversité au sein d'un paysage[1]. Cette approche en termes de conciliation demande d'une part de considérer les différents usages d'un paysage agricole comme des facteurs de variation de la qualité des habitats. D'autre part, elle demande d'accorder une importance de

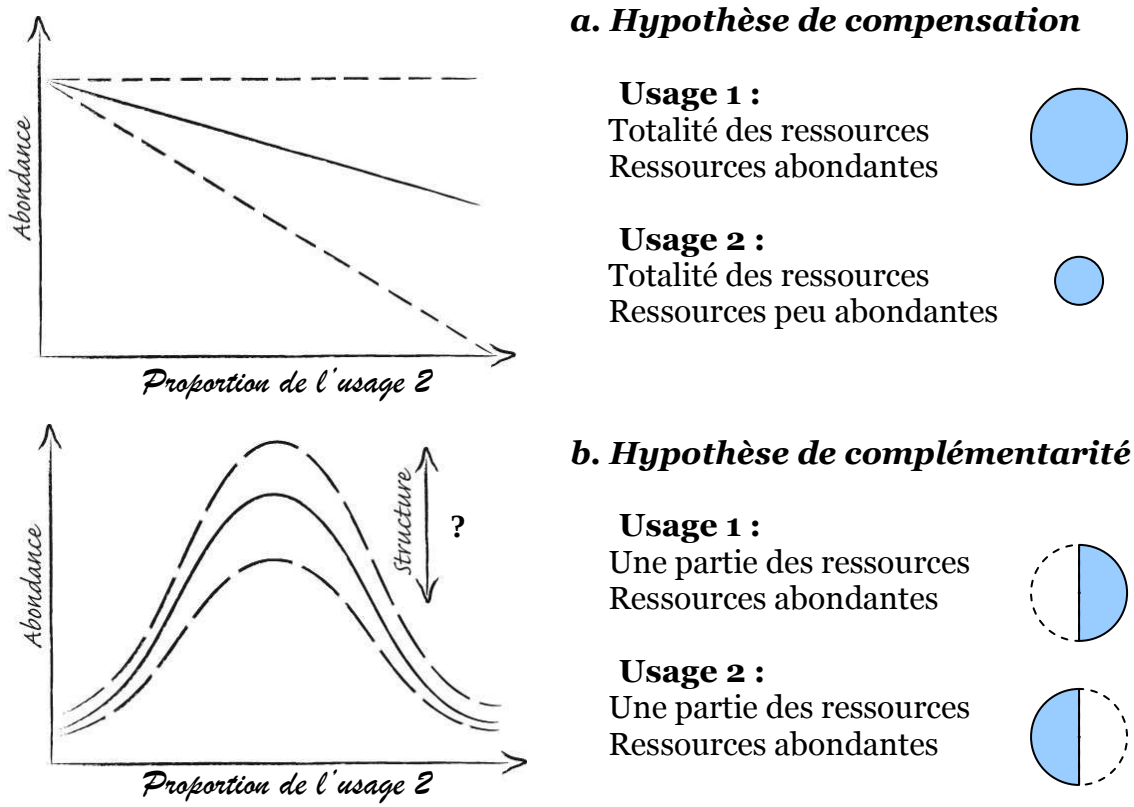
[1] Le terme paysage est ici considéré dans le sens donné par l'écologie de paysage, c'est-à-dire comme une entité spatiale continue cohérente sur le plan écologique. Le paysage correspond à une vision spatialisée de l'écosystème (Burel et Baudry 1999 ; Richard 1975)

premier plan aux interactions entre les différents usages que ce soit sur le plan productif ou écologique (Vandermeer et Perfecto, 2005).

Sur le plan écologique, les paysages offrent aux différentes espèces une mosaïque d'habitats de qualités inégales. Les interactions entre habitats jouent un rôle important pour le devenir des espèces, en particulier pour des espèces mobiles telles que les oiseaux. Plusieurs types d'interactions entre habitats ont été étudiés de manière théorique et ont donné lieu aux hypothèses de complémentarité entre habitats (Dunning et al. 1992) et de compensation (Andren et al. 1997). Récemment, ces deux hypothèses ont été testées empiriquement pour étudier les relations entre proportion d'habitats et abondance de passereaux dans des paysages agricoles (Brotons et al. 2005 ; Encadré 1). Les deux hypothèses décrivent les effets de paysages composés de deux types d'habitats sur l'abondance d'une espèce. Sous hypothèse de compensation (Encadré 1a), le premier usage génère un habitat très favorable et le deuxième usage un habitat moins favorable qui selon le niveau des ressources peut permettre ou non le maintien d'abondances modérées. Sous hypothèse de complémentarité (Encadré 1b), chaque usage génère un habitat qui fournit une partie seulement des ressources. C'est donc aux proportions intermédiaires d'usages que les abondances sont les plus élevées. Les couples d'usages se compensant correspondent à une vision dichotomique de la qualité des habitats en milieu agricole qui oppose usage favorable et usage défavorable. Les couples d'usages complémentaires illustrent une autre propriété de la diversité des habitats. Les usages agricoles génèrent souvent des habitats sub-optimaux ne fournissant qu'une partie des ressources nécessaires à l'espèce considérée. Dans ce contexte, une diversité d'usages agricoles est une manière de fournir la totalité des ressources nécessaires à cette espèce. Cette approche de la diversité des usages agricoles se rapproche de la vision de Benton et al. (2003). Dans leur revue bibliographique ces auteurs traitent des différents effets de l'hétérogénéité sur les oiseaux des milieux agricoles. Bien qu'abordant peu les mécanismes sous-jacents, ils évoquent l'intérêt d'une diversité d'usages agricoles pour fournir une diversité de ressources favorables à une espèce donnée et plus globalement l'intérêt d'une diversité dans l'espace et dans le temps d'usages pour préserver plusieurs espèces.

En effet, la diversité des usages confère également aux agroécosystèmes une capacité à répondre à la diversité des besoins d'un ensemble d'espèces. Les espèces associées aux milieux agricoles ayant différentes exigences écologiques, la conservation d'une diversité d'espèces au sein d'un paysage peut donc bénéficier d'une diversité d'usages agricoles (voir par exemple dans le cas des prairies Durant et al 2008b pour les oiseaux ou Verdu et al. 2000 pour les insectes).

Encadré 1: Mécanismes d'interaction écologique entre usages agricoles au sein d'un paysage agricole (adapté de Brotons et al. 2005)



Deux hypothèses d'interaction entre usages agricoles telles que formalisées par Brotons et al. (2005). Les usages agricoles étant des facteurs de variation de la qualité des habitats, les relations formalisées par Brotons et al. (2005) sur des habitats peuvent être transposées aux usages agricoles. Dans chaque cas, la taille des cercles bleus correspond à l'abondance des ressources, leur caractère total ou partiel correspond à la fraction de ressources disponibles. Sous hypothèse de compensation (a), le deuxième usage génère un habitat de qualité sub-optimale qui permet le maintien des populations en effectifs modérés. Les courbes en pointillés représentent les cas limites où la qualité de cet habitat est maximale ou minimale. Sous hypothèse de complémentarité (b), chaque usage génère un habitat qui fournit une partie seulement des ressources. C'est donc aux proportions intermédiaires d'usages agricoles que les abondances sont les plus élevées, la totalité des ressources étant disponibles. Sous cette hypothèse, il est probable que la structure du paysage joue un rôle important sur la capacité d'une espèce à mobiliser les différentes ressources (hypothèse testée dans le Chapitre 4). L'effet hypothétique de la structure du paysage est représenté par les courbes en pointillés sur le graph.

Sur le plan de la production agricole, la diversité des ressources et des facteurs mobilisés pour assurer la production fournit également aux agriculteurs des moyens d'adaptation face à la variabilité environnementale tant au niveau spatial que temporel. Les élevages extensifs offrent d'excellentes illustrations de ce rôle de la diversité (Landais et Balent 1993). A l'échelle du système d'élevage[2] une diversité d'espèces d'herbivores domestiques ayant des aptitudes contrastées pour surmonter les périodes de sécheresse permet de faire face à la

[2] Le système d'élevage est défini comme «*un ensemble d'éléments en interaction dynamique, organisé par l'homme en fonction de ses objectifs, pour faire produire (lait, viande, cuirs et peaux, travail, fumure...) et se reproduire un collectif d'animaux domestiques en valorisant et renouvelant différentes ressources*» (Dedieu et al. 2008 adapté de Landais 1987).

variabilité du climat (Tichit et al. 2004). De même, à l'échelle du troupeau, la diversité des performances individuelles stabilise la performance globale (Moulin, 1993; Gibon, 1994; Cournut and Dedieu, 2004). A l'échelle des ressources fourragères, la diversité des types de prairies est un atout important pour sécuriser les ressources alimentaires du troupeau (Martin, 2009). Enfin, à l'échelle parcellaire la diversité végétale est une source de flexibilité pour l'utilisation des prairies (Martin, 2009), stimule la motivation alimentaire des herbivores au pâturage (Agreil, 2003) et améliore les qualités organoleptiques des produits animaux (revue dans Farrugia et al. 2008)

Tant sur le plan écologique que sur le plan de la production, la diversité des usages, en permettant de réaliser des objectifs multiples et de compenser les variations environnementales, est un atout important pour la durabilité de systèmes agricoles multifonctionnels. Appréhender les composantes productives et écologiques de la durabilité de ces systèmes ainsi que la diversité des usages qui s'y rattachent pose des défis méthodologiques forts qui demandent notamment de prendre en compte les dynamiques temporelles et de disposer d'un cadre d'analyse multicritère.

b. L'approche de viabilité pour appréhender la durabilité

Pour traiter des questions de durabilité des systèmes de production, il est nécessaire de considérer des ensembles de décisions qui permettent de maintenir le système dans des conditions acceptables au cours du temps. La recherche de tels ensembles est rendue possible par la théorie de la viabilité (Aubin, 1991) qui s'applique à des systèmes de type état-contrôle (Clark et Mangel, 2000). Ce cadre mathématique se focalise sur les séquences temporelles de décisions compatibles avec un ensemble d'objectifs, représentés sous la forme de contraintes que le système doit respecter pour garantir son maintien à long terme. Il met l'accent sur la diversité des évolutions possibles d'une dynamique contrôlée par des décisions. L'important ici n'est pas uniquement d'identifier les meilleures solutions comme dans le cas de la recherche d'optimums de Pareto (Groot et al., 2007; Polasky et al., 2005) mais d'identifier également l'ensemble des situations sub-optimales caractéristiques de la diversité des situations possibles. Les principaux concepts liés à cette approche sont présentés en Figure 1, une présentation formelle du cadre mathématique est faite en section 4 de cette introduction.

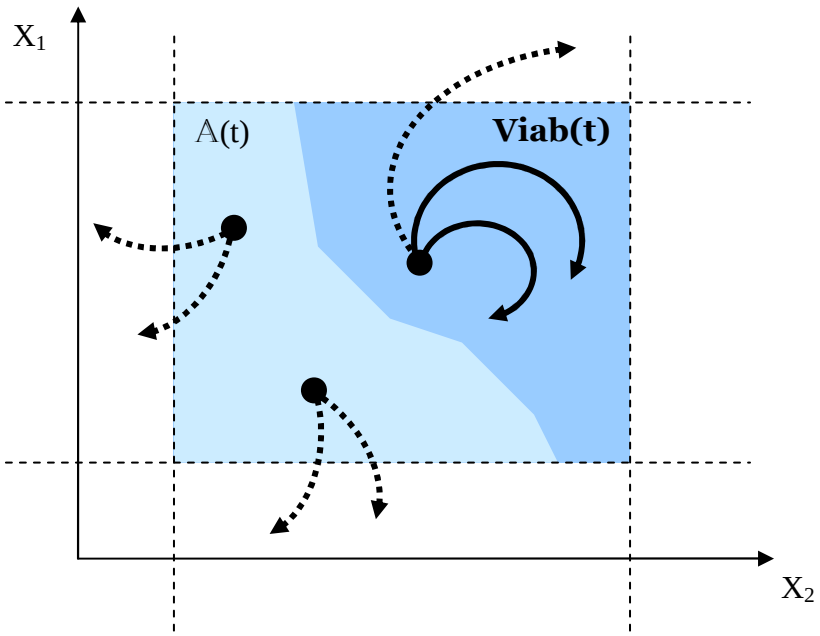


Figure 1: Concepts associés à la théorie de la viabilité
Diagramme des états d'un système à 2 dimensions (X_1, X_2) d'état au temps t. Les lignes pointillées représentent les contraintes et définissent le domaine de contrainte A(t). Le domaine de contrainte est le sous-ensemble des états qui respectent les contraintes à un instant. Partant d'un état du système au temps t (points noirs) les dynamiques du système restant dans le domaine de contrainte (flèches continues) sont dites viables, celles qui en sortent (flèches pointillées) ne sont pas viables. Le noyau de viabilité Viab(t) est l'ensemble des états à partir desquels il existe au moins une trajectoire viable.

La notion de viabilité est à relier à celle de durabilité d'un système. Le noyau de viabilité est le sous-ensemble du domaine de contraintes à partir duquel il est possible de maintenir le système dans ce domaine de contraintes au cours du temps. Le domaine de contrainte est le sous-ensemble des états qui respectent les contraintes à un instant. Ces contraintes peuvent concerner l'ensemble des dimensions du système, i.e. les variables d'état et de contrôle, et représentent les conditions de son maintien dans le temps. Elles sont exprimées dans leur propre unité de grandeur et permettent une analyse multicritère du comportement du système. Les trajectoires viables sont les séquences de contrôles, i.e. les successions temporelles de décision, permettant ce maintien. Rechercher le noyau de viabilité et les trajectoires viables revient donc à rechercher l'ensemble des conditions du maintien du système dans le temps. Concrètement, lors de l'application de ce cadre mathématique à l'exploitation et à la gestion des ressources naturelles, les contraintes d'état et de contrôle sont généralement définies pour représenter les conditions de la durabilité du système (Martinet et Doyen, 2007). Elles assurent que le système ne subisse pas de changement brutal d'état entrainant un changement de dynamique, situation fréquente dans les systèmes exploités Folke et al. (2004).

Les applications de la théorie de la viabilité à la gestion d'écosystèmes exploités ont principalement concerné les pêcheries (Bene, et al., 2001; Chapel, et al., 2008; Cury, et al., 2005; Doyen, et al., 2007; Eisenack, et al., 2006; Martinet, et al., 2007). Les contraintes de

viabilité du système sont alors généralement des seuils sur le prélèvement, sur le stock de poissons et/ou sur les revenus de la pêcherie pour assurer le maintien du système au cours du temps. Dans ces exemples, les contraintes de viabilité représentent bien des limites de la durabilité du système. Si le stock baisse trop ou si le revenu ne peut pas être maintenu, le système entre en crise et s'effondre, le stock ne peut plus se régénérer ou l'activité de pêche ne peut plus être maintenue.

Quelques études se sont attachées à des écosystèmes non exploités. C'est le cas des travaux de Martin (2004) qui applique la viabilité à la question de la résilience d'un écosystème lacustre dans un contexte d'eutrophisation lié aux phosphates d'origine agricole. Bonneuil et Saint Pierre (2005) appliquent ce cadre mathématique aux équations de Lotka-Volterra et étudient les conditions du maintien d'une chaine trophique à trois niveaux.

Les cas d'application à des systèmes agricoles sont peu nombreux. Deux études ont appliqué la théorie de la viabilité à des systèmes d'élevage en contexte d'incertitude climatique. Tichit et al (2004) ont étudié les conditions du maintien de cheptels mixtes lamas-ovins. Baumgärtner et Quaas (2009) ont modélisé l'utilisation de parcours pour le pâturage en milieu semi-aride. Ces deux études s'intéressent à des systèmes d'élevage extensifs fortement dépendants de leur environnement. Elles restent très centrées sur les composantes productives de la performance et n'intègrent pas de dimension écologique. A ce jour, le seul modèle intégrant les dynamiques productives et écologiques dans un cadre de viabilité est le modèle de Tichit et al. (2007) qui a servi de point de départ à cette thèse.

La théorie de la viabilité est un cadre mathématique pertinent pour aborder les questions de durabilité des écosystèmes exploités, principalement en raison de sa composante dynamique et multicritère. Appliquer le cadre de la viabilité à l'étude de la durabilité de systèmes agricoles demande de développer des modèles dynamiques liant les dimensions agricoles et écologiques de ces systèmes.

c. *La modélisation pour lier les dimensions productive et écologique des agroécosystèmes*

Lier les dimensions productive et écologique des systèmes agricoles demande de coupler des modes de représentation propres aux sciences agronomiques et à l'écologie. La modélisation mathématique est une approche intéressante pour intégrer les visions propres aux deux disciplines dans un même formalisme. Elle implique de définir explicitement des variables communes liant les composantes agricoles et écologiques. Elle permet de formaliser les arbitrages entre les différentes performances d'un système. La théorie de la viabilité, en tant qu'outil d'analyse du comportement d'un système dynamique permet de traiter des problèmes sur le long terme et dans une perspective multicritère mais elle impose de

formaliser explicitement les dynamiques et de disposer de modèles relativement simples en termes de nombre de variables d'état et de contrôle.
A ce jour, les modèles dynamiques liant systèmes agricoles et biodiversité sont peu nombreux et restent majoritairement ancrés dans l'une des deux disciplines. Ces modèles présentent généralement une seule composante dynamique écologique ou agronomique du système et formalisent rarement l'arbitrage entre production agricole et conservation :

- La plupart des modèles sont fortement axés sur l'étude des dynamiques écologiques. La dynamique de population et l'impact des modes de gestion sur cette dynamique sont finement représentés. Cependant la dynamique des modes de gestion n'est pas explicitement formalisée de sorte que la composante agricole du système n'intervient que comme un perturbateur ponctuel de la dynamique écologique (e.g. Chatterjee, et al., 2009; Mouquet, et al., 2005). Ces modèles ne permettent donc pas de quantifier les performances productives du système.

- Peu d'études centrées sur la dynamique des systèmes agricoles intègrent une composante écologique. Le modèle SEBIEN formalise les arbitrages entre production de viande et conservation de la flore prairiale (Jouven, 2006). La dynamique du système d'élevage est finement formalisée mais la composante écologique reste statique. Seul un indicateur de l'état des populations (note de biodiversité) est simulé, de sorte que l'arbitrage production de viande / conservation de la biodiversité ne renseigne pas sur les dynamiques et les tendances de la biodiversité associée.

- Très peu de modèles incluent à la fois les dynamiques écologiques et productives et leurs interactions. Pedersen et al., (2003) développent un modèle d'interaction entre pâturage et populations de Tétras des armoises (*Centrocercus urophasianus*). Ce modèle formalise les dynamiques d'un couvert végétal pâturé et ses effets sur les dynamiques du Tétras. Il permet de tester l'effet de scénarios de gestion sur des dynamiques écologiques mais ne fournit pas de sortie en termes de production. Topping et al. (2003) proposent un modèle individu centré pour formaliser la dynamique du Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) en milieu agricole. Ce modèle inclut des dynamiques de couverts végétaux pilotés par des combinaisons de pratiques et les dynamiques spatio-temporelles des campagnols. Là encore, aucun indicateur ne permet d'évaluer la production ; par ailleurs, la finesse de représentation de la dynamique de population implique des dynamiques très lourdes incompatibles avec les algorithmes de viabilité.

Il existe aujourd'hui un manque important de modèles simples pour étudier les interactions entre les dynamiques productives et écologiques des agroécosystèmes et les arbitrages qui en découlent. De tels modèles sont pourtant indispensables pour traiter de la conciliation entre production agricole et conservation de la biodiversité avec des approches de viabilité.

d. Domaine d'application

J'ai choisi d'étudier la conciliation entre objectifs de production agricole et de conservation de la biodiversité à partir du cas d'étude des oiseaux spécialistes des agroécosystèmes prairiaux exploités par des élevages en Europe occidentale. Les prairies permanentes constituent d'excellents exemples de milieux anthropisés où conservation et production sont indissociables. Les pratiques de pâturage et de fauche sont des facteurs de variation importants de l'état du couvert. Sans élevage, ces milieux se ferment et l'écosystème prairial se dégrade. Pour autant les prairies ont également été soumises à une forte intensification qui comme dans d'autres milieux agricoles a eu de forts impacts sur la biodiversité (Vickery, et al., 2001). Selon l'intensité agricole, ces agroécosystèmes présentent donc la particularité d'être impactés positivement ou négativement et ce à plusieurs échelles emboitées. Dans ces milieux, les oiseaux constituent de bons modèles d'étude. Ils sont sensibles à la gestion de ces espaces tant aux échelles parcellaires que paysagères et leur position relativement élevée dans la chaine trophique en fait de bons indicateurs de biodiversité. Une synthèse bibliographique des effets multi-échelles du pâturage et de la fauche sur les oiseaux prairiaux est présentée en Annexe 1 et j'en synthétise ci-dessous les principaux points clefs.

- A l'échelle de la parcelle, les périodes et les intensités du pâturage ainsi que la fauche en interaction avec la dynamique naturelle végétale déterminent la structure et la hauteur du couvert. En pilotant l'état du milieu, les pratiques de pâturage et de fauche ont des effets indirects et jouent un rôle central sur l'ensemble des dynamiques de l'agroécosystème. Sur le cas plus particulier des oiseaux prairiaux, la structure et la hauteur du couvert ont un fort impact sur les risques de prédation (Wittingham et Evans 2004), sur l'abondance des ressources alimentaires (Dennis et al. 2008) et sur leur disponibilité (Vanderberghe et al. 2009). Elles conditionnent également la disponibilité en sites de nidification (Milsom et al. 2000). En parallèle des effets indirects, les oiseaux prairiaux subissent aussi les effets directs du pâturage et de la fauche car la plupart de ces espèces nichent au sol. Le piétinement des nids par les herbivores domestiques peut avoir un impact direct fort sur la fécondité des oiseaux (Watson et al. 2006). De même, la fauche a également des effets directs négatifs, principalement sur les poussins (Green et al. 1997).

- Aux échelles supérieures, les paysages sont composés d'un ensemble de parcelles agricoles. Celles-ci sont en interaction tant sur le plan productif qu'écologique. Sur le plan productif, les exploitations agricoles sont constituées d'ensembles de parcelles. Au niveau d'une exploitation, les usages agricoles alloués à chaque parcelle ne sont pas indépendants et c'est l'interaction entre les objectifs stratégiques de l'éleveur (Coleno et Duru 1998), les contraintes de son parcellaire (Morlon et Benoit 1990) et les variations de l'environnement qui définit l'allocation des usages aux différentes parcelles. Sur le plan écologique, les caractéristiques de composition et de structure des paysages agricoles sont des déterminants forts des dynamiques des oiseaux (Benton et al. 2003). Ces déterminants paysagers semblent d'autant plus importants pour les oiseaux nidifuges dont les jeunes ne restent pas cantonnés à leur parcelle de naissance mais exploitent également les parcelles voisines (Schekkerman 2008).

Ces différents travaux suggèrent que la conciliation entre production et conservation des oiseaux implique des arbitrages à différentes échelles. A l'échelle de la parcelle les usages sont bien sur de facteurs de variation des performances productives mais ont également des effets directs et indirects sur les oiseaux qui impactent les performances écologiques. Ces effets n'ont pour l'heure été étudiés qu'à court terme et de façon dissociée. Il est donc nécessaire de prendre en compte ces deux types d'effets pour examiner leur poids relatif dans l'arbitrage entre performances productive et écologique. A l'échelle d'un paysage, l'assemblage de parcelles appartenant à différentes exploitations génère une mosaïque d'habitats de qualité variable. Si différents travaux insistent dans leurs conclusions sur l'importance de l'hétérogénéité des paysages pour favoriser les oiseaux, on ignore toujours le poids relatif de la proportion et de la structure du paysage, deux composantes clés de l'hétérogénéité.

3. Questions de recherche

Les travaux sur les oiseaux prairiaux suggèrent qu'il est difficile de maximiser sur un même lieu et à un même instant les performances productive et écologique des systèmes d'élevage. Dans cette thèse, je pose comme hypothèse que la conciliation entre des deux performances demande de séparer dans le temps ou dans l'espace les objectifs productif et écologique. Cette séparation peut être réalisée à des échelles multiples, intra- ou interannuelle, de la parcelle au paysage.

L'objectif général de cette thèse est donc le suivant :

Analyser aux différentes échelles spatio-temporelles les conditions de l'arbitrage entre production agricole et conservation des oiseaux dans un agroécosystème prairial

Il se décline en 4 sous-questions qui seront traitées l'une après l'autre dans chacun des 4 chapitres de cette thèse. L'arbitrage entre production et conservation est étudié en environnement homogène puis en environnement hétérogène. Dans chaque cas, une première étape consiste à établir la forme générale de la relation entre production et conservation, une deuxième étape à chercher des leviers pour améliorer l'arbitrage entre ces deux dimensions.

- *Quelle est la relation entre production agricole et conservation en environnement homogène?*

Il s'agit ici d'intégrer les effets directs et indirects du pâturage pour formaliser l'arbitrage entre performances écologique et performance productive. Du point de vue des oiseaux, on se place ici en environnement homogène. Du point de vue agricole, cet environnement est géré avec un seul mode de gestion, il peut donc être dans une certaine mesure assimilé à l'échelle parcellaire.

- *Est-il possible d'améliorer les performances écologique et productive ainsi que la flexibilité des modes de gestion en relâchant les contraintes écologiques grâce à des mesures à obligation de résultats ?*

Il s'agit ici de comparer différents scénarios traduisant différents niveaux de contraintes écologiques sur l'agroécosystème pour étudier les performances écologique et productive ainsi que la flexibilité des modes de gestion. En particulier, on cherche à vérifier si des mesures agroenvironnementales à objectif de résultat, en relâchant les contraintes écologiques autorisent une variabilité interannuelle des modes de gestion.

- *Quels sont les effets de la proportion des usages sur la conciliation des performances écologique et productive à l'échelle de l'exploitation ?*

L'échelle de l'exploitation agricole permet de considérer, du point de vue des oiseaux, un environnement hétérogène constitué de plusieurs usages agricoles. Du point de vue de la production, l'exploitation est une échelle pertinente pour intégrer les différents usages nécessaires à l'alimentation du troupeau. Leur proportion constitue un levier potentiel de l'arbitrage entre performances productive et écologique. Il s'agit ici de déterminer la forme de cet arbitrage dans différents types d'exploitations agricoles.

- *Quels sont les effets relatifs de la proportion des usages et de leur répartition spatiale sur la relation entre performances écologique et productive dans des paysages agricoles ?*

Le paysage en tant que mosaïque de parcelles gérées avec différents usages offre un environnement hétérogène aux oiseaux. Au delà de la proportion des usages agricoles, la structure spatiale, i.e. l'agencement spatial des usages, est susceptible d'impacter leurs dynamiques. On étudie ici les effets relatifs de la proportion des usages et de leur agencement spatial sur la relation entre production et conservation à l'échelle du paysage.

4. Démarche

a. Cas d'étude

Ces 4 sous-questions sont traitées sur le cas d'étude de la conservation de deux espèces de limicoles dans des prairies permanentes du marais poitevin. Le marais poitevin constitue l'un des derniers grands fragments prairiaux de la façade atlantique. C'est un site clef pour la nidification de nombreuses espèces d'oiseaux prairiaux, dans lequel les surfaces de prairies ont subi une forte régression au cours des dernières décennies (Duncan et al. 1999). La question de la conciliation des activités agricoles et de la biodiversité y est donc primordiale, les objectifs écologiques étant indissociables d'objectifs productifs permettant le maintien des activités d'élevage. En raison de l'importance des enjeux écologiques mais également agricoles, le marais Poitevin est un site pilote pour la mise en œuvre des mesures agroenvironnementales depuis le début des années 1990.

Dans le cadre de cette thèse j'ai pu mobiliser une base de données constituée sur la zone Ouest-du-Lay localisée au sud de la Vendée. Cette zone, historiquement suivie par le domaine INRA de Saint Laurent de la Prée et l'UMR INRA AgroParisTech SAD-APT, a fait l'objet de nombreuses enquêtes technico-économiques concernant une centaine d'exploitations depuis le milieu des années 90 ainsi que de divers suivis écologiques sur un millier d'hectares depuis la fin des années 90 (Tichit et al. 2005 ; Durant et al. 2008a). Cette zone d'environ 5000 ha est constituée quasi exclusivement de parcelles de prairies permanentes utilisées par des exploitations d'élevage bovin viande. Les territoires d'exploitation sont généralement répartis entre d'une part des surfaces en prairies permanentes localisées dans le marais et d'autres part, des surfaces cultivées localisées hors marais en terres hautes. Dans ce secteur, on observe une grande diversité de systèmes bovins viande traduisant un gradient d'intensification de la surface fourragère (Tichit et al. 2006, Sabatier et al. 2008, Annexe 2). Ces d'exploitations poursuivent des objectifs stratégiques contrastés de type naisseur/ engraisseur ou naisseur. Les naisseurs/engraisseurs sont des systèmes d'élevage relativement intensifs et modérément dépendants de la prairie permanente de marais pour l'alimentation de leur troupeau, celle-ci étant aussi assurée par les prairies temporaires et l'ensilage cultivés

en terre haute. En revanche, les naisseurs correspondent à des systèmes pouvant être très extensifs et dans lesquels l'alimentation du troupeau repose dans sa quasi-totalité sur les prairies permanentes.

Sur le plan écologique, j'ai focalisé mon travail sur deux limicoles nicheurs dont les abondances sont encore élevées dans la zone d'étude, le Chevalier gambette (*Tringa totanus*) et le Vanneau huppé (*Vanellus vanellus*). Ces deux espèces ont subit un déclin relativement important à l'échelle de l'Europe depuis les années 80 (EBCC, 2010). En France, leurs effectifs sont relativement stables depuis 2001 (Jiguet, 2010) et le marais Poitevin demeure un site clef pour la nidification de ces deux espèces. Parmi les oiseaux prairiaux, ces deux espèces font partie des espèces les plus étudiées et il existe une littérature abondante en Europe (e.g. Ottvall 2004, Peach et al. 1994, Insley et al. 1997, Durant et al. 2008a). Se situant relativement haut dans la chaine trophique, ils constituent de bons indicateurs de la biodiversité des prairies humides. Ces oiseaux accomplissent la plus grande partie de leur cycle de vie dans les prairies et leur démographie est très liée aux pratiques agricoles. Une synthèse sur la biologie de ces espèces (Durant et al. 2008b) souligne plusieurs caractéristiques clés qui en font de bons modèles d'étude des relations entre avifaune et pratiques agricoles. Ils se reproduisent au printemps qui est également une période cruciale pour les troupeaux bovins. Pour nicher, ils sélectionnent des parcelles avec des hauteurs d'herbe spécifiques : rase pour le vanneau et modérée pour le chevalier gambette. De sorte que les deux espèces ne sont pas favorisées par les mêmes pratiques agricoles. Nichant au sol, ils sont particulièrement exposés aux effets directs et indirects du pâturage et de la fauche. Enfin, les jeunes étant nidifuges, leur survie ne dépend pas uniquement des pratiques dans leur parcelle de naissance mais également de celles des parcelles avoisinantes. Ces oiseaux sont donc particulièrement intéressants pour appréhender la conciliation entre performances productive et écologique à différentes échelles.

b. Stratégie de recherche

Partant des 4 sous-questions, j'ai réalisé 4 études basées sur 4 modèles distincts développés à partir d'un cadre conceptuel commun dans lequel les processus agricoles sont des facteurs de variation des dynamiques écologiques. Chacun des modèles est mobilisé dans un des chapitres de la thèse. J'ai choisi de créer 4 modèles spécifiques plutôt qu'un seul modèle polyvalent afin d'aborder chacune des sous-questions avec le modèle minimal propre à la sous-question traitée. Ce choix m'a permis de développer des modèles relativement simples et de pouvoir interpréter sans ambigüité leurs résultats. J'ai ainsi pu éviter nombre de problèmes liés à la multiplicité des causes et des effets que l'on envisage aisément dans le cas d'une étude multicritère d'un système à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Pour autant, les modèles ne sont pas totalement indépendants puisque chacun d'eux s'appuie

largement sur les modèles précédents ainsi que sur les résultats auxquels ils ont conduit. Chaque modèle met en évidence de nouveaux leviers de conciliation entre production et conservation correspondant à des changements d'échelles tant sur le plan spatial que temporel. Chacun de ces modèles peut être lu comme une analyse de l'agroécosystème prairial à une échelle spatio-temporelle spécifique (Figure 2).

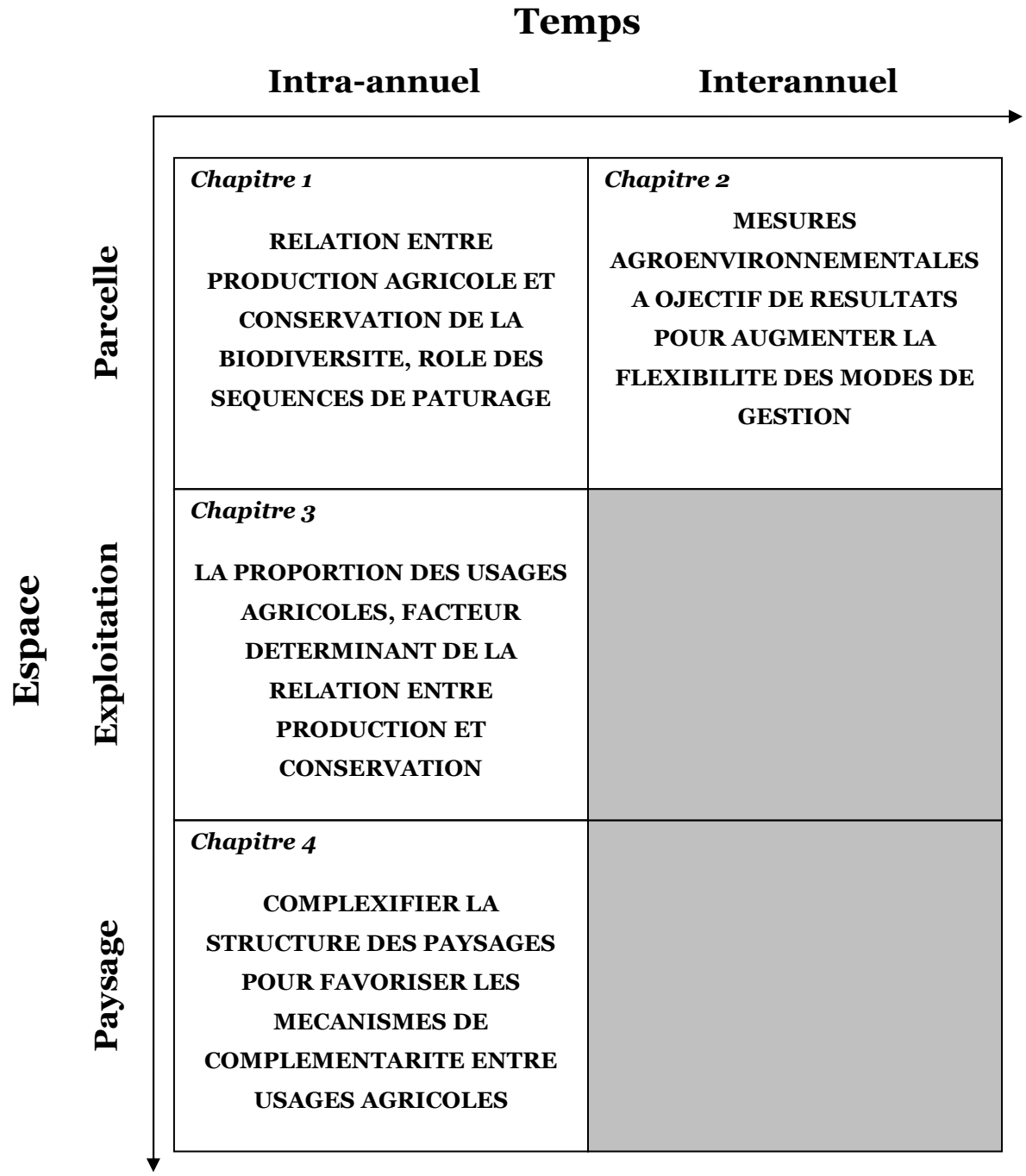


Figure 2 : Analyse multi échelle des relations entre production et conservation au sein d'un agroécosystème prairial. Les différents chapitres de la thèse apportent une lecture multi-échelle des arbitrages entre performance productive et écologique.

c. *Cadre mathématique de la théorie de la viabilité*

Les chapitres 1, 2 et 3 de cette thèse font appel à la théorie de la viabilité dont voici une présentation formelle des principaux concepts dans le cas d'un système état-contrôle en temps discret et en horizon temporel fini :

Dynamique

Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{cases} x(t+1) = F(t, x(t), u(t)), \\ x(0) = x_0 \end{cases} \quad \forall t \in [1, T] \cap \mathbb{N}$$

Où $x(t) \in X = R^n$ représente l'état du système, $u(t) \in U = R^p$ représente le contrôle, $T \in \mathbb{N}$ est l'horizon temporel et $x_0 \in X$ la condition initiale.

Contraintes

On soumet ce système à des contraintes qui définissent les conditions du maintien du système. Ces contraintes peuvent être de deux types. Elles sont définies de la manière suivante :

- Contraintes d'état

On impose des contraintes sur l'état du système. Ces contraintes représentent les limites à ne pas franchir.

$$x(t) \in A(t), \ \forall t \in [1, T] \cap \mathbb{N}$$

Où $A(t)$ est le domaine de contraintes, un sous ensemble de l'espace des états. $A(t) \subset X$

- Contraintes de contrôle

De la même manière, on impose des restrictions aux contrôles du système sous la forme de contraintes de contrôle.

$$u(t) \in B(t), \ \forall t \in [1, T] \cap \mathbb{N}$$

Où $B(t) \subset U$ est un sous ensemble de l'espace des contrôles.

Noyau de viabilité, trajectoires viables

Le noyau de viabilité Viab(t) est un sous ensemble du domaine de contraintes. C'est l'ensemble des états du système à partir desquels il existe au moins une séquence de contrôles permettant le respect des contraintes dans le temps. Une telle séquence de contrôles est appelée trajectoire viable, l'ensemble des trajectoires viables est noté U_v.

$$Viab(0) = \{ x_0 ; \exists \ (u(t), x(t)) \text{ partant de } (x_0)); \ \forall t \in [1, T] \cap \mathbb{N}, x(t) \in A(t)$$

$$\text{et } \forall t \in [1, T-1] \cap \mathbb{N}, u(t) \in B(t)\}$$

$$U_v(x) = \{u ; \ u \in B(t) \text{ et } F(x,u) \in Viab(t+1)\}$$

5. Organisation du manuscrit

Le **premier chapitre** de cette thèse pose le modèle de base des interactions entre production et conservation dans les agroécosystèmes prairiaux en environnement homogène (assimilable dans une certaine mesure à l'échelle parcellaire). Ce modèle permet de tracer la courbe de la relation entre performances productive et écologique d'un agroécosystème prairial. Cette courbe n'est pas monotone et les meilleures performances écologiques sont obtenues aux niveaux intermédiaires de performance productive. Il apparaît que la relation entre production et conservation en environnement homogène dépend des périodes et des intensités du pâturage au cours de l'année.

Le **deuxième chapitre** examine l'effet du relâchement des contraintes écologiques sur les performances écologique et productive ainsi que sur la flexibilité des modes de gestion. Ce relâchement des contraintes écologiques est réalisé grâce à des mesures agroenvironnementales à obligation de résultats. Ces mesures permettent un plus grand nombre de modes de gestion incluant des variations interannuelles dans les séquences de pâturage. En cela, les mesures à obligation de résultats offrent plus de flexibilité dans les modes de gestion.

Le **troisième chapitre** examine l'effet de la proportion de différents usages sur les performances écologique et productive de l'agroécosystème en environnement hétérogène. Il se base sur une représentation spatialement implicite[3] à l'échelle de l'exploitation agricole. Le modèle développé permet de déterminer la relation entre production et conservation à l'échelle de l'exploitation. Il apparaît qu'il est impossible de maximiser en même temps les performances productive et écologique des exploitations agricoles et que la proportion des différents usages est le levier de l'arbitrage et donc de la conciliation entre production et conservation.

Le **quatrième chapitre** analyse les effets relatifs de la proportion des usages agricoles et de la structure des paysages sur la conciliation entre production et conservation. Il est basé sur une représentation spatialement explicite[4] des paysages. Il montre qu'au-delà de la proportion des usages, la structure du paysage est un élément clef de la dynamique des oiseaux. La structure du paysage apparaît alors comme un levier important pour améliorer les arbitrages entre production et conservation.

Enfin, une **discussion générale** s'appuyant sur l'ensemble de ces résultats met en avant l'importance d'interactions entre une diversité de modes d'exploitation pris dans leur intégralité dans la conciliation entre production et conservation.

[3] La composante spatiale n'est représentée que par la proportion de différents usages agricoles et la structure de l'espace n'est pas prise en compte.
[4] La représentation du paysage intègre à la fois la proportion des usages et leur agencement spatial.

CHAPITRE 1

RELATION ENTRE PRODUCTION AGRICOLE ET CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE, ROLE DES SEQUENCES DE PATURAGE

1. Résumé

Les prairies pâturées sont des agroécosystèmes fortement anthropisés dont les dimensions écologiques et productives sont intimement liées. Le pâturage a deux types d'effets sur les limicoles. Un effet négatif direct lié au piétinement des nids par les bovins (Watson et al. 2006) et un effet indirect potentiellement favorable du à la hauteur d'herbe pilotée par le pâturage qui définit la qualité de l'habitat (Norris et al. 1997, Evans et al. 2005). A ce jour aucune étude n'a pris en compte ces deux effets, directs et indirects, du pâturage alors qu'ils définissent conjointement la relation entre les performances écologiques et productives de l'agroécosystème. Connaître la relation entre ces deux performances est une première approche nécessaire pour réfléchir aux politiques de conservation à mettre en place dans les espaces agricoles (Green et al. 2005).

Le but de ce chapitre est de déterminer les stratégies de pâturage correspondant aux différents arbitrages entre performance productive et écologique en révélant les poids relatifs des effets directs et indirects du pâturage. L'ensemble de ces différents arbitrages permet de tracer la courbe liant performances productive et écologique d'un agroécosystème prairial.

Pour cela j'ai développé un modèle d'interaction entre pâturage et dynamiques de populations de deux oiseaux prairiaux, le Vanneau huppé et le Chevalier gambette (Figure 3, Encadré 2). L'agroécosystème est modélisé à l'échelle d'un patch homogène pouvant (sur le plan productif tout du moins) être assimilé à l'échelle parcellaire. L'agroécosystème est à la fois vu comme une ressource alimentaire pour les bovins et comme le lieu de nidification et d'élevage des jeunes pour les oiseaux. Le couvert prairial pâturé et les populations d'oiseaux sont modélisés par des modèles matriciels en temps discret. Ce modèle inclut les effets directs et indirects du pâturage sur les paramètres démographiques des oiseaux. Le chargement pendant la nidification induit un piétinement qui détermine le nombre de poussin à l'éclosion. Le pâturage est une composante clef de la dynamique du couvert et détermine les hauteurs d'herbe. Pendant l'élevage des jeunes, la hauteur du couvert définit à son tour la qualité d'habitat et la survie des juvéniles.

L'utilisation des outils de la théorie de la viabilité permet de déterminer les stratégies de gestion qui respectent un ensemble de contraintes au cours du temps. Trois contraintes sont définies: une contrainte alimentaire qui assure que le prélèvement par le pâturage ne dépasse pas la biomasse disponible dans la prairie, une contrainte sur le piétinement qui limite l'impact direct des bovins sur la fécondité des oiseaux et une contrainte de hauteur d'herbe qui assure une bonne survie des jeunes. L'utilisation de différents niveaux de contraintes écologiques et de différents critères de sélection au sein de l'ensemble des trajectoires viables permet d'identifier un nombre fini de trajectoires caractérisant l'ensemble de la relation entre production et conservation. Chaque trajectoire est évaluée par ses performances écologique et productive. L'indicateur de performance productive est le nombre de journées de pâturage

(en UGB.jour.ha^{-1}.an^{-1}). L'indicateur de performance écologique est l'effectif final des populations.

Les résultats des simulations montrent que la relation entre les performances productive et écologique n'est pas monotone. Les meilleures performances écologiques sont obtenues pour des niveaux intermédiaires de performance productive. Pour de trop faibles performances productives, il n'est pas possible de générer les hauteurs d'herbe favorables aux oiseaux. En revanche, les plus forts niveaux de performance productive requièrent un pâturage de printemps important qui induit un fort piétinement et donc de faibles performances écologiques. Les stratégies de pâturage révélées par le modèle sont cycliques avec une période annuelle. Celles qui permettent le maintien des populations d'oiseaux combinent un pâturage d'automne visant à retarder le démarrage de la pousse de l'herbe au printemps suivant et un pâturage de fin de printemps permettant de valoriser le stock d'herbe sur pied mis en place en début de printemps.

L'analyse des stratégies effectivement mises en place par les éleveurs de notre zone d'étude montre que peu de parcelles sont favorables aux limicoles à la fois en termes de hauteur d'herbe et de piétinement. Ce faible nombre de parcelles favorables illustre l'antagonisme fort entre le besoin de générer de faibles hauteurs d'herbe en fin de printemps pour favoriser la survie des juvéniles et les risques de piétinement en début de printemps.

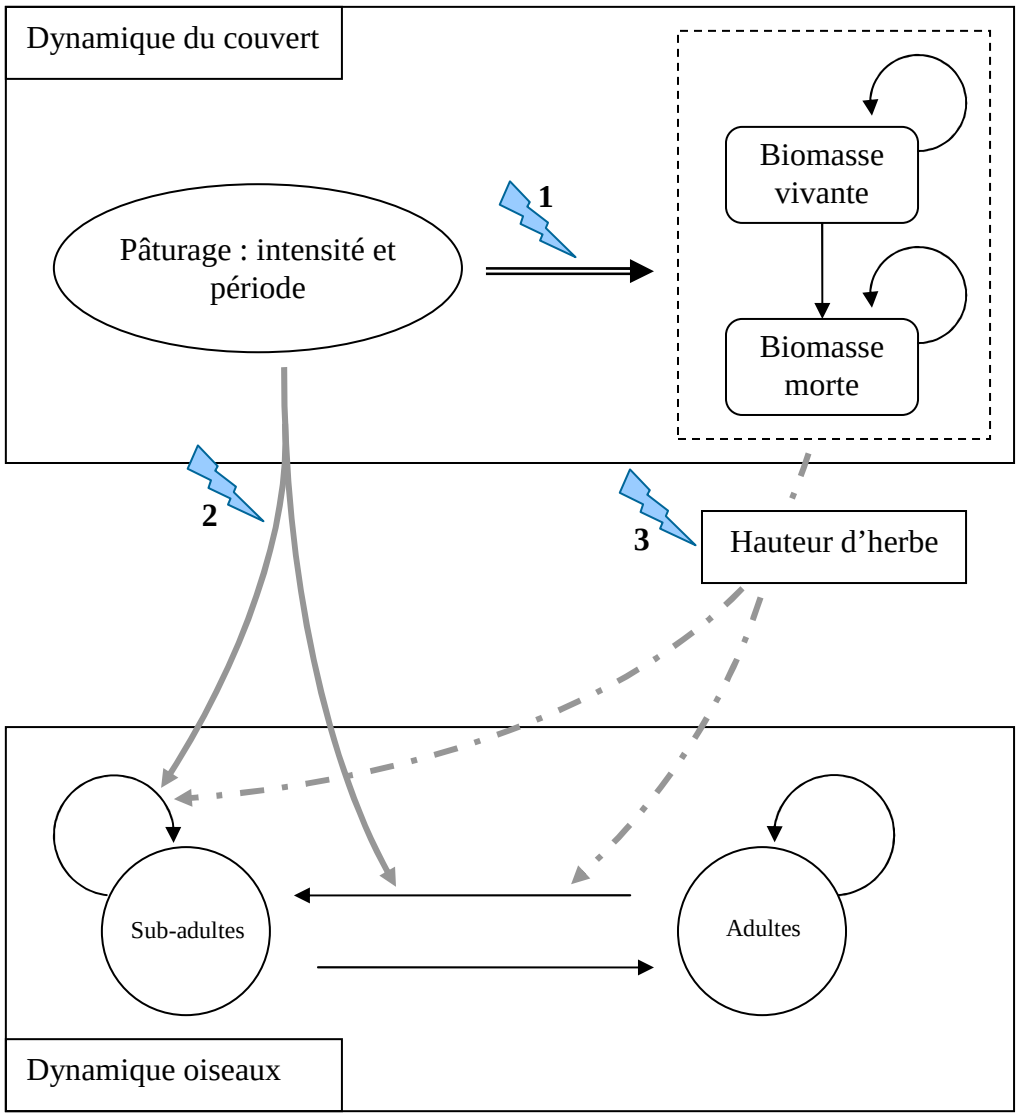


Figure 3 : Modèle d'interactions entre pâturage et dynamiques de limicoles en environnement homogène.
Le modèle est composé d'un sous modèle de dynamique de couvert végétal et d'un sous-modèle de dynamique de population d'oiseaux. Les flèches pleines grises représentent les effets directs du piétinement, les flèches discontinues correspondent aux effets indirects. Les flèches noires correspondent aux dynamiques des limicoles et du couvert. La double flèche noire représente le prélèvement par le pâturage. Les éclairs bleus représentent les contraintes de viabilité : (1) contrainte alimentaire, (2) contrainte de piétinement, (3) contrainte d'habitat.

Encadré 2: Caractéristiques du modèle en environnement homogène

Echelles

Echelle spatiale : *NA*
Grain spatial : *NA*
Horizon temporel : *15 ans*
Grain temporel : *1mois (dynamique végétale), 1 an (dynamique limicoles)*

Système état-contrôle

Etats : *biomasse vivante, biomasse morte*
Contrôles : *chargement (période et intensité de pâturage)*

Dynamique du couvert

Nombre d'usages : *1 (pâturage)*

Dynamique des limicoles

Nombre d'espèces : *2*
Nombre de classes d'âge : *2*
Stochasticité environnementale : *sur la survie juvénile*
Mouvement : *non*

Viabilité

Contraintes : *alimentation, hauteur d'herbe et piétinement*

Indicateurs de performances

Ecologique *: moyenne de tailles de population sur 500 simulations*
Productif : *nombre de journées de pâturage (en UGB.jours/ha/an)*
Flexibilité : *NA*

Environnement numérique

Dynamique du couvert végétal : *Scilab 4.1.2*
Dynamique des limicoles : *ULM*

Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agro-ecosystem

R. Sabatier[1,2], L. Doyen[3] and M.Tichit[1,2]

[1] INRA, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France

[2] AgroParistech, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France

[3] CNRS, UMR 5173 CERSP, MNHN, F-75005 Paris, France

Corresponding author:

Phone : +33 (0)1 44 08 72 40

Fax : + 33 (0)1 44 08 16 93

rodolphe.sabatier@agroparistech.fr

ABSTRACT

The objective of this study was to model the trade-offs between ecological and productive performance of a grassland agro-ecosystem. We developed a dynamic model linking grass dynamics controlled by livestock grazing to stochastic population dynamics of two wader bird species with high conservation value. Bird dynamics were driven by both direct and indirect effects of grazing. Viable control framework was used to predict grazing strategies ensuring production and conservation and to generate the whole trade-off curve between ecological and productive performance. Bird population size was used as an indicator of ecological performance and the total number of grazing days defined productive performance. Model results show that conciliating ecological and productive performance implies a temporal shift in grazing sequences. The best ecological performance was obtained at intermediate levels of productive performance. Without grazing or with too low a grazing intensity, it was not possible to maintain any of the bird populations due to the indirect effects of grazing on habitat quality. However, too high a level of grazing implied fast population decline for both populations due to direct negative effects of grazing on nest survival. Field data on current grazing regimes and grass height showed a low proportion of suitable fields in our case study area. This result indicates an antagonism between direct and indirect effects of grazing on wader birds, implying the need of very specific management of grassland. Our results illustrate the fact that European grasslands are anthropic habitats which are highly dependant on human activity. In such habitats, trade-off curves are not expected to be strictly decreasing or increasing.

KEYWORDS : dynamic modelling; co-viability; density-yield function; trade-off curve, wader bird; management

2. Introduction

Although there is a large set of evidence about the impact of grazing on grassland birds, there is a lack of synthesis regarding its direct and indirect effects in the long term. On the one hand, many studies have shown that indirect effects operate through changes in vegetation structure. As, grassland birds have specific requirements in terms of grass structure, ranging from short to medium grass heights (Durant 2008b), moderate grazing has been reported to positively affect both bird abundance (e.g. Norris et al., 1997; Evans et al., 2006) and life traits (Hart et al., 2002; Evans et al., 2005). On the other hand, other studies have focused on the direct effects of nest trampling by cattle (Bareiss et al., 1986; Beintema and Muskens, 1987; Paine et al., 1996) which have a negative influence on bird demography (Watson et al., 2006). These studies have two serious limitations: i) direct and indirect effects are studied separately; ii) both effects are studied in a static framework affording no information about the long term consequences of grazing on grassland bird populations.

The very few studies that have assessed grazing impacts on bird populations in a dynamic framework have focused only on indirect effects (Pedersen et al., 2003; Tichit et al., 2007). Tichit et al. (2007) showed complex trade-offs between productive and ecological performance. Their model revealed wildlife friendly and economically sound grazing strategies that balance the need to create suitable grass heights for birds (i.e. ensuring high chicks' survival) with the need to satisfy cattle feeding requirements.

The trade-off between productive and ecological performance corresponds to the so called density-yield functions (Green et al., 2005). These authors stress the lack of such trade-off curves concerning European agroecosystems and recommend filling this gap in order to define the future shape of agricultural policy. A modelling approach can be a quick way to get an initial overview of these trade-off curves. However, accounting for both the direct and indirect effects of grazing is likely to complicate this trade-off since on the one hand grazing is necessary to create suitable grass heights, but on the other hand it is likely to be detrimental to nest survival. There is therefore an urgent need for an integrative and dynamic framework linking both types of effects and offering insights into their relative importance in the trade-off between ecological and productive performance.

The objective of this study was to model trade-off curves for a European grazed grassland agroecosystem. We extend the coviability model (Tichit et al., 2007) by integrating the direct effects of grazing on nest destruction and use it to predict the range of grazing strategies leading to viable productive and ecological performance on the long term. The model is applied to the Ouest-du-Lay marsh (46°22' N, 1°25' W) which is part of the largest remaining fragment of wet grasslands on the French Atlantic coast. This marsh harbours some of the largest French populations of two wader species (Deuceunick, 2001): the redshank (*Tringa totanus*) and the lapwing (*Vanellus vanellus*). These ground nesting bird species, are

extremely sensitive to grazing management (review in Durant et al., 2008b). The management of marsh area is thus crucial to their conservation.

The model addresses the following questions:

What is the shape of the trade-off between productive and ecological performance?

What is the relative importance of direct and indirect effects of grazing in the trade-off?

Are current grazing regimes in the Ouest-du-Lay marsh favourable to the conservation of both wader species?

3. Methods

The coviability model

The model represents a grassland agroecosystem which is the breeding habitat of two wader species and the feeding resource for domestic cattle (Figure 4). It is a discrete time model linking a grass dynamic to a bird population dynamic. The model is built under the viable control mathematical framework (De Lara and Doyen 2008) which is closely related to the Viability Theory (Aubin 1991).

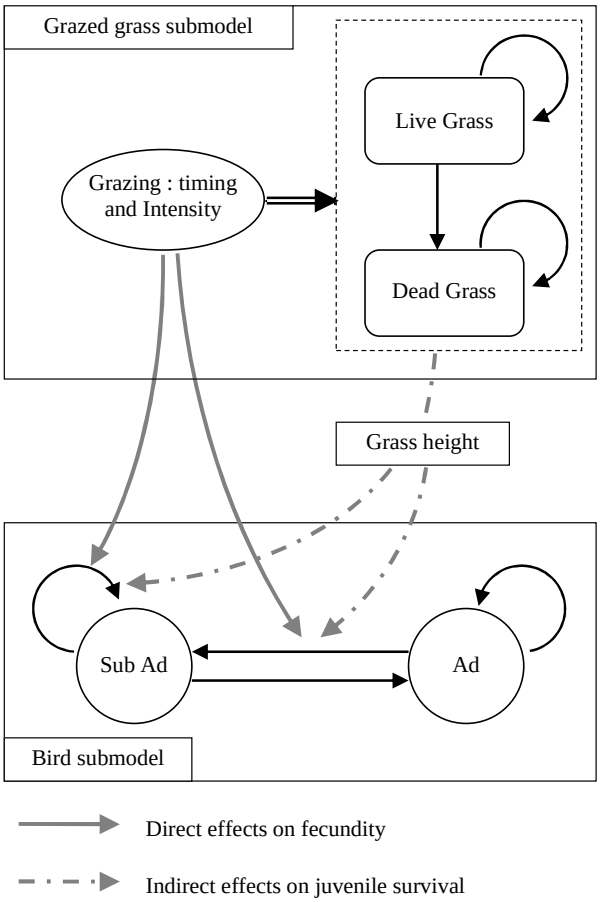


Figure 4 Conceptual model of the direct and indirect effects of grazing on bird population dynamics. Dynamics of grass biomass (black arrows) is controlled through timing and intensity of grazing; double arrow represents cattle consumption of standing live and dead biomass. For each wader species, a life cycle diagram represents the female portion of an age-structured population: one sub-adult class (1-year individuals) and one adult class (2 years and more individuals); black arrows class transitions in a 1-year interval.

Discrete time dynamics of the grazed grassland

The grassland consists of a mixture of grass species. As far as mass turnover and growth are concerned, the model is adapted from that of Hutchings and Gordon (2001). The grass biomass *B(t)* is partitioned into live and standing dead grass *($B_L(t)$, $B_D(t)$)* both expressed in organic matter (g OM m^{-2}). Parameter values are given in Table 1, details on the calibration of grass dynamics are given in section: *model calibration*.

The grazed grass dynamic reads:

$$B(t+1) = A(t, B(t))B(t) - G(u(t), A(t)B(t)) \qquad for\ t = 0,1,...,T \tag{1}$$

where matrix *A* encompasses the transition rates defining grass dynamics and *G* is a vector representing the harvested biomass through grazing. Harvested biomass depends on grazing intensity *u(t)* (expressed in livestock unit per ha LU ha^{-1}) and the matrix *A* is specified as follows:

$$A(t,B) = \begin{pmatrix} \exp(-r_S(t)) + r_G(B,t) & 0 \\ 1 - \exp(-r_S(t)) & \exp(-r_D(t)) \end{pmatrix} \tag{2}$$

$r_S(t)$ and $r_D(t)$ ($month^{-1}$) stand for senescence and decay rate coefficients.

growth rate $r_G(B, t)$ (g OM $month^{-1}$) is the product of a potential growth rate $\gamma_1(t)$ (g m^{-2} $month^{-1}$), also time dependent, and the relative light interception by live mass based on Beer's law:

$$r_G(B,t) = \frac{\gamma_1(t)}{B_L + B_D}\left(1 - \exp\left(-\beta\mu\left(B_L + B_D\right)\right)\right) \tag{3}$$

where $\gamma_1(t)$ is the maximum possible per month increase in grass mass under ideal environmental conditions (i.e. without nitrogen or water limitation), β is an attenuation coefficient related to the angle of the sun and μ is the specific leaf area (m^2 gOM^{-1}).

Harvested biomass through grazing represents the control variable. Each livestock unit requires a certain amount *q* of grass per month corresponding to the unit feed requirement in terms of biomass of one livestock unit on a monthly basis (gOM $month^{-1}$). We assume that biomass harvest through grazing operates with a preference for live grass:

$$G(t) = \begin{cases} G_L(t) = \min\left(q\ u(t)\ ,\ B_L(t)\right) \\ G_D(t) = q\ u(t) - G_L(t) \end{cases} \tag{4}$$

The state of grass biomass determines grass height which is denoted *h(B)*.

Tableau 1 Parameters of the grazed grass sub-model

Parameter	**Value**
Biomass and grass height relationship	$h = 0.08\ B$ $r^2 = 0.98$, n=15, p = $2.2\ 10^{-16}$
Monthly vectors:	
Grass growth ($g.m^{-2}.month^{-1}$) r_G	[0.009 , 0.009, 0.126, 0.137, 0.486, 0.45, 0.45, 0.45, 0.45, 0.45, 0, 0]
Senescence rate ($month^{-1}$) r_S	[0, 0, 0, 0.93, 1.125, 1.5, 0.75, 0.75, 1.5, 1.5, 0.75, 0.75]
Decay rate ($month^{-1}$) r_D	[0, 0, 0, 1.482, 1.105, 1.3, 1.95, 0.65, 0.65, 0.65, 0, 0]
Cattle unit feed requirement q (g Organic Mater $month^{-1}$ LU^{-1})	$3.8\ 10^5$
Attenuation coefficient β	0.5
Specific leaf area μ	0.02 Both values (β, μ) from Hutchings and Gordon (2001)

Wader dynamics

The dynamics of both species is conceptualized by a staged structured stochastic matrix model

$$N(t) = (N_{11}(t), N_{12}(t), N_{13}(t), N_{21}(t), N_{22}(t), N_{23}(t)) \quad (5)$$

where N_{ij} designates density of birds in age-class j (j=1,2,3) of species i (i=1,2). Wader dynamics is linked to grazed grass dynamics through two demographic parameters: fecundity and juvenile survival. During the nesting period, fecundity is a function of cattle density *u(t)* which traduces the impact of nest trampling. During the chick rearing period, juvenile survival is a function of grass height *h(B(t))* generated by grazing. Wader dynamics from *t* to *t+1* reads:

$$N(t+1) = M(t, N(t), h(B(t), u(t), \omega(t))N(t) \qquad for\ t = 0,1,...,T \quad (6)$$

with

$$M(t, N, h, u, \omega) = \begin{pmatrix} M_1(t, N, h, u, \omega) & 0 \\ 0 & M_2(t, N, h, u, \omega) \end{pmatrix} \quad (7)$$

where M_i represents the stochastic matrix of transition rates of species i and ω stands for the environmental stochasticity (defined hereafter).

During the nesting month t_i* of species i, matrix M_i is defined by:

$$M_i(t,N,h,u,\omega) = \begin{pmatrix} 0 & \alpha_i.f_{i1}(u).\sigma_i.\frac{1}{1+c_iN_i} & \alpha_i.f_{i2}(u).\sigma_i.\frac{1}{1+c_iN_i} \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad if\ t = t_i^* \qquad (8)$$

with $\alpha_i.f_{ij}(u)\ .\ \sigma_i\ .1\ /\ (1 + c_i\ .\ N_i)$ being the number of hatched eggs for an individual of class j in species i, α_i the proportion of breeding females, $f_{ij}(u)$ the clutch size depending on cattle density during the nesting month t_i* and σ_i the primary sex ratio. Intra-specific competition is modelled with a Beverton-Holt-like density dependence function with c_i the strength of competition. We used average demographic parameters of lapwing and redshank which are representative of these general characteristics. These parameters are listed in table 2.

In contrast with Tichit et al. (2007), bird fecundity is influenced by grazing intensity through nest trampling by cattle. Several studies show that grazing intensity reduces the survival rate of eggs through combined effects of cattle density and grazing duration (Bareiss et al., 1986; Paine et al., 1996). For four wader species, including lapwings and redshanks, Beintema et al. (1987) quantified the effect of one livestock unit on the daily survival rate of eggs η_i . Hence, for each species i, the egg survival rate over the whole incubation period x_i is assumed to depend on grazing intensity u and incubation length t_i^{inc} as follows:

$$x_i(u,t_i^{inc}) = \eta_i^{u.t_i^{inc}} \qquad (9)$$

Therefore, clutch size reads:

$$f_{ij}(u) = x_i(u,t_i^{inc}).f_{ij}^{\max} = \eta_i^{u.t_i^{inc}}.f_{ij}^{\max} \qquad (10)$$

with f_{ij}^{max} being the maximal fecundity without trampling.

During the chick rearing month $t_i^{\#}$ of species i, matrix M_i is defined by:

$$Mi(t,N,h,u,\omega) = \begin{pmatrix} s_{i1}(h,\omega) & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad if\ t=t_i^{\#} \qquad (11)$$

Juvenile survival is affected by grass height that is a major driver of habitat quality through its impact on predation risk or food availability (Durant et al 2008b). Chick survival $s_{i1}(h,\omega)$ during chick rearing month $t_i^{\#}$ depends on grass height $h(B)$ (generated by grass biomass) and environmental stochasticity ω. More specifically, ω is modelled using a beta distribution

with mean s_{i1} and standard error denoted cv. Chick survival is drawn from this distribution. Environmental stochasticity formalizes inter annual variations in average juvenile survival that can be due to variations in climatic conditions or predation pressure.
During the last month of the year t_i^+ of species i, matrix M_i is defined by:

$$Mi(t,N,h,u,\omega) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & s_{i2} & s_{i3} \end{pmatrix} \quad if\ t = t_i^+, \tag{12}$$

where s_{ij} is the yearly survival of class j in species i.

$$Mi(t,N,h,u,\omega) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad if\ t \neq t_i^*, t_i^\#, t_i^+ \tag{13}$$

Tableau 2 Parameters used in the bird model

Parameters	Lapwings (L)	Redshanks (R)	Reference
Mean Chick survival, s_{i1}	0.45	0.35	(Peach et al., 1994)(L) (Insley et al., 1997)(R)
Sub-adult survival, s_{i2}	0.60	0.70	(Peach et al., 1994)(L) (Insley et al., 1997)(R)
Adult survival, s_{i3}	0.70	0.80	(Peach et al., 1994)(L) (Insley et al., 1997)(R)
Sub-adult clutch size, f_{i2}^{max}	3.70	3.70	(Ottvall, 2004)
Adult clutch size, f_{i3}^{max}	4.20	4.20	(Ottvall, 2004)
Proportion of breeding females, α_i	0.75	0.75	(Ottvall, 2004)
Sex-ratio σ_i	0.50	0.50	(Ottvall, 2004)
Daily nest survival for 1 LU/ha, η_i	0.990	0.973	(Beintema, 1987)
Incubation length , t^{inc}	26	23.3	(Kooiker, 1993)(L) (Wallander and Andersson, 2002)(R)
Incubation month	April	May	(Durant et al., 2008a)
Chick rearing month	May	June	(Durant et al., 2008a)
Minimal viable grass height (cm)	0	10	(Durant et al., 2008a)
Maximal viable grass height (cm)	14	20	(Durant et al., 2008a)

Viability constraints

A first constraint is related to the satisfaction of cattle feeding requirements. Given a monthly biomass demand per livestock unit *q*, the feeding constraint is defined as follows:

$$q\ u(t) \leq \ A(t, B_L(t) + B_D(t)) - B_{\min} \quad (14)$$

with B_{min} being the minimal grass biomass below which cattle cannot graze.

The second constraint is related to egg survival and trampling mechanisms. To limit the impact of trampling on the egg survival rate over the egg incubation period $x_i(u, t_i^{inc})$, an upper threshold u^* is imposed on cattle density:

$$u(t) \leq u^* \ \ for\ t = t_i^* \quad (15)$$

The third constraint describes suitable habitat quality for each species during the chick rearing month ($t_i^{\#}$). It consists of minimal and maximal grass heights that ensure the highest survival rate for chicks (values given in table 2):

$$h_{i\ \min} \leq h(t) \leq h_{i\ \max} \quad for \quad t = t_i^{\#} \quad (16)$$

Viable grazing strategies

The identification of viable combinations of grass biomass *B(.)* and grazing intensity *u(.)* refers to the computation of the viability corridor *Viab(t)*. At time $t = t_0$ it reads:

$$Viab(t_0) = \left\{ \begin{array}{l} B(t_0) \ | \ there\ exists\ grazing\ u(t)\ and\ states\ B(t)\ starting\ from\ B(t_0) \\ satisfying\ conditions\ (14),(15),(16)\ for\ any\ time\ t = t_0,...,T \end{array} \right\} \quad (17)$$

Once the viability corridor has been found, we compute the viable grazing strategies U_v that verify the different constraints throughout time. Such *u(t)* exist as long as the state *B(t)* lies within the viability corridor *Viab(t)*. The set of viable grazing feedback at time *t* for a given viable grass state *B* reads:

$$U_V(t, B) = \left\{ u \left| \begin{array}{l} constraints\ (14),(15)\ are\ verified \\ A(t, B)B - G(u, B) \in \ Viab(t+1) \end{array} \right. \right\} \quad (18)$$

Following De Lara and Doyen (2008), viable strategies are computed using a dynamic programming algorithm as follows:

Let D(t) be the following set:

$$D(t) = \left\{ B(t) \middle| B(t) \ \ respects \ \ constraints \ \ (16) \right\} \tag{19}$$

$1_{D(t)}$ is the characteristic function. It is defined as follows:

$$1_{D(t)}(B) = \begin{cases} 1 \ \ if \ \ B \in D(t) \\ 0 \ \ if \ \ B \notin D(t) \end{cases} \tag{20}$$

The Value function *V(T,B)* is defined as follows

$$V(T, B) = 1_{D(T)}(B) \tag{21}$$

$$V(t, B) = \max\left(\left(u \middle| (14) and (15) \right) \ 1_{D(t)}(B) V(t+1, F(t, B, u)) \right) \ \forall t \in \{0, \ldots, T-1\} \tag{22}$$

$$\text{with } \ F(B, t, u) = A(t, B)B - G(u, A(t, B)B) \tag{23}$$

The viability corridor *Viab(t)* is computed follows:

$$Viab(t) = \left\{ B \middle| V(t, B) = 1 \right\} \tag{24}$$

$$U_v(t, B) = \text{Argmax} \left(\left(u \middle| (14) and (15) \right) \ 1_{D(t)}(B) V(t+1, F(t, B, u)) \right) \tag{25}$$

Notice that there may be several controls in the set $U_v(t,B)$
Practically, we discretize the state space R^2 over a grid *X* and the control space R over a control grid *U*.

$$X = \left\{ B_L^1, \ldots, B_L^n \right\} \times \left\{ B_D^1, \ldots, B_D^n \right\} \subset R^2 \tag{26}$$

$$U = \left\{ u_1, \ldots, u_m \right\} \subset R \tag{27}$$

We then adapt the dynamic programming by using projections of the controlled dynamics over the state grid *X* (of size n^2) and the control grid *U* (of size m).

Model calibration

Grazed grass sub-model

Three databases from the Ouest-du-Lay marsh were used to parameterize the grazed grass dynamics. A harvesting trial was conducted on 15 grazed fields to derive the relationship between grass height and biomass. In 2004, three measurements were taken (February, April, May). In each field, grass height and biomass were measured on 16 randomly positioned quadrats (0.0625m²) and then averaged. In each quadrat 9 grass height measurements (to the nearest cm) were taken using a sward stick. Measurements were distributed every 8 cm, with the initial point being located at 4.5 cm from the edges of the quadrat. The above-ground grass inside each quadrat was harvested using a hand-mower, dried at 80°C for 24 h and weighed to the nearest gram. For each field, the three measurements were averaged. The relationship between grass height (h) and grass biomass (B) was modelled with a linear regression with no intercept (*lm* procedure R software) (Table 1).

A second database was used to calibrate grass growth (r_G), scenescence (r_S) and decay (r_D) rate vectors without grazing. We used three trials of grass height measurements on 74 ungrazed fields with a continuous development of grass in spring (Durant et al., 2008a). In each field grass height measurements (20 sward stick measurements ha^{-1} to the nearest cm) were taken in February, April and May, providing respectively the initial state of the grass cover, the beginning of the growing period and the maximal growth. The calibration was done by minimizing the mean square error (MSE) between predicted and measured grass heights (Table 1). A third database (Tichit et al., 2005a) was used to calibrate the cattle unit feed requirement q. It included the sequences in grazing intensities and the grass heights (10 measurements with the above mentioned method) recorded on 12 fields in 2002. Calibration was also performed by minimizing the MSE. Overall, a final MSE of 27 cm² was obtained on grass heights predictions, which correspond to a 5.2 cm root mean squared error.

Bird sub-model

Wader demographic parameters were based on literature data. Most reviews of wader demography emphasize low reproductive success (mean clutch size around 4 eggs, high nest failure, 1 brood per year), and relatively high adult survival varying from 0.7 to 0.9 (Sandercock, 2003). We used average demographic parameters of lapwings and redshanks which are representative of these general characteristics (Table 2). Competition between chicks was assumed to be intraspecific and parameters c_i, measuring the strength of competition, was set at 0.0077 for both species (Tichit et al., 2007). Environmental stochasticity was integrated by setting the standard error cv of the beta distribution at 0.25.

Due to the lack of precise data about the relationship between chick survival and grass height, a threshold approach was used (Tichit et al., 2007). Mean chick survival given in the literature was used for the viable grass height range and divided by four outside this range (Table 2).

Viability analysis and simulations

Following the methodology described in section *viable grazing strategies*, dynamic programming was applied for numerical approximation of viable grazing strategies. Such viable grazing strategies made it possible to verify productive and ecological constraints over a period of T = 15 years. Numerical computations were performed with the Scilab 4.1.2 software (http://www.scilab.org/ ; Scilab Consortium 2007). Outputs from the grass submodel were used as inputs into the bird submodel and wader bird population dynamics were obtained with the Unified Life Model 4.0 software (http://www.biologie.ens.fr/~legendre/ulm/ulm.html ; ENS Paris 2002). As the model includes environmental stochasticity, reflecting inter annual variations on average juvenile survival, population sizes of each species were thus computed from Monte Carlo simulations. From a given initial condition, 500 trajectories were run for each species. To derive the trade off curve between ecological and productive performance, two indicators were computed for each dimension. Ecological indicator *EI* was the average expected value of population size of each bird species at the time horizon:

$$EI = \frac{1}{n_m}\sum_{i=1}^{n_m} N_i(T)$$ with n_m the number of Monte Carlo Simulations (with n_m = 500) (28)

Productive indicator *PI* was the annual number of grazing days expressed in LU days ha^{-1}, assuming 30 days per month:

$$PI = 30\sum_{t=1}^{T} u(t) \qquad (29)$$

To generate the whole trade-off curve between productive and ecological performance, four grazing scenarios were tested (detailed in table 3). The first one was a “no grazing scenario”. The second one, denoted “productive”, maximized grazing under feeding constraint but without ecological constraint. The third one, denoted “trampling”, tolerated different levels of grazing intensity during nesting months and imposed the production of suitable grass heights for chicks. The fourth one, denoted “viable”, took into account the productive and both ecological constraints (i.e. no trampling and suitable grass heights).

Tableau 3 Model parameterization for the four scenarios. Values of the ecological constraints are given for lapwings (L) and redshanks (R).

Scenario	Constraints: Minimal height (cm)		Maximal height (cm)		Trampling (LU ha^{-1})		Grazing strategy	
	L	R	L	R	L	R	L	R
No Grazing	na	na	na	na	na		na	
Productive	na	na	na	na	na		Maximized	
Trampling	0	10	14	20	0<u*<5		Maximized	
Viable	0	10	14	20	0		Maximized and minimized	

na = not activated

Suitability of grazing management implemented on farmers fields

Information on grazing regimes and habitat quality was collected on 97 grazed fields belonging to 67 farms from the French grassland area of the Ouest-du-Lay marsh (Durant et al., 2008a). They include measurements on average grass heights and cattle densities during the critical months for waders. Grazing data was collected by interviewing farmers. For each grazed field, dates of grazing and numbers of livestock units were recorded in 2005. Monthly average cattle density (in LU ha^{-1}) was computed. On each field, grass heights were measured in May (c. 20 measurements per ha). Grass heights and cattle densities were then compared to viable grass heights (Table 2) and suitable cattle densities (i.e. <0.7 LU.ha^{-1}). These data were used to assess the suitability of current grazing strategies for waders in the case study area.

4. Results

Trade-offs between productive and ecological performance

Figure 5 shows the shape of the trade-off between ecological performance and productive performance for all grazing scenarios.

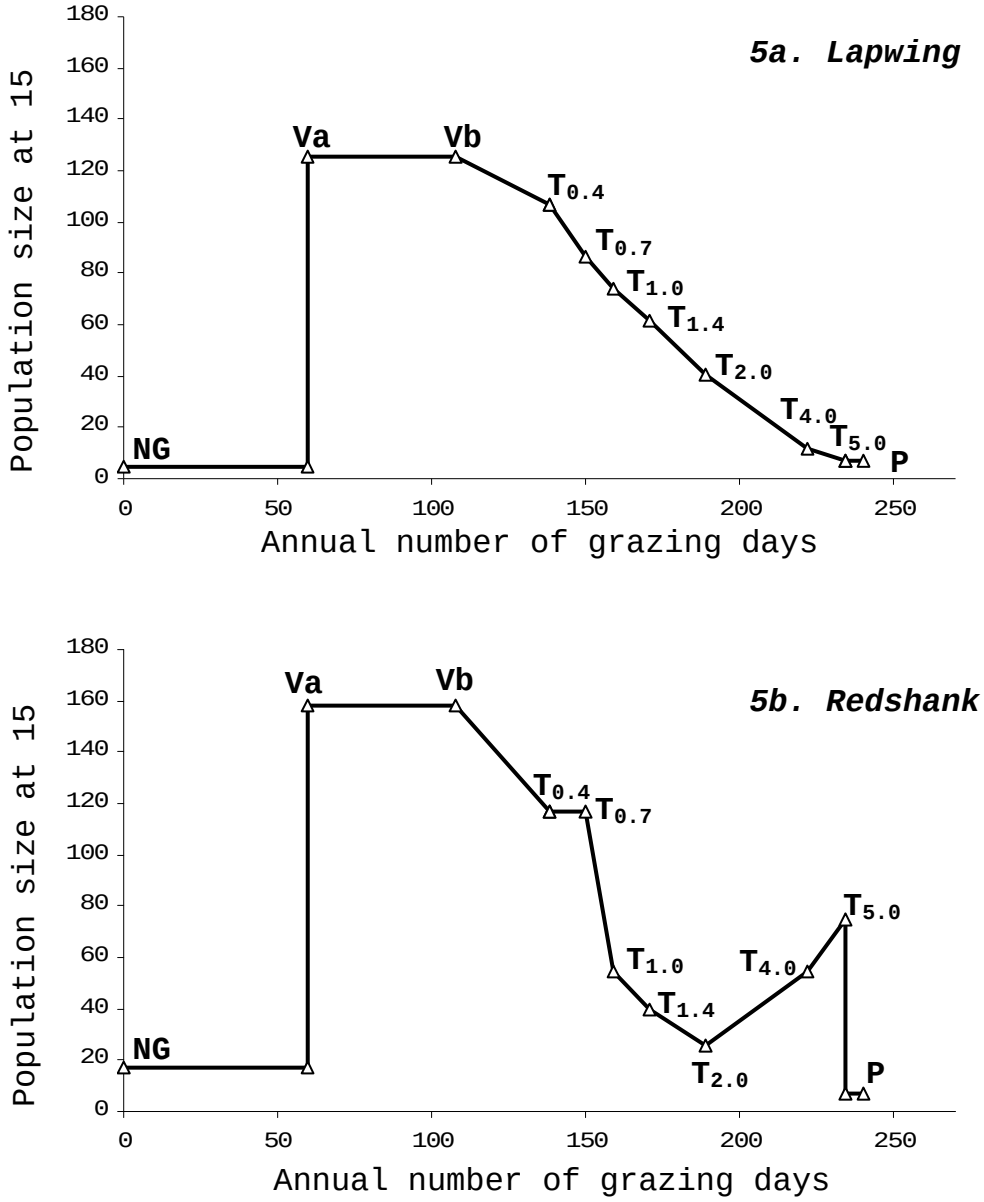


Figure 5 - Shape of the trade-off between productive and ecological performance generated with four grazing scenarios. For each bird species, ecological performance is the simulated average population size after 15 years derived from Monte Carlo simulations, 500 trajectories starting from 100 individuals. Productive performance is the annual number of grazing days expressed in livestock units ha^{-1} (LU ha^{-1}). Scenarios: (NG) no grazing; (Va) viable scenario with minimal grazing; (Vb) viable scenario with maximal grazing; ($T_{0.4}$, $T_{0.7}$, $T_{1.0}$, $T_{1.4}$, $T_{2.0}$, $T_{4.0}$, $T_{5.0}$) trampling scenarios with trampling constraints u*=0.4; u*=0.7; u*=1.0; u*=1.4; u*=2.0; u*=4.0; u*=5.0 LU ha^{-1} respectively; (P) Productive grazing without any ecological constraint.

With the no-grazing scenario (NG scenario) ecological performance was low since suitable grass heights could not be obtained (results not shown) and population sizes at 15 years were small for both species (i.e. 5 individuals for lapwings and 17 for redshank) (Figure 5 a and b). The viable scenario based on minimal grazing (Va scenario) revealed that a minimum of 60 grazing days per year was compulsory in order to maintain the populations of both species

over the long term (Figure 5 a and b). This scenario generated viable grass heights ensuring high chick survival (Figure 6a). It was characterised by a late summer grazing sequence without any spring grazing and thus no trampling (Figure 6b). Heavy summer grazing had delayed effects on grass biomass in the following early spring where biomass was 70% lower than in the no-grazing scenario. Such low levels of biomass constrained grass growth and facilitated the passage of grass heights through the grass height corridor in May and June.

In the viable scenario based on maximal grazing (Vb scenario), productive performance reached 108 grazing days per year and ecological performance led to higher population sizes at 15 years for redshanks than for lapwings (158 and 125 respectively) (Figure 5 a and b). Besides autumn grazing, the grazing strategy also implied a grazing peak in June, just after the two critical months for nest trampling (Figure 6d). Suitable grass heights for birds (Figure 6c) were mainly generated thanks to autumn grazing. The late spring grazing sequence took advantage of spring growth from the productive viewpoint whereas in the previous scenario, the available biomass was not grazed and thus lost through decay.

Above 108 grazing days, no grazing strategy was viable for either species due to the negative impact of trampling (Figure 5 a and b). Between 108 and 240 grazing days (scenarios Vb, $T_{0.4}$, $T_{0.7}$, $T_{1.0}$, $T_{1.4}$, $T_{2.0}$, $T_{4.0}$, $T_{5.0}$,), the ecological-productive relationship showed a Pareto like frontier for lapwings. Any improvement in productive performance entailed a decrease in population size for this species. Symmetrically an increase in population size implied a decrease in the annual number of grazing days.

The trampling scenarios revealed informative outcomes for the trade-off between productive and ecological performance (Figure 5 a and b). At productive performance between 108 and 189 days, an increase in April and May grazing intensity negatively affected both redshank and lapwing populations. The most permissive trampling scenario ($T_{5.0}$, with $u^* = 5$) led to 234 grazing days. It corresponded to the maximum number of grazing days ensuring suitable grass heights for both waders.

Online appendix 2 (animated) illustrates the strengthening of the trampling constraint (i.e. a decrease of the value of the grazing constraint u^*). For high values of u*, ($u^* = 5$), spring grazing mainly occurred in April and trampling in May was quite low. This situation led to low population sizes for lapwings and to better ones for redshanks. As the constraint strengthened ($2 \leq u^* \leq 5$), the drop of grazing intensity in April was compensated by its increase in May. This result explains why redshank populations decreased while u* diminished at this step of the trade-off. For low values of u*, ($0 \leq u^* \leq 2$), i.e. constraint strengthening, spring grazing decreased in April and May and both birds benefited from low levels of trampling. Therefore both populations reached high levels.

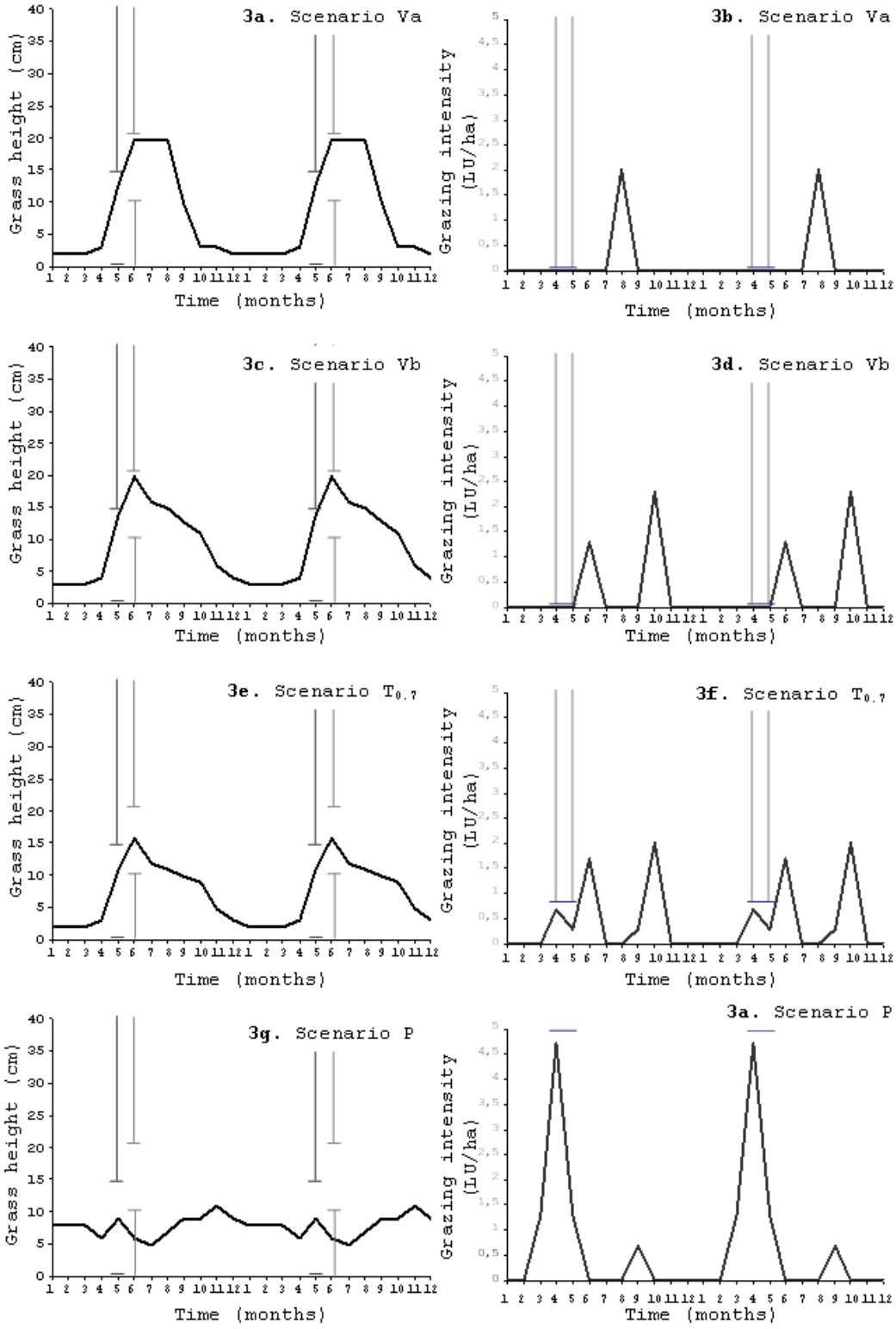


Figure 6 - Dynamics of grass height and grazing intensity. Dynamics are plotted over 2 years. Fig 3a, 3c, 3e, 3g represent grass height (cm) with habitat constraints of lapwings (dark bar) and redshanks (light bar) in May and June. Fig 3b, 3d, 3f, 3h represent grazing strategies (thick black line) expressed in livestock units per ha and trampling constraints (grey bar). Fig 3a and 3b correspond to Viable scenario with minimal grazing (scenario Va); Fig 3c and 3d correspond to Viable scenario with maximal grazing (scenario Vb); Fig 3e and 3f correspond to Trampling scenario (scenario $T_{0.7}$; static example for $u^* = 0.7$) with maximal grazing; Fig 3g and 3h correspond to Productive scenario based on maximal grazing without any ecological constraints (scenario P).

Figure 6 e and f (static, scenario $T_{0.7}$) presents the example of a grazing strategy allowing low levels of trampling during nesting (April and May) and generating suitable grass heights during chick rearing (May and June). It captures the important fact that the trampling constraints shifted the grazing peak from April to June which favoured egg survival during the nesting months. It also considerably increased the grazing intensity in autumn.
As expected, the productive scenario (scenario P) led to the highest productive performance (240 grazing days) (Figure 5 a and b). It was reached with grazing strategies leading to high trampling in April and poor habitat quality in June (Figure 6 g and h). Therefore, both wader populations were heavily impacted, either through their fecundity (lapwings) or through their juvenile survival (redshanks).

Suitability of farmers' grazing regimes for the life traits of waders

Data on grazing regimes in the Ouest-du-Lay marsh showed that a few fields only had favourable characteristics for the life traits of waders (Table 4). Indeed, 2% of the fields had both suitable grass heights and grazing intensities for lapwings. For this species, quite a large number of fields satisfied at least one of the two criterions but suitable characteristics did not occur on the same fields. Nearly half of the fields had suitable grazing intensity and nearly 15% had suitable grass heights. It is interesting to notice that 48.5% provided suitable grazing intensity for lapwings when considering the whole set of fields. However, this percentage fell to 14.3% when considering only the set of fields with suitable grass height (results not shown). This situation illustrates the antagonism between the need of low trampling in early spring and the need of low grass height in late spring.
Trampling intensities were unequally split between the two waders. For redshanks, almost 20% of the fields had a low enough grazing intensity during nesting whereas the percentage was two times higher for lapwings.
Lapwings were more limited by unsuitable grass heights than by grazing intensity. Trampling seems a more limited factor in redshanks because this species reproduce when grass growth is higher. Therefore, management practices should focus on generating suitable grass heights in grasslands with a low level of trampling.

Tableau 4 Percentage of suitable fields for waders in the Ouest-du-Lay marsh (n=97 grazed fields). Data from Durant et al. 2008a.

Field characteristics	Lapwings	Redshanks	Both waders
Suitable grass heights and grazing intensity	2.06	nd	nd
Suitable grass height during chick rearing	14.4	nd	nd
Suitable grazing intensity during nesting	48.5	19.6	11.3

nd = No Data

5. Discussion and conclusion

Our model is the first attempt to draw such a density-yield function in European grasslands. The novelty of our model is to link both direct and indirect effects of grazing with grassland bird dynamics. This integrative modelling framework makes it possible to study their relative weight on the trade-off between productive and ecological performance and to find out how grassland can be managed in order to maintain viable conditions for both waders and cattle production. Simulations showed that high grazing intensities impacted the two species differently. They also quantified the levels of intermediate grazing intensity leading to good ecological performance and defined the temporal shifts in grazing sequences which would lead to an improvement in ecological performance without major productive loss.

Relative weight of direct and indirect effect of grazing

Most studies on grazing impact on the traits of grassland birds reveal either the negative effects of grazing (Lapointe et al., 2000; Hart et al., 2002; Watson et al., 2006) or the positive ones at intermediate levels of grazing intensity (Evans et al., 2005; Evans et al., 2006). Our dynamic model goes a step further and increases understanding into their relative importance in the trade-off between productive and ecological performance.

Model results show that the effect of nest trampling by cattle has a major impact on wader dynamics. This result concurs with recent studies on the direct impact of grazing on bird demography (Watson et al., 2006). In the absence of empirical data on wader long term trends, output from the bird dynamic sub-models are not validated. However, the effects of cattle trampling on bird breeding success are close to those predicted by Green's graph (1986). For instance, with a cattle density of 2 LU/ha, this author finds 39% nest destruction for lapwings and 70% for redshanks where our model predicts 40% lapwing and 71 % redshank nest destruction. The two wader species showed different responses to an increase in grazing intensity with lapwings having a higher daily survival than redshanks under trampling risk. Such a difference can be explained by the very active defensive strategy of lapwings (Kis et al., 2000) which makes them less sensitive to high cattle densities and by their need for short grass during nesting and chick rearing (Devereux et al., 2004; Durant et al., 2008b).

Due to the absence of scale, the strength of competition among breeders in the density dependence function was not estimated from field data. Therefore, model results in terms of bird population size need to be interpreted with caution, focusing on relative terms and not on absolute numbers. Regarding the current grazing regimes implemented in our study area, it turns out that a few fields only offer both low trampling and suitable grass heights. It is

indeed very difficult to provide a low level of trampling while ensuring suitable grass heights. A solution to this problem would be to develop autumn grazing that proved to be a good way of limiting spring grass development without spring grazing (Tichit et al. 2005b). However, most fields reach at least one of these suitable characteristics. Further model development will take into account different land uses and their spatial complementarities. It will probably modify the assessment of the overall suitability of our case study area.
Juvenile survival was modelled with a threshold function which leads to a steep step in the trade-off curve corresponding to the minimal level of grazing needed to produce suitable grass heights. The threshold function for juvenile survival is a rough approximation in the absence of precise data on the effects of habitat quality on juvenile survival (Tichit et al. 2007). However, it seems realistic to assume that the general shape of the trade-off would not have been modified if we had used another function. The step would certainly be smoothened but this non monotonous behaviour of the trade-off curve would still exist.

Trade-off between production and conservation

Most studies focusing on production and conservation underline an incompatibility between the two outcomes (e.g. Munier et al., 2004). In line with these studies, our model shows that ecological performance is not compatible with maximisation of productive performance. However, a few studies highlight interesting trade-offs revealing that minor concessions on either production or ecological outcome could highly improve the second aspect of the trade-off (Polasky et al., 2005; Christensen et al., 2009). We drew situations corresponding to Pareto equilibria (i.e. where an increase in one of the performances implies a decrease in the other) and linked them through a Pareto frontier. We also explored situations far from the Pareto frontier, (e.g. no-grazing and viable with minimal grazing scenarios). It is frequently implicitly assumed that without ecological constraints, agricultural systems are managed for profit maximization and that wildlife friendly management induces a cost (Oglethorpe and Sanderson, 1999; Drechsler et al., 2007). However, farmers do not necessarily behave as maximizing economic agents and their rationality is likely to be much more complex than that computed in models. Indeed, low productivity grasslands are often under-used. The understanding of the behaviour of agroecosystem at low levels of productive performance is thus as important as its behaviour at high levels of productivity. Our model predicts that at very low productive performance, the ecological performance is also extremely limited. Best ecological performance is obtained at intermediate levels of productive performance. Our results illustrate the fact that European grasslands are anthropic habitats that are highly dependant on human activity. In such habitats, trade-off curves are not expected to be strictly decreasing or increasing.

We conclude that deriving such ecological/productive trade-off shapes for other taxa and other agroecosystems could be a powerful approach to design the future of conservation and human activities in agroecosystems.

Acknowledgments

This work was carried out with the financial support of the « ANR- Agence Nationale de la Recherche - The French National Research Agency » under the « SYSTERRA program - Ecosystems and Sustainable Development», project « ANR-08-STRA-007, FARMBIRD - Coviability models of FARMing and BIRD biodiversity». We would like to thank Donald White for proofreading the manuscript and the two referees for their constructive comments on an earlier version of the manuscript.

6. References

Bareiss, L.J., P. Schulz and F. Cuthery, 1986. Effects of short-duration and continuous grazing on Bob-white and Wild Turkey nesting. J Range Manage, 39:259-260.

Beintema, A.J., G.J.D.M, Muskens, 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grassland. J Appl Ecol, 24:743-758.

Christensen, M., Rayamajhi, S. & Meilby, H., 2009, Balancing fuelwood and biodiversity concerns in rural Nepal. Ecol Mod, 220:522-532.

De Lara, M. and Doyen, L., 2008. Sustainable management of natural resources. Springer, Berlin, 266 p.

Deuceunick, B., 2001. Breeding waders in France: populations, trends: 1984-1996. Wader Study Group Bull, 95:45-50.

Devereux, C.L., McKeever, C.U., Benton, T.G. and Whittingham, M.J., 2004. The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus* vulgaris and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. Ibis, 146:115-122.

Drechsler, M., Watzold, F., Johst, K., Bergmann, H. and Settele, J., 2007. A model-based approach for designing cost-effective compensation payments for conservation of endangered species in real landscapes. Biol Conserv, 140:174-186.

Durant, D., Tichit, M., Fritz, H. and Kerneis, E., 2008a. Field occupancy by breeding lapwings *Vanellus vanellus* and redshanks *Tringa totanus* in agricultural wet grasslands. Agric Ecosyst Environ, 128:146-150.

Durant, D., Tichit, M., Kerneis, E. and Fritz, H., 2008b. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. Biodivers Conserv, 17:2275-2295.

Evans, D.M., Redpath, S.M., Evans, S.A., Elston, D.A. and Dennis, P., 2005. Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. Biol Lett, 1:322-325.

Evans, D.M., Redpath, S.M., Evans, S.A., Elston, D.A., Gardner, C.J., Dennis, P. and Pakeman, R.J., 2006. Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. Biol Lett, 2:636-638.

Green, R.E., 1986. The management of lowland wet grassland for birds. Nature Conservation Concil, Peterborough, 48 p.

Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W. and Balmford, A., 2005. Farming and the fate of wild nature. Science, 307:550-555.

Hart, J.D., Milsom, T.P., Baxter, A., Kelly, P.F. and Parkin, W.K., 2002. The impact of livestock on Lapwing Vanellus vanellus breeding densities and performance on coastal grazing marsh. Bird Study, 49:67-78.

Hutchings, N.J. and Gordon, I.J., 2001. A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. Ecol Modell, 136:209-222.

Insley, H., Peach, W., Swann, B. and Etheridge, B., 1997. Survival rates of Redshank Tringa totanus wintering on the Moray Firth. Bird Study, 44:277-289.

Kis, J., Liker, A. and Szekely, T., 2000. Nest defence by lapwings: Observations on natural behaviour and an experiment. Ardea, 88:155-163.

Kooiker, G., 1993. Phenology and breeding biology of lapwing (*Vanellus vanellus*) - Results of a 17 year study in NW Germany. Journal Fur Ornithologie, 134:43-58.

Lapointe, S., Giroux, J.F., Belanger, L. and Filion, B., 2000. Benefits of rotational grazing and dense nesting cover for island-nesting waterfowl in southern Quebec. Agric Ecosyst Environ, 78:261-272.

Munier, B., Birr-Pedersen, K. and Schou, J.S., 2004. Combined ecological and economic modelling in agricultural land use scenarios. Ecol Modell, 174:5-18.

Norris, K., Cook, T., Odowd, B. and Durdin, C., 1997. The density of redshank Tringa totanus breeding on the salt-marshes of the Wash in relation to habitat and its grazing management. J Appl Ecol, 34:999-1013.

Oglethorpe, D.R. and Sanderson, R.A., 1999. An ecological-economic model for agri-environmental policy analysis. Ecol Econ, 28:245-266.

Ottvall, R., 2004. Population ecology and management of waders breeding on coastal meadows, Ph.D. thesis, Lund.

Paine, L., Undersander, D.J., Sample, D.W., Bartelt, G.A. and Schatteman, T.A., 1996. Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. J Range Manage, 49:294-300.

Peach, W.J., Thompson, P.S. and Coulson, J.C., 1994. Annual and Long-Term Variation in the Survival Rates of British Lapwings Vanellus-Vanellus. J Anim Ecol, 63:60-70.

Pedersen, E.K., Connelly, J.W., Hendrickson, J.R. and Grant, W.E., 2003. Effect of sheep grazing and fire on sage grouse populations in southeastern Idaho. Ecol Modell, 165:23-47.

Polasky, S., Nelson, E., Lonsdorf, E., Fackler, P. and Starfield, A., 2005. Conserving species in a working landscape: Land use with biological and economic objectives. Ecol Appl, 15:1387-1401.

Sandercock, B.K., 2003. Estimation of survival rates for wader populations: a review of mark-recapture methods. Wader Study Group Bull, 163-174

Tichit, M., Doyen, L., Lemel, J.Y., Renault, O. and Durant, D., 2007. A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. Ecol Modell, 206:277-293.

Tichit, M., Durant, D. and Kerneis, E., 2005a. The role of grazing in creating suitable sward structures for breeding waders in agricultural landscapes. Livestock Production Science, 96:119-128.

Tichit, M., Renault, O. and Potter, T., 2005b. Grazing regime as a tool to assess positive side effects of livestock farming systems on wading birds. Livestock Production Science, 96:109-117.

Wallander, J. and Andersson, M., 2002. Clutch size limitation in waders: experimental test in redshank Tringa totanus. Oecologia, 130:391-395.

Watson, M., Wilson, J.M., Koshkin, M., Sherbakov, B., Karpov, F., Gavrilov, A., Schielzeth, H., Brombacher, M., Collar, N.J. and Cresswell, W., 2006. Nest survival and productivity of the critically endangered Sociable Lapwing Vanellus gregarius. Ibis, 148:489-502.

Online resources

R 2.9.0 software, The R project for statistical computing 2009, http://www.r-project.org/

Scilab 4.2 software, Scilab Consortium 2007, http://www.scilab.org/

Unified Life Model 4.0 software, ENS Paris 2002,
http://www.biologie.ens.fr/~legendre/ulm/ulm.html

CHAPITRE 2

MESURES AGROENVIRONNEMENTALES A OBJECTIF DE RESULTATS POUR AUGMENTER LA FLEXIBILITE DES MODES DE GESTION

1. Résumé

Le chapitre précédent a montré qu'il existait un antagonisme fort entre le besoin de générer de faibles hauteurs d'herbe en fin de printemps pour favoriser la survie des juvéniles et les risques de piétinement en début de printemps. Cet antagonisme, confirmé par l'étude des stratégies réelles des éleveurs, limite fortement le nombre de stratégies de pâturage viables entrainant un faible piétinement tout en générant des hauteurs d'herbe adéquates. La question qui se pose alors est de savoir si la définition de contraintes écologiques en termes de qualité d'habitat et de chargement de printemps n'est pas trop limitante. L'ensemble des stratégies de pâturage permettant le maintien des populations de limicoles n'est-il pas plus grand que celui respectant ces deux contraintes écologiques ? En définissant des contraintes annuelles sur la qualité d'habitat et le chargement on ne met en évidence que des trajectoires cycliques sans variation interannuelle des modes de gestion. Existe-il des stratégies de gestion alternatives basées sur une variation interannuelle des modes de gestion ? Si elles existent, il devrait être possible de mettre en évidence de telles trajectoires en définissant les contraintes écologiques sur les tailles de populations et non sur les variables intermédiaires que sont l'état du couvert et le chargement de printemps.

Du point de vue de la gestion, des contraintes définies par rapport aux effectifs de population correspondraient à des mesures agroenvironnementales (MAE) à obligation de résultat. La mise en place de telles mesures est actuellement envisagée pour enrayer la faible efficacité des mesures agroenvironnementales (Schwarz et al. 2008). Ces mesures proposent un payement pour des niveaux de biodiversité atteints plutôt que pour des modifications de pratiques. Le principal avantage de telles mesures est d'augmenter le nombre de stratégies de gestion que l'agriculteur peut mettre en place ; elles offrent donc une plus grande flexibilité dans la gestion. Il est de plus possible que certaines des stratégies supplémentaires atteignent de meilleures performances.

Le but de cet article est d'évaluer les performances productive et écologique ainsi que la flexibilité des stratégies de gestion de l'agroécosystème prairial pour trois types de mesures agroenvironnementales définies par des objectifs de moyens, de qualité d'habitat ou par des obligations de résultats. L'importance de la flexibilité du système est étudiée en simulant une dynamique végétale non périodique incluant une année atypique.

Les dynamiques intégrées dans le modèle sont similaires à celles du chapitre précédent (Figure 7, Encadré 3). Toutefois le modèle oiseaux est simplifié (une seule espèce, une seule classe d'âge, pas de stochasticité) de manière à ne considérer qu'une seule dimension relative à l'état de la population d'oiseaux. Trois scénarios de mesures agroenvironnementales sont formalisés en définissant différents jeux de contraintes écologiques. Dans le scénario en obligation de moyens, les contraintes écologiques correspondent à une contrainte de chargement seule. Dans le scénario de qualité d'habitat, les contraintes écologiques sont

définies par un seuil de chargement et un seuil de hauteur d'herbe. Dans le scénario à objectifs de résultats, les contraintes écologiques sont définies par un seuil minimal sur l'effectif des populations au cours du temps.

L'utilisation des outils de la théorie de la viabilité permet ici de déterminer les tubes de viabilité correspondant à chaque scénario, c'est-à-dire l'ensemble des stratégies de gestion permettant de maintenir le système en situation viable. Les indicateurs de performances productive et écologique sont similaires à ceux définis dans le chapitre précédent et l'indicateur de flexibilité du système considéré est le volume du tube de viabilité, un indicateur du nombre de stratégies de gestion viables.

Les performances productives des trois scénarios sont similaires. Le scénario à obligation de moyens a de faibles performances écologiques car la majorité des stratégies de pâturage limitant le pâturage de début de printemps entraine de fortes hauteurs d'herbe au moment de la phase d'élevage des jeunes. Le scénario en objectif de qualité d'habitat atteint de bonnes performances écologiques. De manière assez logique, de bonnes performances écologiques sont également obtenues avec le scénario en objectif de résultats. La principale différence entre le scénario en objectif de qualité d'habitat et le scénario à objectif de résultats réside dans la flexibilité des modes de gestion. En objectif de qualité d'habitat, l'ensemble des stratégies viables est assez réduit. En objectif de résultats, il existe des stratégies viables induisant une variabilité interannuelle du pâturage. Ces stratégies peuvent induire de manière ponctuelle un fort taux de piétinement ou un habitat sub-optimal. La possibilité de compensation sur le plan écologique entre de « bonnes » et de « mauvaises » années augmente fortement le nombre de stratégies de gestion viables. Cette augmentation indique une plus grande flexibilité des modes de gestion de l'agroécosystème. Une telle propriété de flexibilité accroit la capacité d'adaptation des modes de gestion à la variabilité climatique comme le montre un exemple de dynamique non périodique du couvert avec une année atypique. Au-delà des performances écologiques et productives liées à un scénario de gestion, la flexibilité du système de production devient alors une troisième dimension de sa performance. Des résultats préliminaires montrent que la prise en compte de cette flexibilité fait émerger de nouveaux arbitrages entre flexibilité et performance productive (Annexe 4). En effet, au sein de l'ensemble des viables, la trajectoire la plus flexible est différente de la trajectoire maximisant la performance productive.

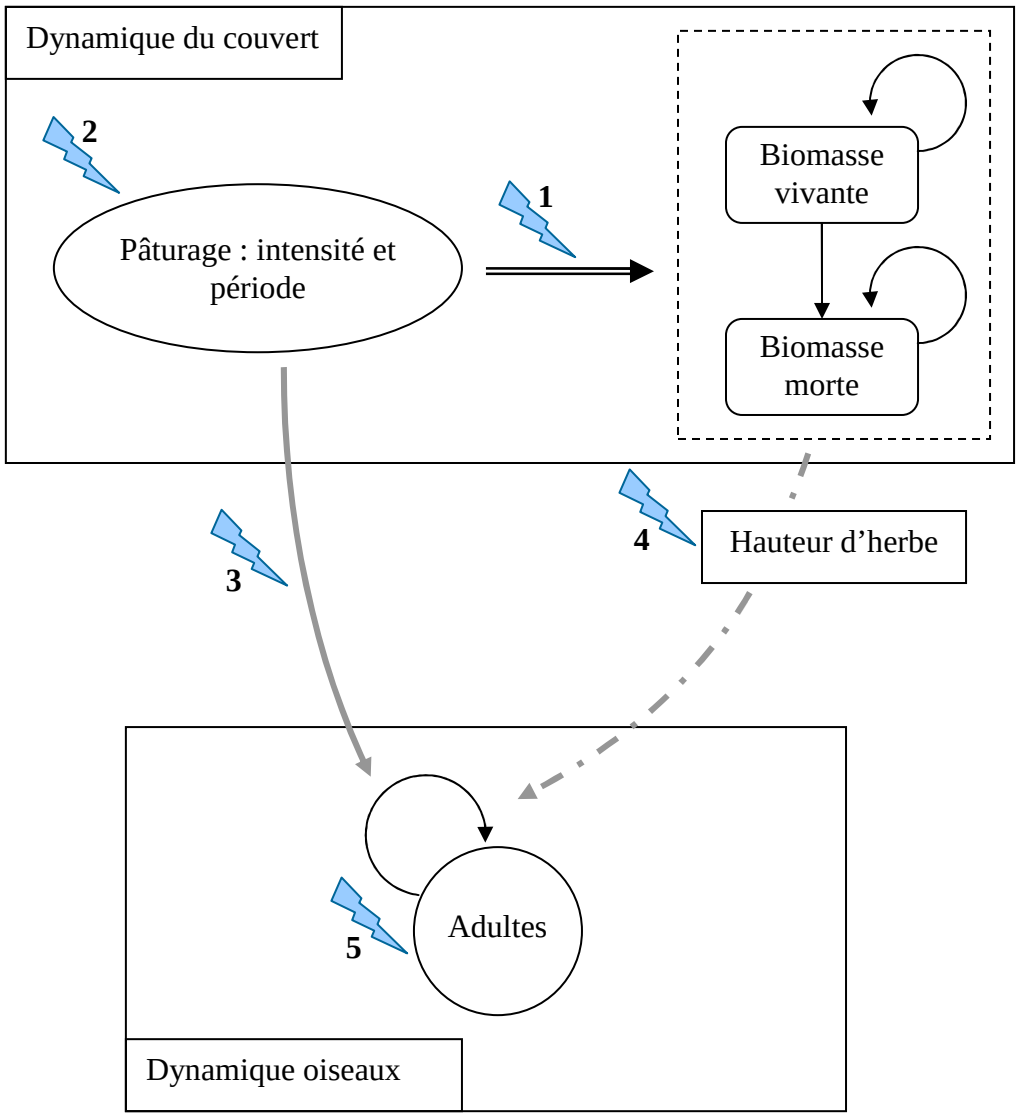


Figure 7 : Modèle d'interactions entre pâturage et dynamiques de limicoles en environnement homogène.
Le modèle est composé d'un sous modèle de dynamique de couvert végétal et d'un sous-modèle de dynamique de population d'oiseaux. Les flèches pleines grises représentent les effets directs du piétinement, les flèches discontinues correspondent aux effets indirects. Les flèches noires correspondent aux dynamiques des limicoles et du couvert. La double flèche noire représente le prélèvement par le pâturage. Les éclairs bleus représentent les contraintes de viabilité : (1) contrainte alimentaire, (2) contrainte productive, (3) contrainte de piétinement, (4) contrainte d'habitat, (5) contrainte de taille de population. Le scénario a obligation de moyen correspond aux contraintes (1, 2, 3), le scénario en objectif de qualité d'habitat correspond aux contraintes (1, 2, 3, 4) et le scénario en objectif de résultat correspond aux contraintes (1, 2, 5).

Encadré 3 : Caractéristiques du modèle en environnement homogène comparant trois scénarios de mesures agroenvironnementales

Echelles

Echelle spatiale : *NA*
Grain spatial : *NA*
Horizon temporel : *8 ans*
Grain temporel : *1 mois*

Système état-contrôle

Etats : *biomasse vivante, biomasse morte, population d'oiseaux*
Contrôles : *chargement*

Dynamique du couvert

Nombre d'usages : *1*

Dynamique des limicoles

Nombre d'espèces : *1*
Nombre de classes d'âge : *1*
Stochasticité environnementale : *non*
Mouvement : *non*

Viabilité

Contraintes : *alimentation, production, hauteur d'herbe, piétinement et taille de population (contraintes écologiques activées ou non selon les scénarios)*

Indicateurs de performances

Ecologique *: taille de population*
Productif : *nombre de journées de pâturage (en UGB.jours/ha)*
Flexibilité : *volume du tube de viabilité*

Environnement numérique

Dynamiques du couvert végétal et des limicoles : *Scilab 4.1.2*

Action versus result-oriented schemes in a grassland agroecosystem: a dynamic modelling approach

R. Sabatier[1,2], L. Doyen[3] and M.Tichit[1,2]

[1] INRA, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France

[2] AgroParisTech, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France

[3] CNRS, UMR 5173 CERSP, MNHN, F-75005 Paris, France

Corresponding author: Rodolphe Sabatier

Email: rodolphe.sabatier@agroparistech.fr

Fax: +33 (0)1 44 08 16 57

Summary

1. Effects of agri-environment schemes (AES) on biodiversity remain controversial. While most AES are action-oriented, result-oriented and habitat-oriented schemes have recently been proposed as a solution to improve AES efficiency. The objective of this study was to compare action-oriented, habitat-oriented and result-oriented schemes in terms of ecological and productive performance as well as in terms of management flexibility.

2. We developed a dynamic modelling approach based on the viable control framework to carry out a long term assessment of the three schemes in a grassland agroecosystem. The model explicitly links grazed grassland dynamics to bird population dynamics. It is applied to lapwing conservation in wet grasslands in France. We ran the model to assess the three AES scenarios. The model revealed the grazing strategies respecting ecological and productive constraints specific to each scheme. Grazing strategies were assessed by both their ecological and productive performance. The viable control approach made it possible to obtain the whole set of viable grazing strategies and therefore to quantify the management flexibility of the grassland agroecosystem.

3. Our results showed that habitat and result-oriented scenarios led to much higher ecological performance than the action-oriented one. Differences in both ecological and productive performance between the habitat and result-oriented scenarios were limited.
Flexibility of the grassland agroecosystem in the result-oriented scenario was much higher than in that of habitat-oriented scenario. Simulations with climate shock reinforced the latter result by illustrating the importance of flexibility in adapting to exogenous variability.

4. *Synthesis and implications*. Our model confirms the higher flexibility as well as the better ecological and productive performance of result-oriented schemes. We advocate a larger use of result-oriented schemes in conservation as they may also allow farmers to adapt their management to local conditions and to climatic variations.

KEYWORDS agri-environment scheme; biodiversity; bird; co-viability; grassland management; grazing; wader;

2. Introduction

Agriculture is one of the major drivers of global change worldwide (Foley *et al.* 2005). Livestock production in particular has been pointed out to be one of the most serious contributors to environmental problems (Steinfeld *et al.* 2006). While environmental issues became of prior importance for citizens, agricultural policies integrated further and more explicitly environmental protection requirements. In Europe, these requirements are defined in the second pillar of the Common Agricultural Policy. They are mainly based on agri-environment schemes (AES). These schemes are based on subsidies designed to compensate farmers for production loss associated with environmental friendly management practices (e.g. Ovenden, Swash & Smallshire 1998; Smith *et al.* 2009).

As in farmlands, grassland intensification has led to major loss of biodiversity (Vickery *et al.* 2001). To check this loss, farmers have been increasingly requested to participate, mainly through AES, in the management of grasslands that are of High Nature Value (Ovenden, Swash & Smallshire 1998; Ottvall & Smith, 2006). These schemes aim at mitigating the negative effects of grassland intensification (Vickery *et al.* 2004) and are grounded on the general idea that intermediate levels of grazing intensity, i.e. the so-called "extensive grazing," should benefit biodiversity (e.g. Evans *et al.* 2006; Buckingham, Peach & Fox 2006). Most AES are action-oriented as their prescriptions are expressed in terms of constraints on management practices. Prescriptions involve a compulsory minimum level of grazing along with an upper limit on grazing intensity and fertilization levels. However, after 15 years of implementation, the effectiveness of most AES is still under debate (Kleijn et al., 2006). Butler, Vickery & Norris (2007) even argue that actions to reverse the decline of biodiversity in agroecosystems still remain to be identified.

Result-oriented AES have been proposed to improve the efficiency of conservation policies (Schwarz *et al.* 2008). They rely on payment for effective biodiversity conservation (e.g. abundance, richness) independently from the management practices implemented by farmers. Such AES have been studied in the case of carnivores (Zabel & Holm-Muller 2008), grassland flora (Klimek *et al.* 2008) or grassland birds (Verhulst, Kleijn & Berendse 2007). If quite a large number of result-oriented schemes already exist, most of them are either experimental or have been run for too short a term and on too small a scale to be properly evaluated (Schwarz *et al.* 2008). This situation could explain why few comparisons between result-oriented and action-oriented schemes are available and why no clear difference has been found in their effects on population sizes (Musters *et al.* 2001).

One of the main advantages of result-oriented schemes is to allow farmers to develop innovative management practices that would be efficient on both productive and ecological performance. By relaxing constraints on management, these schemes make it possible to implement a wider set of management strategies (i.e. sequences of management practices over time). Widening the range of management strategies may offer two advantages. First, out of the new management strategies some of them may be more efficient either on the ecological or productive performance without decreasing performance on the other dimension. Second, it may give more flexibility to the farming system (Schwarz *et al.* 2008). Due to the difficulties of implementing and monitoring result-oriented schemes, a third kind of scheme has been created. These schemes aim at producing suitable habitat for biodiversity (Scottish Natural Heritage 2005). Their evaluation is based on indicators of habitat quality and not directly on biodiversity levels (Mesteland *et al.* 2007). Hereafter, we will call these schemes habitat-oriented schemes. By providing suitable habitats for target species, such schemes are expected to lead to better ecological performance than action-oriented ones. However, the potential of innovation may be limited by the constraints applied on the habitat instead of on biodiversity levels. Moreover, these schemes may not systematically ensure good ecological performance whereas result-oriented ones should always lead, by definition, to good levels of biodiversity.

The objective of this study was to compare three scenarios corresponding to the different kinds of agri-environment schemes: action-oriented, habitat-oriented and result-oriented schemes. We first assess their differences in productive and ecological performance. A scenario will lead to better performance if it performs better in one dimension without performing worse in the other. Secondly, we explore the management flexibility linked with each scenario. Finally, we illustrate the importance of management flexibility in the face of climate shock. The overall comparison of the three scenarios is based on two hypotheses:

Hypothesis 1: The result-oriented scenario leads to better performance in the long term than the habitat-oriented one while the latter leads to better performance than the action-oriented one.

Hypothesis 2: The result-oriented scenario gives more flexibility to management strategies than the other two scenarios.

As a case study, we focused on the conservation of lapwings *Vanellus vanellus* in wet grasslands of the French Atlantic coast (46°22’ N, 1°25’ W). Wet grasslands are strongly shaped by farming practices such as grazing or mowing. These agroecosystems are therefore

challenging systems to study the effect of AES on biodiversity. Due to their high position in trophic networks and their close connection with wet grasslands, wader species give good information about the health of the ecosystem (Flint 1998). The lapwing life cycle is deeply linked to the management of grassland (Milsom *et al.* 2000; Durant *et al.* 2008b) and lapwing was one of the first species to benefit from result oriented schemes (Musters *et al.* 2001; Verhulst *et al.* 2007). Wet grasslands were the first habitats targeted by agri-environment schemes in France during the early 90's and the conservation of lapwings in these agroecosystem has long been of major concern. To compare different AES in their ability to ensure productive and ecological performance in the long term, we developed a dynamic model linking grazed grassland dynamics and lapwing population dynamics. The model is built under the viable control approach (De Lara & Doyen 2008) which is closely related to the viability theory (Aubin 1991). This framework enables the satisfaction of production, socio-economic and environmental constraints and is, in this respect, a multi-criteria approach that is very useful in environmental studies. It makes it possible to find the whole set of viable management strategies that keep a system within some constraints. As it focuses on a set of management strategies and not on a single optimal one, it is of high interest to study management flexibility, i.e. the system ability to adapt to internal or external changes. The number of viable management strategies is thus an indicator to assess the flexibility of a system. Viability analysis has been applied to renewable resources and biodiversity management (Bene, Doyen & Gabay 2001; Cury *et al.* 2005; Eisenack, Scheffran & Kropp 2006; Doyen *et al.* 2007; Martinet, Thebaud & Doyen 2007; Tichit *et al.* 2007), resilience issues (Martin 2004) and sustainable management of agricultural systems (Tichit et al. 2004; Baumgartner & Quaas 2009).

3. Methods

Model overview

The model relies on a state-control approach that represents a grassland agroecosystem which is the breeding habitat of a bird species, the lapwing, and the feeding resource for domestic cattle. It is an adaptation of the model of Sabatier, Doyen & Tichit (2010). It focuses on a single permanent grassland patch. This permanent grassland patch is one of the feeding resources available for cattle feeding. We thus assumed that when cattle do not graze the grassland patch, they are fed elsewhere with other ressources (either on temporary grasslands or indoor). The model is a discrete time model linking grass dynamics to bird population dynamics (Figure 8). Time step is defined on a monthly basis as most farmers implement middle term grazing sequences (three weeks to several months). In the grazed grass sub-model, biomass is harvested through grazing. The bird sub-model simulates population changes over time in response to the direct and indirect effects of grazing on bird

life traits. Grazing intensity has a direct effect on clutch size through nest trampling by cattle. Grass height (i.e. habitat quality) is generated by grazing and impacts juvenile survival. The model computes two indicators summarizing the ecological and productive performance of each grazing strategy.

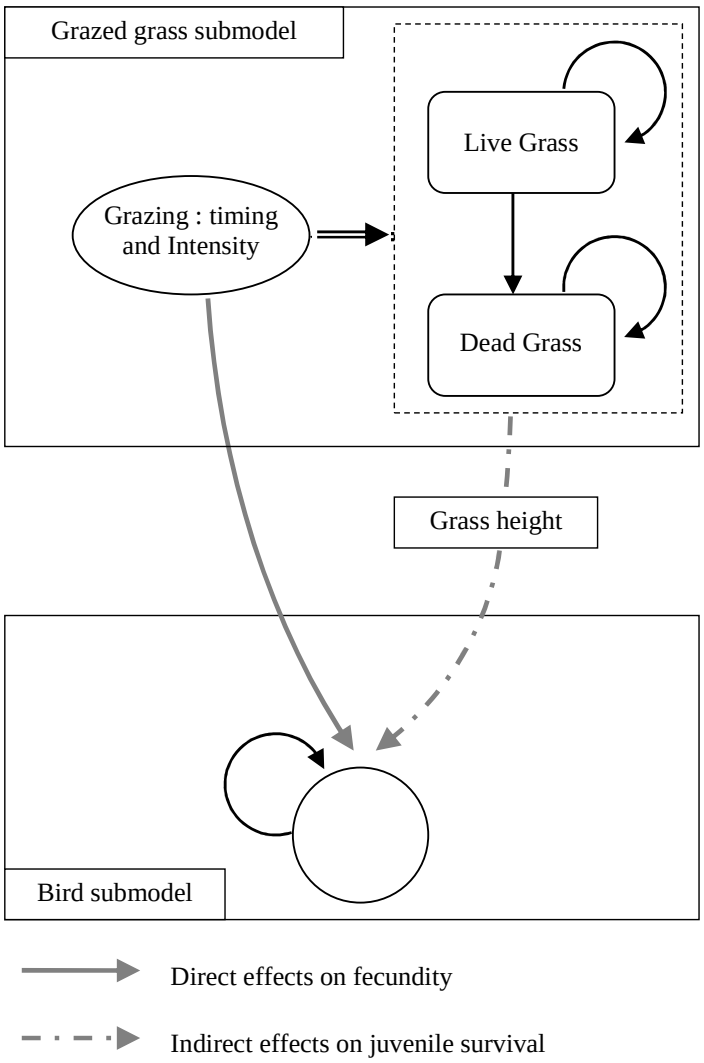


Figure 8 Conceptual model of the direct and indirect effects of grazing on bird population dynamics. Dynamics of grass biomass (black arrows) is controlled through timing and intensity of grazing; double arrow represents cattle consumption of standing live and dead biomass. The bird model is a single stage matrix model.

We studied the co-viability of the grassland agroecosystem in three scenarios (action-oriented, habitat-oriented and result-oriented scenario) by looking for viable management strategies that satisfy both ecological and productive constraints. Productive constraints are defined similarly in the three scenarios. Ecological constraints differ in each scenario. In the action-oriented scenario, constraints correspond to thresholds on maximal stocking density during the nesting period. In habitat-oriented scenario, they combine thresholds on maximal stocking density during nesting and on grass heights during the chick rearing period. In the result-oriented scenario, constraints correspond to a threshold on minimal bird population

size throughout time. For each scenario, the model computed viable grazing strategies meeting the constraints.

Grazed grass state and dynamics

The first state of the system represents a grass biomass vector *B(t)* considered monthly and partitioned into live and standing dead grass *($B_L(t)$, $B_D(t)$)* both expressed in organic matter (g OM ha^{-1}). Grass dynamics is controlled by the timing and intensity of grazing *u(t)*, expressed in livestock unit per ha (LU ha^{-1}). The dynamics of the grass biomass *B(t)* controlled by grazing intensity *u(t)* is summarized as follows:

$$B(t+1)=A(t,B(t))B(t)-G(u(t),B(t)) \qquad for\ t = 0,1,\ldots,T \qquad (eqn\ 1)$$

where matrix *A* is a time dependent matrix that encompasses the transition rates from *t* to *t+1*. It includes grass growth, senescence and decay rates that are time dependent on a monthly basis. *G* is a vector representing biomass harvest through grazing. The state of the biomass is linked to grass height through a linear function *h(B)*. Databases from the Ouest-du-Lay marsh were used to parameterize the grazed grass dynamics (Sabatier, Doyen & Tichit 2010; appendix S3). For further details on biomass dynamics and parameter values, see Appendix S1 and Table S1 in Supporting Information.

Bird state and dynamics

The second state of the system describes the lapwing life cycle. By contrast with Sabatier, Doyen & Tichit (2010), the bird model is deterministic and represents the female portion of a single class population. During the nesting period, cattle trampling impacts clutch size and during the chick rearing period grass height is a variation factor of juvenile survival. Assuming a pre-breeding census, the monthly dynamics of birds *N(t)* from *t* to *t+1* reads as follows:

$$N(t+1) = M(t,u(t),B(t),N(t))\ N(t) \qquad (eqn\ 2)$$

where *N(t)* is the population size and *M(t,u,B,N)* the population growth function:

$$\begin{cases} M(t,u,B,N)=1 & if\ t\neq t^* \qquad (eqn\ 3) \\ M(t,u,B,N)= s_{2+}\ \alpha\ f(u)\ .\ \sigma\ .\ s_1(h(F(B,u))) / (1 + c\ .\ N) & if\ t=t^* \qquad (eqn\ 4) \end{cases}$$

with $F(B,u)=A(t^*,B)B-G(u,B)$ *(eqn 5)*

where t^* is the nesting month, s_2 adult survival, α the proportion of breeding females, $f(u)$ the clutch size depending on cattle density $u(t)$, σ the primary sex ratio and $s_1(h(F(B,u)))$ the chick survival that depends on grass height $h(B)$ at time t^*+1. Grass height depends on grass biomass $B(t^*+1)$ and therefore on $F(B(t^*),u(t^*))$. We consider that breeding success is affected by an intra-specific competition. We use a Beverton-Holt-like density dependence function to model this competition in which c measures the strength of competition. A full description of the bird model along with parameter values are given in Appendix S1 and Table S2.

Viability constraints

Three types of viability constraints formalize the multiple roles played by the grazed grassland. Constraints applied to the three scenarios are listed in Table 5.

Tableau 5 Constraint sets taken into account in the three scenarios. Productive performance constraint imposes that productive performance $P(u,T)$ stays over a minimal productive performance P_{min} is the minimal annual number of grazing days per hectare associated with a grazing strategy u. Cattle feeding requirement constraint imposes that cattle demand $q.u(t)$ is always lower than the available biomass $B^*(t)$. Cattle density constraint is an upper threshold u^* on cattle density $u(t)$ during the nesting month. A habitat quality constraint imposes that grass height to stay within a minimal h_{min} and maximal h_{max} grass heights during chick rearing. Population size constraint imposes that populations size $N(t)$ stays over a minimum population size N_{min} throughout time.

	Scenario		
Constraints	Action-oriented	Habitat-oriented	Result-oriented
Productive performance $P(u,T)>P_{min}$	X	X	X
Cattle feeding requirements $q.u(t)<B^*(t)$	X	X	X
Cattle density $u(t) \leq u^*$	X	X	
Habitat quality $h_{min} \leq h(t) \leq h_{max}$		X	
Population size $N(t) \geq N_{min}$			X

Cattle feeding requirement constraint

Given a monthly biomass demand per livestock unit q, the feeding requirement constraint is defined as follows:

(a) $q\,u(t) < B^*(t)$ *for* $t=0,1,..,T$. *(eqn 6)*

This feeding requirement constraint limits stocking density which cannot exceed the available biomass $B^*(t)$. It assumes that cattle cannot graze below a minimal biomass threshold and situations where insufficient grass availability could lead to a poorer body condition of livestock are not considered.

Productive constraint

A second constraint defines a minimal level of productive performance necessary for the farmer. Productive performance *P(u,T)* corresponds to the number of grazing days (simplifying to 30 days per month) associated with a grazing strategy *u=[u(0),...,u(T)]*. The model does not incorporate any spatial scale but the quantification of the productive performance is given for one hectare. The productive constraint reads as follows:

(b) $$P(u,T) = \sum_{t=0}^{T} 30 \cdot u(t) \geq P_{\min} \qquad \textit{(eqn 7)}$$

where P_{min} is the threshold of minimal productive performance. Its value was defined by the 10% lower quantile of a dataset of 344 real grazing strategies recorded on our study site (Durant et al., 2008a).

Ecological constraints

Ecological constraints are defined in three different ways so as to capture the three kinds of scenarios.

Action-oriented scenario (AO)

The model includes a single ecological constraint. It is related to clutch size in relation with trampling mechanisms. An upper threshold u^* is imposed on cattle density during the nesting month t*:

(c) $u(t) \leq u^*$ for $t = t^*$ *(eqn 8)*

Habitat-oriented scenario (HO)

In addition to the previous constraint (eqn 8), the model also includes a constraint on habitat quality. It is imposed on grass height during the first month following chick birth (t^*+1) in order to ensure suitable habitat for chicks. It is bounded by minimal and maximal grass heights as follows:

(d) $h_{min} \leq h(t) \leq h_{max}$ for $t=t^*+1$ *(eqn 9)*

Result-oriented scenario (RO)

The model involves a single ecological constraint that imposes a minimum population size N_{min} throughout time:

(e) $N(t) \geq N_{min}$ *(eqn 10)*

In the action-oriented scenario, the constraint on control variable reflects a strictly action oriented management scenario. In habitat-oriented scenario, ecological constraints combine

both control and state constraints. It still limits grazing intensity to ensure a good clutch size and also focuses on an intermediate management objective linked with grass height to achieve a good juvenile survival. In the result-oriented scenario, no constraint is set either on grazing intensity or grass height and the only ecological constraint correspond to a state constraint on the final management goal which is the bird population size in the long term. Using such a state constraint relaxes all management restriction for the farmer.

Co-viability analysis

The viability framework is used to identify combinations of biomass *B(.),* population size *N(.)* and cattle density *u(.)* that satisfy viability constraints throughout time. It relies on the computation of the so called viability kernel (Aubin 1991). In the present case, this viability kernel depends on time and we prefer to speak of a viability corridor *Viab(t)*. In this section we will refer to three concepts: the viability corridor, the viable grazing strategy and the viability tube.

Viability corridor

The viability corridor *Viab (t)* is the set of grass biomass conditions and bird population sizes (states, $B_L(t)$, $B_D(t)$ and $N(t)$) from which at least one grazing strategy is viable. The Viability corridor at $t = t_o$ *(Viab(t_o))* is thus defined differently in each scenario:

Action-oriented scenario:

$Viab_{AO}(t_o)$ = { *($B(t_o)$, $N(t_o)$) | there exists grazing u(t) and a sequence of states (B(t),N(t)) starting from ($B(t_o)$, $N(t_o)$) satisfying constraint (a) for any time* $t = t_o,\ldots,T$, *satisfying constraints (c) for any time t>12 and satisfying constraints (b) at time T }* *(eqn 11)*

Habitat-oriented scenario:

$Viab_{HO}(t_o)$ = { *($B(t_o)$, $N(t_o)$) | there exists grazing u(t) and a sequence of states (B(t),N(t)) starting from ($B(t_o)$, $N(t_o)$) satisfying constraint (a) for any time* $t = t_o,\ldots,T$, *satisfying constraints (c) and (d) for any time t>12 and satisfying constraints (b) at time T }* *(eqn 12)*

Result-oriented scenario:

$Viab_{RO}(t_o)$ = { *($B(t_o)$, $N(t_o)$) | there exists grazing u(t) and a sequence of states (B(t),N(t)) starting from ($B(t_o)$, $N(t_o)$) satisfying constraints (a) for any time* $t = t_o,\ldots,T$, *satisfying constraint (e) for any time t>12 and satisfying constraints (b) at time T}* *(eqn 13)*

For the three scenarios, constraints (c) to (e) were not taken into account the first year (t<12) so as to enable a transition of the grazed system toward AES. This choice reflects a conventionally driven system in which AES would be introduced at the end of the first year.

Viable grazing strategies

Once the viability corridor has been found, we compute the viable grazing strategies that make it possible to verify the different constraints over the period of time involved. Such *U* exist as long as the state *(B(t),N(t))* lies within the viability corridor *Viab(t)*. We thus consider the set of the viable grazing strategy at time *t* for a given viable state *(B(t), N(t))*. From the management point of view, a viable grazing strategy is a temporal sequence of grazing intensities that keeps the whole system within the constraint set. To each viable grazing strategy corresponds a viable state trajectory defined in terms of grass biomass and population size. These viable grazing strategies *U (t, B, N)* are defined through a dynamic programming structure as follows:

Action-oriented scenario:

$$U_{AO}(t,B,N)=\left\{u(t)\middle|\begin{array}{c}\text{u(t) satisfies (a), (b) and (c)}\\ (B(t+1),N(t+1))\in Viab_{AO}(t+1)\end{array}\right\} \qquad \textit{(eqn 14)}$$

Habitat-oriented scenario:

$$U_{HO}(t,B,N)=\left\{u(t)\middle|\begin{array}{c}\text{u(t) satisfies (a), (b), (c) and (d)}\\ (B(t+1),N(t+1))\in Viab_{HO}(t+1)\end{array}\right\} \qquad \textit{(eqn 15)}$$

Result-oriented scenario:

$$U_{RO}(t,B,N)=\left\{u\middle|\begin{array}{c}\text{u(t) satisfies (a), (b) and (e)}\\ (B(t+1),N(t+1))\in Viab_{RO}(t+1)\end{array}\right\} \qquad \textit{(eqn 16)}$$

Viability tube

Finally, we identify the Viability tube $V^T(t)$. It is the temporal succession of biomass conditions that are reachable by viable grazing strategies. It takes into account the fact that not every viable state can be reached by a viable grazing strategy. Some states are viable (i.e. starting from them, there is at least one viable grazing strategy) but they can only be reached by grazing strategies that are not viable. The viability tube is defined as follows:

$$V^T(0)=Viab(0) \qquad \textit{(eqn 17)}$$

$$V^T(t+1)=\left\{(B,N)\middle|\begin{array}{l}\exists(\tilde{B},\tilde{N},\tilde{u})\middle|\begin{array}{l}(\tilde{B},\tilde{N})\in Viab(t)\\ \tilde{u}\in U(t,\tilde{B},\tilde{N})\end{array}\\ (\tilde{B}(t+1),\tilde{N}(t+1))=(B,N)\end{array}\right\} \qquad \textit{(eqn 18)}$$

In other words, the viability tube is the set of grass biomass conditions that can be reached by a viable grazing strategy. As they differ among HO, RO or AO scenarios, we distinguished V^T_{HO}, V^T_{RO} and V^T_{AO}. We characterized the Viability tubes by their volumes $\Theta(V^T)$.

$$\Theta(V^T) = \iiint_{V^T(t)} dB_D dB_L dt \qquad \text{for a given } N(0) \qquad \text{(eqn 19)}$$

$\Theta(V^T)$ (expressed in $g^2.s.m^{-4}$) is viability metric and an indicator of the number of viable state trajectories. It gives information on the number of grazing strategies available to the farmer and thus on the flexibility of the system.[5]

Simulations

To test hypotheses 1 and 2, we followed a two step approach. First we tested them for a given set of ecological constraints (u*=2; N(0)=30). Then we performed a sensitivity analysis to verify the generality of our results under a wider range of ecological constraints (u*=1, 2, 3; N(0)=15, 30, 45).

A dynamic programming algorithm (De Lara & Doyen 2008) was used to identify viable initial conditions *(B(0), N(0))*, viable grazing strategy *U(t,B,N),* grass state trajectories *B(t)* and bird population state trajectories *N(t)* respecting the different constraints at each time step over a period of T = 96 months. The numerical computations were performed with Scilab 4.1.2 software (http://www.scilab.org/; Scilab Consortium 2007). Performance of the agroecosystem under the three scenarios was compared using R 2.10.1 software (http://www.r-project.org/; The R project 2009). In order to investigate the advantage of the improved flexibility of the result-oriented scenario in facing climatic variations, we tested the effect on the viability tubes of a shock in climatic conditions represented by an increased grass growth in year 5. Parameters of matrix A were modified so as to simulate an earlier grass onset in the season (i.e. one month earlier) and a stronger grass growth (i.e. + 25%).

4. Results

Hypothesis 1: scenarios differ in performance

Figure 9 shows the ecological and productive performance of a sample of 10 000 grazing strategies for each of the three scenarios for initial population size N(0)=30. Logically, the result-oriented scenario maintained population sizes in all cases. The habitat-oriented scenario maintained population sizes in some cases while the action-oriented scenario did not maintain population size in any case. Comparison of both average ecological and productive performance of the three scenarios showed significant differences (T-test, P-value<10^{-15} for each pair of scenario compared). However, differences between the habitat

[5] Our system includes three state dimensions (B_L, B_D and N). So as to be able to plot the viability tubes, we limited the tubes to two states (B_L and B_D). The tubes therefore corresponded to projections of the 4 dimensional tubes on the three dimensional spaces defined by B_L, B_D and t for a given initial state $N(0)$.

and result-oriented scenarios were much lower than differences between the action-oriented scenario and the other two scenarios (Table 6). For any pair of scenarios, differences in productive performance were extremely low (<5%, Table 6). Differences among scenarios were more contrastive on ecological performance. Ecological performance of the action-oriented scenario was almost 8 times lower than that of other scenarios as most action-oriented strategies led to low habitat quality and therefore low juvenile survival. Ecological performances of the habitat and result-oriented scenarios still showed minor differences (<5%, Table 6.). To summarize, the result-oriented scenario led to better performance than the habitat-oriented one and the latter scenario led to better performance than the action-oriented one. We have therefore validated Hypothesis 1. However, it should be kept in mind that the habitat and result-oriented scenarios were very similar for both performance criteria. At this point, we observed that no strategy, out of the 10 000 sample set, maintained population sizes in action-oriented scenario even though it was less constrained than the habitat-oriented one. Therefore, within the whole set of action-oriented strategies, some of them can respect habitat-oriented constraints and maintain the population to a high level. However the sample set of 10 000 strategies was not large enough to reveal the very few habitat-oriented strategies within the set of action-oriented ones, thus explaining the surprising disjunction of the action and the habitat-oriented strategies. This result was due to the high importance of the differed effects of grazing on grass height. Grass height during the rearing period was highly dependant on grazing the previous months and applying cattle density constraint during the nesting month strongly reduced the set of viable trajectories.

Tableau 6 Ecological and productive performance of action, habitat and result-oriented scenarios. Means and standard deviation () are given for two random samples of 10 000 couples of viable state trajectories and viable grazing strategies. Productive performance $P(u,T)$ is the number of livestock unit ha^{-1}.days (LU.days/ha) characterizing a grazing strategy. The ecological performance $N(T)$ is the bird population size at time horizon of the corresponding bird trajectory (starting with N(0) = 30).

	Action oriented	Habitat oriented	Result oriented
Productive performance	1276	1321	1339
(LU.days/ha)	(100)	(74)	(58)
Ecological performance	3	29	31
(Population size)	(1)	(4)	(2)

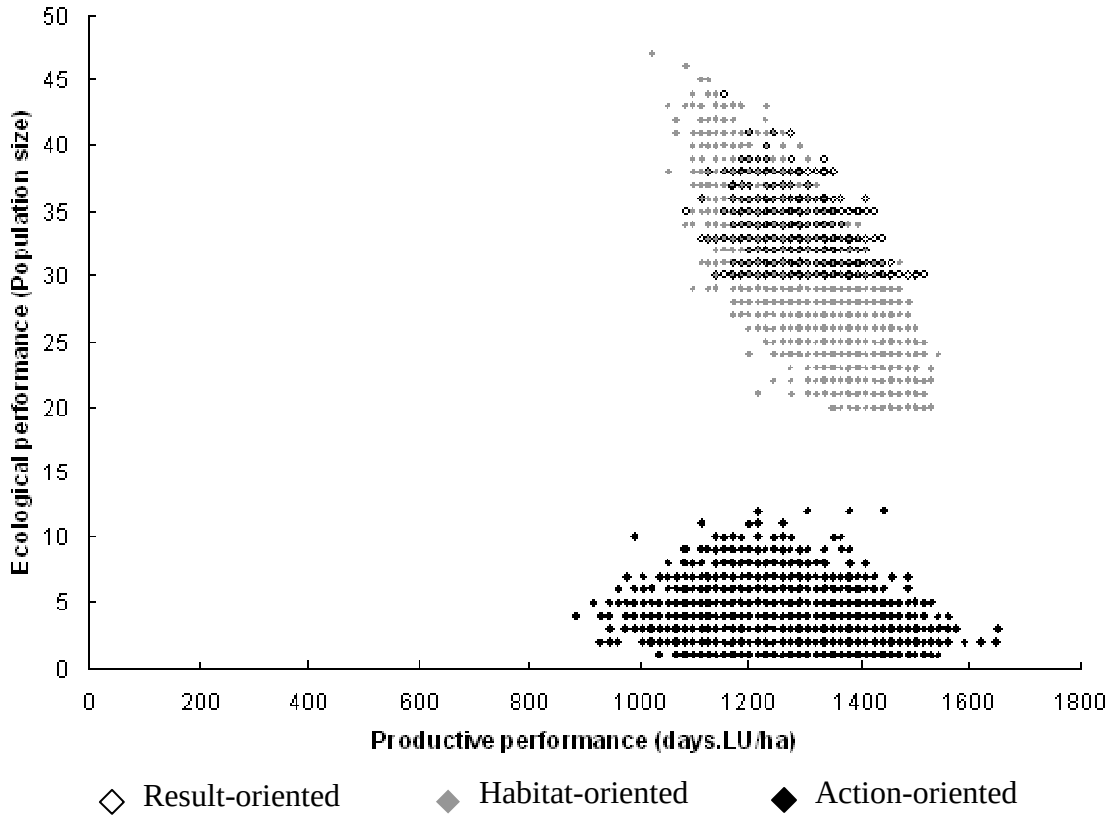
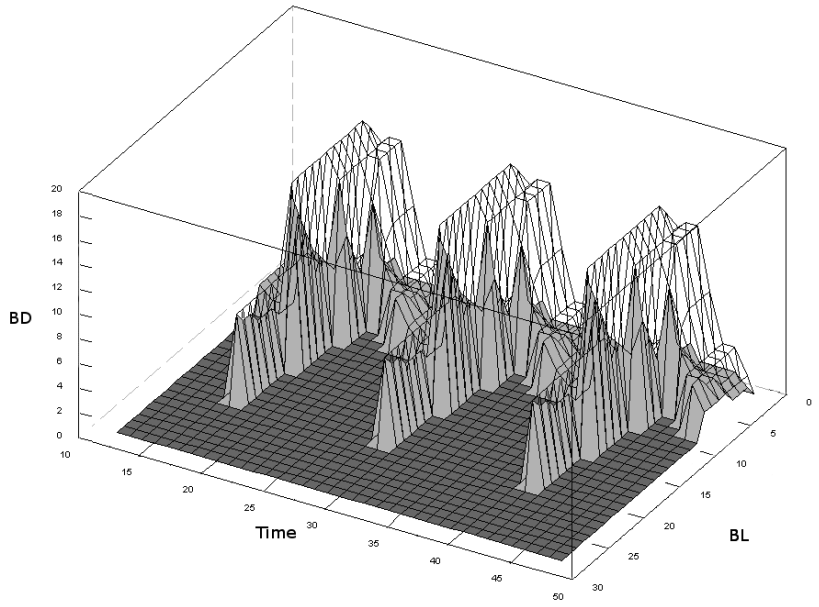


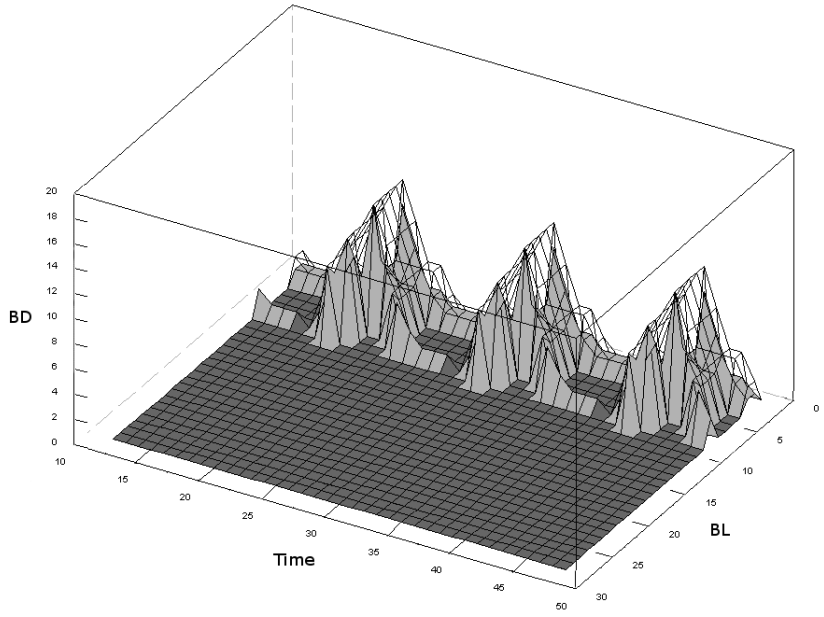
Figure 9 Ecological performance *N(T)* and productive performance *P(u,T)* of action-oriented, habitat-oriented and result-oriented scenarios. For each scenario, results are plotted for a sample of 10 000 couples of viable state trajectories and viable grazing strategies. Action- and habitat-oriented scenarios are run with cattle density constraints (u*=2 livestock units per hectare); the result-oriented scenario is run with minimum population size (N_{min} = 30); all scenario are run with initial population size N(0) = 30.

Hypothesis 2: the result-oriented scenario improves management flexibility

In the action-oriented scenario, model results revealed that it was not possible to maintain bird populations. We thus restricted the comparison of flexibility to the other two scenarios. The overlap of the tubes, their shape and their volumes showed that more states and controls were viable in the result-oriented scenario than in the habitat-oriented one. Such results indicate more flexibility for grassland management in the result-oriented scenario.



a. Result-oriented scenario



b. Habitat-oriented scenario

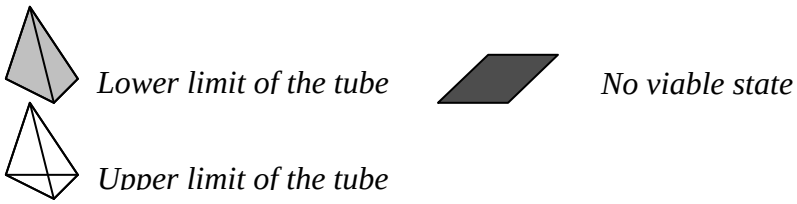


Figure 10 Zoom on three years of the viability tubes (V^T_{RO} and V^T_{HO}) for the habitat and result-oriented scenarios. The tubes show the set of viable states of the system throughout time (in months). The two state dimensions are the live biomass (BL) and the dead biomass (BD) both expressed in organic matter (g OM m-²).

Numerical computations showed that the habitat-oriented tube was included in the result-oriented one. The overlap of the two tubes (Figure 10.a, 10.b) means that the flexibility of the result-oriented scenario is at least similar to that of the habitat-oriented one. The grazing strategies of the habitat-oriented scenario thus belong to the set of viable grazing strategies available to the farmer in the result-oriented scenario. In the latter scenario, the farmer could still implement all habitat-oriented grazing strategies.

$$\forall t, V^{T}_{AO}(t) \subset V^{T}_{RO}(t) \qquad \textit{(eqn 20)}$$

The shape of the *Viability tube* for both habitat and result-oriented scenarios is displayed in Figure 10.a and 10.b. They illustrate the couples of possible viable states (B_L, B_D) throughout time. For these two scenarios, ensuring similar levels of performance (Table 6), tubes were bigger in the result-oriented than in the habitat-oriented scenario. The calculation of $\Theta(V^T)$ showed 1.5 more viable grass states in the result-oriented scenario than in the habitat-oriented one ($\Theta(V^T_{RO})$=6842 versus $\Theta(V^T_{HO})$=4997 reachable viable grass states). A larger range of grass biomass conditions was thus available for farmers throughout time. Figure 11 shows a zoom on the section of the viability tube in June. For most viable states, more viable grazing strategies were available in the result-oriented than in the habitat-oriented scenario. For each viable grass state, there was a larger set of decisions in terms of grazing intensity sequences. Similar results were found for the rest of the year. These results confirmed the greater number of viable grazing strategies linking the viable states in the result-oriented scenario since at each time step and for each state, farmers would have more options on their grazing strategies. The three results of this section illustrate the fact that more flexibility was given to the grazing strategies in the result-oriented scenario. We have therefore validated Hypothesis 2.

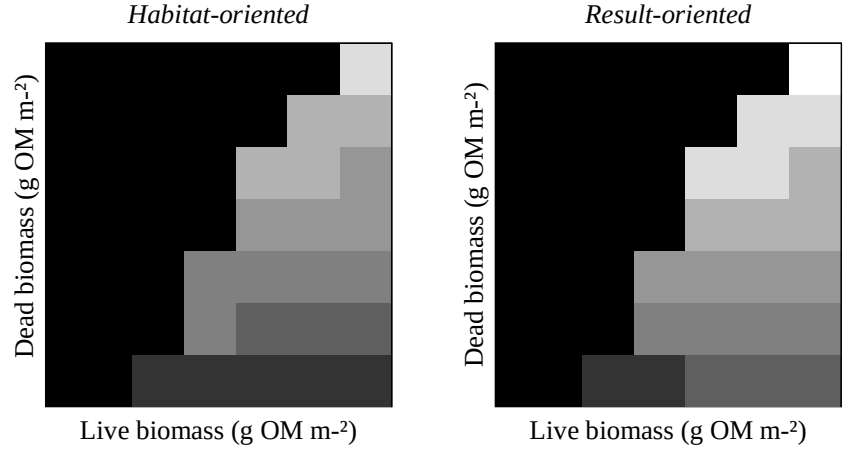


Figure 11 Zoom on a small section of the viability tube in June in the habitat-oriented and result-oriented scenarios. Each pixel stands for a state in live and dead biomass. Non-viable states are in black, light to dark grey stand for viable states. The colour of the pixel stands for the number of grazing options at time t+1 associated to each state (lighter grey indicates higher numbers of viable grazing strategies for the farmer).

Sensitivity analysis

Hypothesis one: performances

Figure 12 shows the ecological and productive performance of a sample of 10 000 grazing strategies for each of the three scenarios for different initial population sizes and cattle density constraints. Logically, the result-oriented scenario maintained population sizes in all cases. Not all habitat-oriented scenarios included viable grazing strategies as it was not possible to respect all constraints with u*=1. When viable strategies existed, the habitat-oriented scenario did not maintain population for every grazing strategy. The action-oriented scenario did not maintain population size in any case. For a given couple [N(0), u*], comparison of both average ecological and productive performances of the three scenarios showed significant differences (T-test, P-value<10^{-5} for each pair of scenario compared). A clear hierarchy between scenarios could not always be made (Table 7). In 5 cases out of nine, ranking of scenarios differed regarding ecological and productive performances and it was not possible to identify which scenario performed better. When scenarios where identically ranked regarding ecological or productive performances, result-oriented scenarios always led to better performances than-habitat oriented ones and habitat-oriented scenarios led to better performances than action-oriented ones, thus confirming Hypothesis 1.

Tableau 7 Sensitivity analysis for hypothesis 1 for different initial population sizes N(0) and cattle density constraints u*. Average productive and ecological performances for several sets of ecological constraints and for the three scenarios: action-oriented (AO), habitat-oriented (HO) and result-oriented (RO). "+" corresponds to situations in where hypothesis 1 is validated, "?" corresponds to situations where no clear hierarchy between scenarios can be made.

		Productive performance			Ecological performance			
N(0)	u*	AO	HO	RO	AO	HO	RO	Hypothesis 1
15	1	1198	NA	1420	1	NA	16	+
15	2	1277	1321	1420	2	20	16	?
15	3	1312	1334	1420	2	19	16	?
30	1	1198	NA	1339	2	NA	31	+
30	2	1276	1321	1339	3	29	31	+
30	3	1312	1334	1339	4	26	31	+
45	1	1198	NA	1197	3	NA	48	?
45	2	1277	1321	1197	5	34	48	?
45	3	1312	1334	1197	5	31	48	?

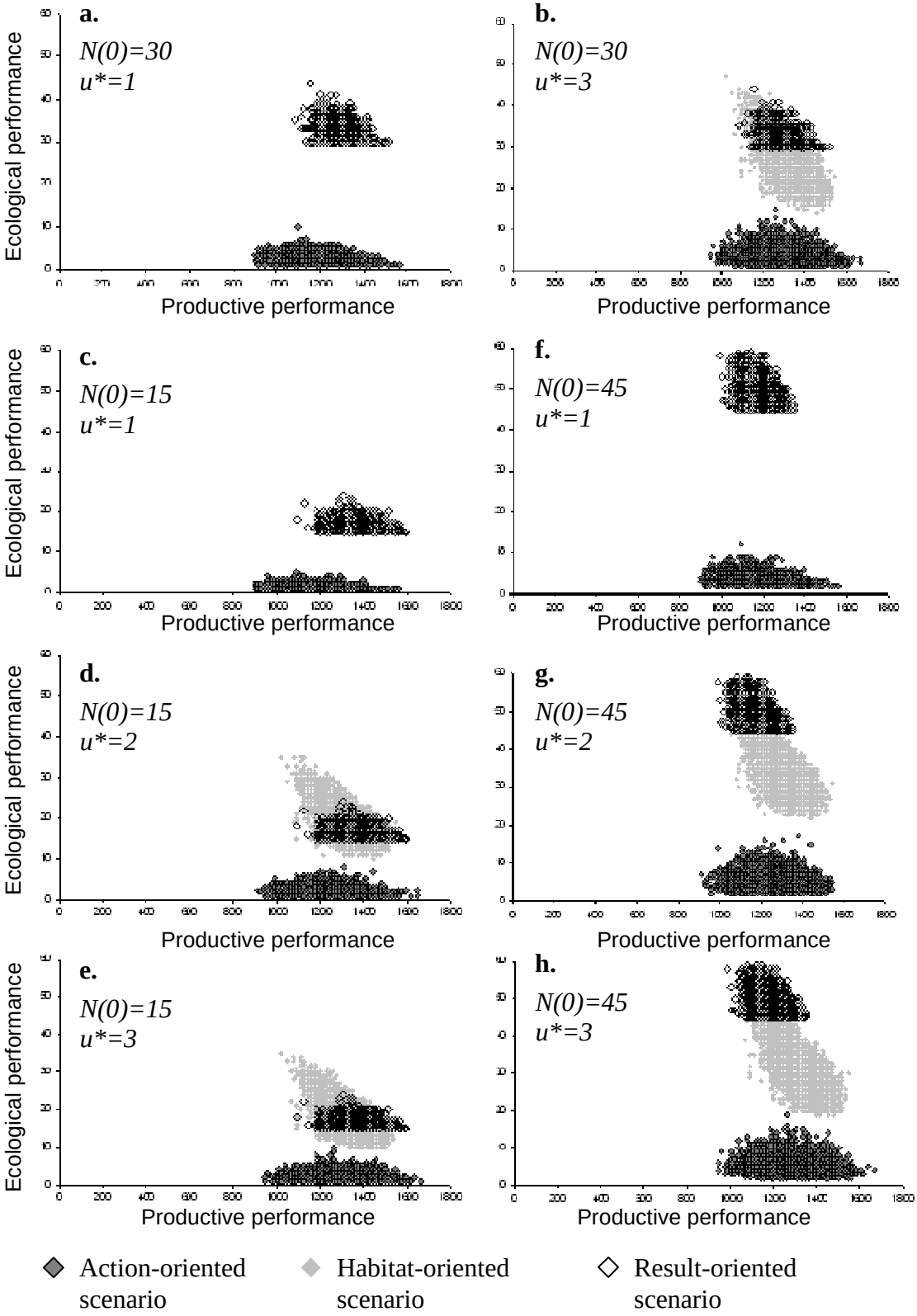


Figure 12 Sensitivity analysis for hypothesis 1 to initial population size N(0) and stocking density constraint u*. Ecological performance *N(T)* and productive performance *P(u,T)* of action-oriented, habitat-oriented and result-oriented scenarios. For each scenario, results are plotted for a sample of 10 000 couples of viable state trajectories and viable grazing strategies. Scenarios run for various values of u* (1, 2, 3) and N(0) (15, 30, 45). No data is plotted for habitat-oriented scenarios run with u*=1 since the viability tubes were empty, which means that it was not possible to generate suitable grass height with a cattle density lower than 1 LU/ha while respecting the other constraints.

Hypothesis two: flexibility

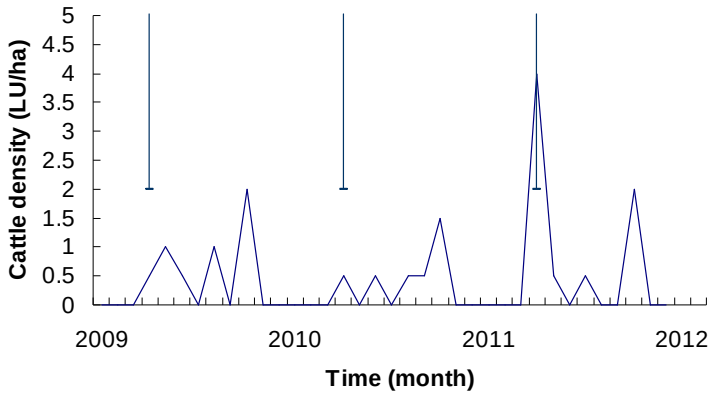
When viability tubes were not empty, their size remained identical for different values of N(0) and u* parameters (Table 8). Result-oriented scenario always showed a much larger viability tube than habitat-oriented ones thus confirming Hypothesis 2.

Tableau 8 Sizes of the viability tubes for different values of N(0) and u* and for the three action-oriented, habitat-oriented and result-oriented scenarios.

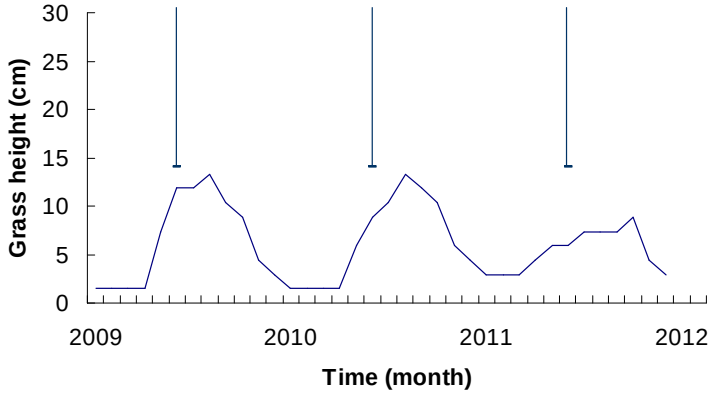
N(0)	u*	Habitat-oriented	Result-oriented
15	1	0	6842
15	2	4997	6842
15	3	4997	6842
30	1	0	6842
30	2	4997	6842
30	3	4997	6842
45	1	0	6842
45	2	4997	6842
45	3	4997	6842

Illustrating the importance of flexibility

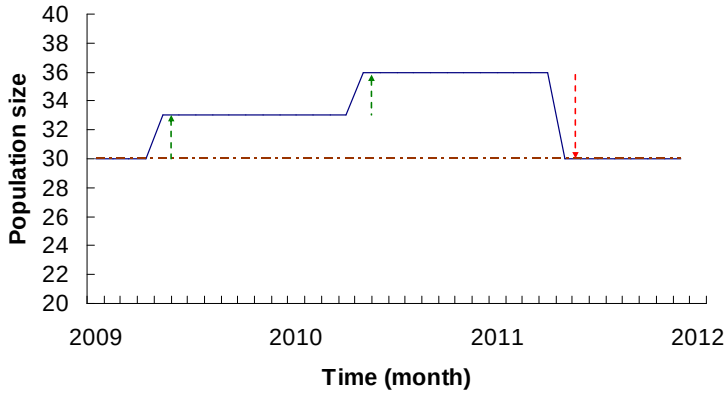
We examined the interest of the improved flexibility of the result-oriented scenario in facing environmental variations. It turned out that the state of the system still lied within the result-oriented viability tube V^T_{RO} despite the disturbance, while it left the habitat-oriented viability tube V^T_{HO}. In other words, no couple of control strategy and state trajectory respected all productive and habitat-oriented ecological constraints, meaning that it was not possible for the farmer to produce a suitable grass height for birds every year with low trampling while ensuring good productive performance and satisfying cattle feeding requirements. However, the result-oriented tube was not empty and it was possible to find viable state trajectories and control strategies. As illustrated with one simulation (Figure 13), a viable result-oriented grazing strategy did not respect habitat-oriented constraints every year but it did, however, maintain bird populations throughout time due to inter-annual compensations. In this example, grazing intensity in spring was low in 2009 and 2010 (Figure 13.a). It implied low levels of trampling and an increase in bird population sizes (Figure 13.c). In 2011, spring grazing intensity was stronger and bird population decreased but still remained above the population threshold. This result shows how, in the result-oriented scenario, the farmer can adapt his management to climatic shocks by implementing an inter-annual variation of management strategies. Such inter-annual variation in his management was not possible in the habitat-oriented scenario. This result again emphasizes illustrates the advantages of the increased flexibility provided by the result-oriented scenario.



a. Viable cattle density *u* trajectory expressed in LU.ha^{-1}. Bars represent the cattle density constraint *u** during nesting.



b. Viable grass height trajectory *h* expressed in cm. The bars represent the grass height constraint h_{min} and h_{max} during chick rearing.



c. Viable bird population trajectory *N*. The red dotted line stands for the population size constraint N_{min}. The green and red dotted arrows highlight the mechanisms of inter-annual compensation useful for expanding viability in RO framework.

Figure 13 Viable trajectories in the result-oriented scenario (zoom on three years).

5. Discussion

First, our results show that the habitat and result-oriented scenarios led to much better ecological performance than the action-oriented scenario. Productive performance was quite similar among the scenarios but ecological performance was very different with the action-oriented scenario never maintaining bird population sizes. Secondly, our results showed that the result-oriented scenario had a higher flexibility than the habitat-oriented one. This difference in flexibility was even greater when the grazed grassland agroecosystem was exposed to climatic variation.

We developed a dynamic modelling approach to compare different agri-environment schemes and assess the flexibility of management. Such an approach is convenient in many points but will never exactly reflect reality and it can not be considered as a decision support tool for managers. The model gives insights into mechanisms related to the management of an agroecosystem aimed at ensuring productive and ecological performances. Using a model gave us the opportunity to compare situations all other things being equal, as we would have done in a controlled trial. We therefore did not include mechanisms such as environmental stochasticity or landscape source/sink mechanisms. These mechanisms are of high importance in the real world but management through grazing has low (if any) impact on them and including them in the model would only have blurred the simulation results. These considerations have to be kept in mind when considering the results. As an example, one of the main differences between the model and reality is the absence of migration. Here, we considered a closed population of birds to assess the effects of management practices. Using population size as an indicator of ecological performances was therefore possible as well as very convenient and illustrative. In the field, such an indicator would raise questions. In the one hand it does not only reflect mechanisms occurring at field scale but in the other hand, this indicator is much closer to the final objective of a conservation policy than a bird productivity index would be.

One of the specificities of result-oriented schemes is to pay for a state (e.g. number of bird nests or a number of plant species) regardless of initial conditions. One of the main difficulties in comparing action and result-oriented schemes on real field situation is due to differences in initial conditions that may lead to important bias when comparing situations (Klimek *et al.* 2008). Using a modelling approach makes it possible to control initial conditions and avoid such bias.

Result-oriented schemes aim at protecting the whole agroecosystem by targeting umbrella species. However, farmers may implement very specific measures that would only benefit the

target species. For example, wader conservation measures may consist in building an electric fence around the nest (Verhulst, Kljein & Berendse 2007). If this measure leads to better hatching success for the target species, it is of minor interest for other species in the agroecosystem. In this case, grassland management is just modified locally and other species do not benefit from the measure. Thanks to our modelling approach, we can focus on management strategies that impact the whole agroecosystem and offer advantages to other species with similar ecological requirements and similar sensitivity to management practices.

Our results show only limited improvement in ecological and productive performance with the result-oriented scheme compared to the habitat-oriented one. However, some mechanisms not taken into account in our model may improve the effectiveness of result-oriented schemes. For instance, farmers frequently allocate schemes to fields with the lowest productivity so as to limit the impact on the overall performance of the farm (Schwarz *et al.* 2008). Therefore, the localisation of fields under conservation agreements is often defined regardless of its expected ecological outcome. With result-oriented schemes both productive and ecological performance would have to be taken into account as the ecological outcome would be of major concern to farmers. This approach would limit the adverse selection problem mentioned above. Such schemes could thus be expected to reach better levels of effectiveness. The first cases of result oriented schemes met a wide success (Mestelan et al. 2007) since they did not involve high additional costs for farmers, however, the level of payment would need to be addressed with caution for the scheme to remain attractive to the farmer.

Usual approaches in multi-criterion analysis mainly look for optimal performance but do not take into account the issue of flexibility in decision making. Optimality is well adapted to static situations or stable environments but flexibility is of major concern for systems exposed to uncertainties (Gunderson 1999). The use of the viable control approach makes it possible to go beyond the search of optimum and to look for a diversity of management strategies. Although management strategies were quite similar in terms of performance (either productive or ecological), the number of viable management strategies gave a strong advantage to result-oriented schemes. Greater flexibility of management is one of the major arguments in favour of result-oriented schemes (Schwarz *et al.* 2008). First, it is expected to improve the resilience of the agroecosystem as farmers may choose alternative management strategies to adapt to inter-annual climatic variability. The agroecosystems we studied are low input, extensively grazed grasslands. Such systems are highly dependent on climatic conditions and flexibility in grassland use is a major component in coping with unexpected events (Martin *et al.*, 2009b). The result-oriented scheme gives the possibility of adapting

grazing strategies to climatic conditions by segregating ecological and productive objectives among years. Our study focussed on temporal flexibility of grazing strategies but we conjecture that in the same way, spatial flexibility would allow farmers to adapt their management to variations in external conditions among several fields. Further development of the model will take these spatial variations into account. A second advantage of this greater flexibility would be to allow farmers to look for innovative management strategies. Our results suggest that loosening the ecological constraints of the agroecosystem gives farmers a higher degree of freedom by allowing them to implement management strategies that have never before been tested. Matzdorf & Lorenz (2010) indicate that this potential of innovation is very well used by farmers involved in result-oriented schemes. This potential of innovation leads the farmers to become more involved in conservation and increases their willingness to improve ecological performance of their fields (Schwarz 2008 *et al.*).

The main critics addressed to result-oriented schemes concern their feasibility on fields. Difficulties still remain for the assessment of ecological outputs. Schwarz *et al.* (2008) recommend focusing in a first step on plant communities as ecological and agricultural processes fit into the same scale: the field. Methods that prove to be fair to the farmer have been developed in Germany (Wittig, Kemmermann & Zacharias 2006) and in France (Mestelan *et al.* 2007) to provide assessments in the case of grassland flora. However, concerning mobile species, such as birds, with larger home ranges, assessment at field scale is more difficult. First, birds are not present in the field all the time and accurate surveys imply heavy monitoring protocols. A solution to this first problem could be to focus on local indicators of population trends at field scale instead of adult population sizes. In the case of birds, result-oriented schemes currently focus on the fledging success of waders. The use of such an indicator is still under discussion as it requires time-consuming surveys and good fledging success does not necessarily imply a clear increase in population size (Musters *et al.* 2001; Verhulst, Kleijn & Berendse 2007). The second difficulty, which is linked to the latter point, is that bird population trends not only depend on processes occurring at the field scale but also on processes occurring at a larger scale (i.e. a set of neighbouring fields). A solution to this problem could be to develop schemes at a scale matching the home range of species under concern. However, management at larger scales involving several land owners may lead to situations where some land owners behave as free-riders and compromise the success of the scheme. This issue has been taken into consideration in Sweden in the case of carnivores with very large home ranges (Zabel & Holm-Muller 2008). In this case, payments were not given directly to individuals but to the communities and result-oriented management relied on collective actions to improve the efficiency of the conservation policy. Result-oriented schemes at the landscape scale based on collective action would have another

major advantage. Groups of farmers could adapt their management practices at the field scale and modify the spatial allocation of management practices at the landscape scale in order to create habitat heterogeneity. Indeed, landscape heterogeneity is an important driver of bird population trends (Benton, Vickery & Wilson 2003) and increased landscape heterogeneity could improve ecological performance as it makes spatial complementarities possible.

6. Conclusion

Compared with action-oriented schemes, our study shows that improvement of ecological performance is high when schemes are habitat-oriented. Differences in performance between habitat and result-oriented schemes remained limited. The main advantage of result-oriented schemes is to increase the overall management flexibility of the grassland agroecosystem. Such improved flexibility may also allow farmers to adapt their management to climatic variations and take advantage of inter-annual compensations on bird life cycles. Further model developments will focus on both the spatial and temporal dimensions of farming flexibility. This next step will make it possible to better match management and ecological processes.

Acknowledgements

This work was carried out with the financial support of the “ANR- Agence Nationale de la Recherche - The French National Research Agency” under the “SYSTERRA program - Ecosystems and Sustainable Development,” project “ANR-08-STRA-007, FARMBIRD - Coviability models of FARMing and BIRD biodiversity.”

7. Bibliography

Aubin, J.-P. (1991) Viability theory. *Birkäuser*, pp. 542. Boston.

Baumgartner, S. & Quaas, M. F. (2009) *Ecological-economic viability as a criterion of strong sustainability under uncertainty. Ecological Economics,* **68,** 2008-2020.

Bene, C., Doyen, L. & Gabay, D. (2001) *A viability analysis for a bio-economic model. Ecological Economics,* **36,** 385-396.

Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. (2003) *Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology & Evolution,* **18,** 182-188.

Buckingham, D. L., Peach, W. J. & Fox, D. S. (2006) *Effects of agricultural management on the use of lowland grassland by foraging birds. Agriculture Ecosystems & Environment,* **112,** 21-40.

Butler, S. J., Vickery, J. A. & Norris, K. (2007) *Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. Science,* **315,** 381-384.

Cury, P. M., Mullon, C., Garcia, S. M. & Shannon, L. J. (2005) *Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. ICES Journal of Marine Science,* **62,** 577-584.

De Lara, M. & Doyen, L. (2008) *Sustainable management of natural resources,* 2008. Springer, Berlin.

Doyen, L., De Lara, M., Ferraris, J. & Pelletier, D. (2007) *Sustainability of exploited marine ecosystems through protected areas: A viability model and a coral reef case study. Ecological Modelling,* **208,** 353-366.

Durant, D., Tichit, M., Fritz, H. & Kerneis, E. (2008a) *Field occupancy by breeding lapwings Vanellus vanellus and redshanks Tringa totanus in agricultural wet grasslands. Agriculture Ecosystems & Environment,* **128,** 146-150.

Durant, D., Tichit, M., Kerneis, E. & Fritz, H. (2008b) *Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. Biodiversity and Conservation,* **17,** 2275-2295.

Eisenack, K., Scheffran, J. & Kropp, J. P. (2006) *Viability analysis of management frameworks for fisheries*. Environmental Modeling and Assessment*,* **11,** 69-79.

Evans, D. M., Redpath, S. M., Evans, S. A., Elston, D. A., Gardner, C. J., Dennis, P. & Pakeman, R. J. (2006) *Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. Biology Letters,* **2,** 636-638.

Flint, V. (1998) *Waders as indicators of biological diversity. International Wader Studies,* **10**.

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. & Snyder, P. K. (2005) *Global consequences of land use. Science,* **309,** 570-574.

Gunderson L., 1999. *Resilience, flexibility and adaptive management – antidotes for spurious certitude? Conservation Ecology* **3,** 1. [online] URL: http://www.consecol.org/vol3/iss1/art7/

Kleijn, D., Baquero, R. A., Clough, Y., Diaz, M., De Esteban, J., Fernandez, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Johl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E. J. P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T. M. & Yela, J. L. (2006) *Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. Ecology Letters,* **9,** 243-254.

Klimek, S., Kemmermann, A. R., Steinmann, H. H., Freese, J. & Isselstein, J. (2008) *Rewarding farmers for delivering vascular plant diversity in managed grasslands: A transdisciplinary case-study approach. Biological Conservation,* **141,** 2888-2897.

Martin, G., Hossard, L., Theau, J.P., Therond, O., Josien, E., Cruz, P., Rellier, J.P., Martin-Clouaire, R., Duru, M., (2009b). *Characterizing potential flexibility in grassland use – Application to the French Aubrac area. Agronomy for Sustainable Development,* **29**, 381-389.

Martin, S. (2004) *The cost of restoration as a way of defining resilience: a viability approach applied to a model of lake eutrophication. Ecology and Society,* **9,** article 8.

Martinet, V., Thebaud, O. & Doyen, L. (2007) *Defining viable recovery paths toward sustainable fisheries. Ecological Economics,* **64,** 411-422.

Matzdorf, B. & Lorenz, J. (2010) *How cost-effective are result-oriented agri-environmental measures? An empirical analysis in Germany. Land Use Policy,* **27,** 535-544.

Mestelan, P., Agreil, C., Marie, C. d. S., Meuret, M. & Mailland-Rosset, S. (2007*) Implementing agro-environmental measures based on ecological results. The case of meadows and rangelands in the massif des Bauges regional Park. Rencontres Recherche Ruminants,* Paris, 173-176

Milsom, T. P., Langton, S. D., Parkin, W. K., Peel, S., Bishop, J. D., Hart, J. D. & Moore, N. P. (2000) *Habitat models of bird species' distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes. Journal of Applied Ecology,* **37,** 706-727.

Musters, C. J. M., Kruk, M., De Graaf, H. J. & Ter Keurs, W. J. (2001) *Breeding birds as a farm product. Conservation Biology,* **15,** 363-369.

Ottvall, R. & Smith, H. G. (2006) *Effects of an agri-environment scheme on wader populations of coastal meadows of southern Sweden. Agriculture Ecosystems & Environment,* **113,** 264-271.

Ovenden, G. N., Swash, A. R. H. & Smallshire, D. (1998) *Agri-environment schemes and their contribution to the conservation of biodiversity in England. Journal of Applied Ecology,* **35,** 955-960.

Sabatier, R., Doyen, L. & Tichit, M. (2010) *Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. Ecological Modelling,* **221,** 1292-1300.

Schwarz, G., Moxey, A., McCracken, D., Huband, S. and Cummins R. (2008) *An analysis of the potential effectiveness of a Payment-by-Results approach to the delivery of environmental public goods and services supplied by Agri-Environment Schemes.* Report to the Land Use Policy Group, UK, 108pp. Macaulay Institute, Pareto Consulting and Scottish Agricultural College.

Smith, B., Holland, J., Jones, N., Moreby, S., Morris, A. J. & Southway, S. (2009) *Enhancing invertebrate food resources for skylarks in cereal ecosystems: how useful are in-crop agri-environment scheme management options? Journal of Applied Ecology,* **46,** 692-702.

SNH (2005) East Scotland Grassland Management Scheme. http://www.snh.org.uk/pdfs/NatCare/GrasslandScheme.pdf

Steinfield H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, de Haan C. (2006) *Livestock's long shadow: environmental issues and options.* Food and Agriculure Organization of the United Nations, Rome

Tichit, M., Doyen, L., Lemel, J. Y., Renault, O. & Durant, D. (2007) *A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. Ecological Modelling,* **206,** 277-293.

Tichit, M., Hubert, B., Doyen, L. & Genin, D. (2004) *A viability model to assess the sustainability of mixed herds under climatic uncertainty. Animal Research,* **53,** 405-417.

Verhulst, J., Kleijn, D. & Berendse, F. (2007) *Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agri-environment schemes on breeding waders. Journal of Applied Ecology,* **44,** 70-80.

Vickery, J. A., Tallowin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Brown, V. K. (2001) *The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. Journal of Applied Ecology,* **38,** 647-664.

Vickery, J. A., Bradbury, R. B., Henderson, I. G., Eaton, M. A. & Grice, P. V. (2004) *The role of agri-environment schemes and farm management practices in reversing the decline of farmland birds in England. Biological Conservation,* **119,** 19-39.

Wittig, B., Kemmermann, A. R. G. & Zacharias, D. (2006) *An indicator species approach for result-orientated subsidies of ecological services in grasslands - A study in Northwestern Germany. Biological Conservation,* **133,** 186-197.

Zabel, A. & Holm-Muller, K. (2008) *Conservation performance payments for carnivore conservation in Sweden. Conservation Biology,* **22,** 247-251.

Appendix S1. Discrete time dynamics of the grazed grassland

The grass biomass *B(t)* is partitioned into live and standing dead grass *($B_L(t)$, $B_D(t)$)* both expressed in organic matter (g OM ha^{-1}). Grazed grass dynamics read:

$$B(t+1)=A(t,B(t))=A(t,B(t))-G(u(t),B(t)) \qquad for\ t = 0,1,\ldots,T \qquad \text{(eqn S1)}$$

where matrix *A* encompasses the transition rates defining grass dynamics and *G* is a vector representing the biomass harvested through grazing. Matrix *A* is specified as follows:

$$A(t,B)=\begin{pmatrix} \exp(-r_S(t))+r_G(B,t) & 0 \\ 1-\exp(-r_S(t)) & \exp(-r_D(t)) \end{pmatrix} \qquad \text{(eqn S2)}$$

- $r_S(t)$ and $r_D(t)$ ($month^{-1}$) stand for the senescence and decay rate coefficients.
- growth rate $r_G(B, t)$ (g OM $month^{-1}$) is the product of a potential growth rate $\gamma_1(t)$ (g m^{-2} $month^{-1}$), also time dependent, and the relative light interception by live mass based on Beer's law:

$$r_G(B,t)=\frac{\gamma_1(t)}{B_L+B_D}\left(1-\exp\left(-\beta\mu\left(B_L+B_D\right)\right)\right) \qquad \text{(eqn S3)}$$

where $\gamma_1(t)$ is the maximum possible per month increase in grass mass under ideal environmental conditions (i.e. without nitrogen or water limitation), β an attenuation coefficient related to sun angle and μ is a specific leaf area (m^2 gOM^{-1}).
Harvest through grazing represents the control variable. It depends on grazing intensity *u(t)*, expressed in Livestock Unit per square meter. Each *LU* requires a certain amount *q* of grass per month corresponding to the unit feed requirement in terms of biomass of one livestock unit on a monthly basis (gOM $month^{-1}$). We assume that biomass harvest through grazing operates with a preference for live grass:

$$G(u(t),t)=\begin{cases} G_L(t)=\ \min\left(q\ u\ ,\ B^*_L(t)\right) \\ G_D(t)=q\ u(t)-G_L(t) \end{cases} \qquad \text{(eqn S4)}$$

with $B^*(t)=A(t,B(t))\ B(t)$

The state of grass biomass determines grass height which is denoted *h(B)*.

Table S1. Parameters of the grazed grass sub-model

Parameter	**Value**
Biomass and grass height relationship	$h = 8.10^{-10} B$ $r^2 = 0.98$, n=15, p = $2.2\ 10^{-16}$
Monthly vectors:	
Grass growth ($g.m^{-2}.month^{-1}$) r_G	[0.009 , 0.009, 0.126, 0.137, 0.486, 0.45, 0.45, 0.45, 0.45,
Scenescence rate ($month^{-1}$) r_S	0.45, 0, 0]
Decay rate ($month^{-1}$) r_D	[0, 0, 0, 0.93, 1.125, 1.5, 0.75, 0.75, 1.5, 1.5, 0.75, 0.75]
	[0, 0, 0, 1.482, 1.105, 1.3, 1.95, 0.65, 0.65, 0.65, 0, 0]
Cattle unit feed requirement q	
(g Organic Mater $month^{-1}$ LU^{-1})	$3.8\ 10^5$
Attenuation coefficient β	0.5
Specific leaf area μ	0.02
	Both values (β, μ) from Hutchings and Gordon (Hutchings & Gordon 2001)

Appendix S2. Discrete time dynamics of the lapwing population

The lapwing life cycle, impacted by the direct and indirect effects of grazing, is described. During the nesting period, cattle trampling impacts clutch size and during the chick rearing period grass height is a variation factor of juvenile survival. Assuming a pre-breeding census, the monthly dynamics of birds $N(t)$ from t to $t+1$ reads as follows:

$$N(t+1) = M(t,u(t),B(t),N(t))\, N(t) \qquad \textit{(eqn S5)}$$

where $N(t)$ is the population size and $M(t,u,B,N)$ the population growth function

$$M(t,u,B,N)=1 \quad \text{if } t\neq t^* \qquad \textit{(eqn S6)}$$

$$M(t,u,B,N)= s_2 + \alpha . f(u) . \sigma . s_1(h(F(B,u))) / (1 + c . N) \quad \text{if } t=t^* \qquad \textit{(eqn S7)}$$

with $\mathrm{F(B,u)} = A(t^*,B)B - G(u,B)$

where t^* is the nesting month, s_2 the adult survival, α the proportion of breeding females, $f(u)$ the clutch size depending on cattle density $u(t)$, σ the primary sex ratio and $s_1(h(F(B,u)))$ the chick survival that depends on grass height $h(B)$ at time t^*+1. Grass height depends on grass biomass $B(t^*+1)$ and therefore on $F(B(t^*),u(t^*))$.

We consider that breeding success is affected by intra-specific competition. We use a Beverton-Holt-like density dependence function to model this competition in which c measures the strength of competition.

Clutch size is influenced by grazing intensity through nest trampling by cattle. With η the effect of one livestock unit on the daily survival rate of eggs, the egg survival rate over the whole incubation period x is assumed to depend on cattle density u and incubation length t^{inc} as follows:

$$x(u,t^{inc}) = \eta^{u.t^{inc}} \qquad \textit{(eqn S8)}$$

Therefore, clutch size reads:

$$f(u) = x(u).f^{\max} = \eta^{u.t^{inc}}.f^{\max} \qquad \textit{(eqn S9)}$$

with f^{max} being the maximal fecundity without trampling.

Table S2. Parameters used in the bird model

Parameters	Value	Reference
Mean Chick survival, s_1	0.45	(Peach, Thomson & Coulson 1994)
Adult survival, s_2	0.70	(Peach, Thomson & Coulson 1994)
Adult clutch size, f_2^{max}	4.20	(Ottvall 2004)
Proportion of breeding females, α	0.75	(Ottvall 2004)
Sex-ratio σ	0.50	(Ottvall 2004)
Daily nest survival for 1 LU/ha, η	0.990	(Beintema & Muskens 1987)
Incubation length, t^{inc}	26	(Kooiker 1993)
Incubation month	April	(Durant *et al*. 2008a)
Chick rearing month	May	(Durant *et al*. 2008a)
Minimal viable grass height (cm)	0	(Durant *et al*. 2008a)
Maximal viable grass height (cm)	14	(Durant *et al*. 2008a)

Appendix S3. Model calibration

Grazed grass sub-model

Three databases from the Ouest-du-Lay marsh were used to parameterize the grazed grass dynamics. A harvesting trial was conducted on 15 grazed fields to derive the relationship between grass height and biomass. In 2004, three measurements were taken (February, April, May). In each field, grass height and biomass were measured on 16 randomly positioned quadrats (0.0625m²) and then averaged. In each quadrat 9 grass height measurements (to the nearest cm) were taken using a sward stick. Measurements were distributed every 8 cm, with the initial point being located at 4.5 cm from the edges of the quadrat. The above-ground grass inside each quadrat was harvested using a hand-mower, dried at 80°C for 24 h and weighed to the nearest gram. For each field, the three measurements were averaged. The relationship between grass height (h) and grass biomass (B) was modelled with a linear regression with no intercept (*lm* procedure R software) (Table 1).

A second database was used to calibrate grass growth (r_G), scenescence (r_S) and decay (r_D) rate vectors without grazing. We used three trials of grass height measurements on 74 ungrazed fields with a continuous development of grass in spring (Durant et al., 2008a). In each field grass height measurements (20 sward stick measurements ha^{-1} to the nearest cm) were taken in February, April and May, providing respectively the initial state of the grass cover, the beginning of the growing period and the maximal growth. The calibration was done by minimizing the mean square error (MSE) between predicted and measured grass heights (Table 1). A third database (Tichit et al., 2005a) was used to calibrate the cattle unit feed requirement q. It included the sequences in grazing intensities and the grass heights (10 measurements with the above mentioned method) recorded on 12 fields in 2002. Calibration was also performed by minimizing the MSE. A final MSE of 27 cm² was obtained which correspond to a 5.2 cm root mean squared error.

Bird sub-model

Wader demographic parameters were based on literature data. Most reviews of wader demography emphasize low reproductive success (mean clutch size around 4 eggs, high nest failure, 1 brood per year), and relatively high adult survival varying from 0.7 to 0.9 (Sandercock, 2003). We used average demographic parameters of lapwings and redshanks which are representative of these general characteristics (Table S2). Competition between chicks was assumed to be intraspecific and parameters c_i, measuring the strength of competition, was set at 0.0077 for both species (Tichit et al., 2007). Due to the lack of precise data about the relationship between chick survival and grass height, a threshold approach

was used (Tichit et al., 2007; Fig S3.1). Mean chick survival given in the literature was used for the viable grass height range (0-14cm). It was divided by four out of this range while grass height remained close to the viable grass height range (14-20cm) and set to almost zero (0.001) further from the viable grass height range (>20cm).

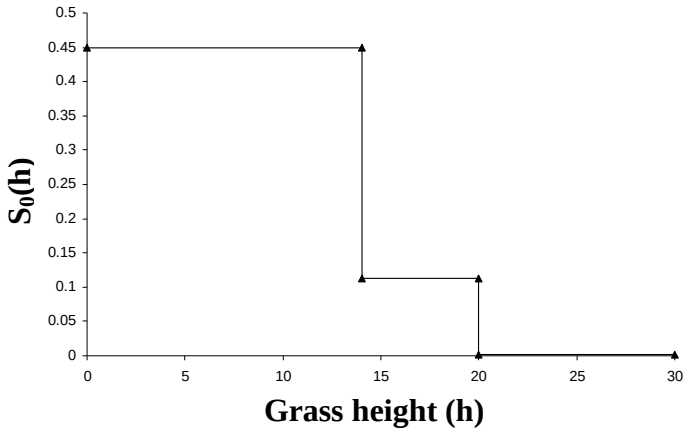


Fig S3.1: Threshold function used to link grass height and juvenile survival.

CHAPITRE 3

LA PROPORTION DES USAGES AGRICOLES, FACTEUR DETERMINANT DE LA RELATION ENTRE PRODUCTION ET CONSERVATION

1. Résumé

Les deux chapitres précédents ont analysé le comportement de l'agroécosystème en environnement homogène pâturé. Cette première analyse du fonctionnement du système, bien qu'indispensable implique de fortes limites sur les plans écologique et productif.

Sur le plan écologique, la limite principale est liée à la mobilité des limicoles. Sur le plan de la production agricole, les différents modes de gestion qui composent un paysage sont en interaction au sein d'exploitations agricoles. Evaluer les performances écologiques et productives des modes de gestion des prairies à l'échelle d'une seule parcelle n'a que peu de sens et la réflexion sur les politiques de conservation doit être menée en environnement hétérogène intégrant plusieurs usages agricoles. La première échelle supra-parcellaire cohérente tant sur le plan écologique que productif est l'échelle de l'exploitation agricole.

Peu d'études ont recherché les performances écologiques et productives à l'échelle de l'exploitation agricole (voir cependant Jouven 2006). Les différentes parcelles d'une exploitation sont en interaction, tant sur le plan des dynamiques productives (Coleno et Duru 1998, Martin 2009) qu'écologiques (Redfern 1982). Dans un système de production herbager, l'alimentation du bétail dépend à la fois du pâturage et des apports de fourrages secs obtenus par la fauche. Sur le plan écologique, la capacité de mouvement des juvéniles et des adultes, conditionnées par les types d'usages, a un impact fort sur les dynamiques écologiques des oiseaux. L'échelle exploitation, en intégrant les interactions entre différents habitats permettrait de dépasser l'une des principales limites reprochées à l'approche de Green et al. (2005).

Le but de ce chapitre est de tracer la relation entre production et conservation à l'échelle de l'exploitation agricole et de comprendre les mécanismes sous-jacents qui la déterminent. Pour cela on construit un modèle d'interactions entre production agricole et conservation de deux espèces de limicoles à l'échelle de l'exploitation agricole. Le modèle formalise les effets des modes de gestion à la double échelle exploitation-parcelle sur les dynamiques écologiques et productives de l'agroécosystème (Figure 15, Encadré 4). Il est composé d'un sous système décisionnel et d'un sous-système biotechnique. Le sous-système décisionnel définit les stratégies de gestion à l'échelle de l'exploitation (proportion d'usages) et à l'échelle de la parcelle (séquences de pâturage, fauche). Le sous-système biotechnique formalise la dynamique saisonnière de la production fourragère, la dynamique annuelle des populations d'oiseaux et leurs interactions. Trois usages agricoles composent l'exploitation : la pâture écologique, la pâture productive et la fauche.

- La pâture écologique est un pâturage de faible intensité, favorable aux oiseaux.
- La pâture productive est un usage maximisant le pâturage sous contrainte de disponibilité alimentaire seule.
- La fauche est réalisée en Mai.

Les deux usages de pâture peuvent être assimilés aux usages P et $T_{0.4}$ du premier chapitre (Figure 14).

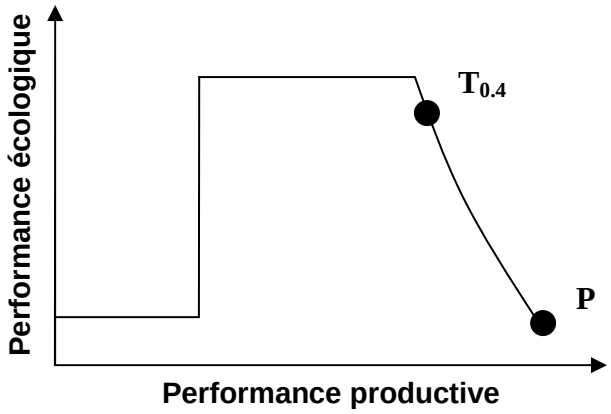


Figure 14 : Représentation schématique de la relation entre performance écologique et productive obtenue dans le chapitre 1 (cas du vanneau) et position des usages de pâture productive (P) et écologique ($T_{0.4}$)

L'ensemble des trois usages interagissent dans le système d'élevage pour l'alimentation des bovins. Les dynamiques des limicoles quant à elles intègrent les mouvements des adultes et des jeunes entre les habitats générés par les trois usages ainsi que les effets directs et indirects du pâturage et de la fauche sur les dynamiques des oiseaux. En se basant sur le cadre mathématique de la théorie de la viabilité on détermine la relation entre production et conservation à l'échelle de l'exploitation pour deux types de fermes, intensives et extensives. Les types de ferme traduisent des niveaux contrastés de chargement sur les prairies.

Il apparaît qu'il n'est pas possible de maximiser à la fois production et conservation à l'échelle de l'exploitation. Il existe une relation concave entre ces deux performances. Cette relation diffère entre les exploitations intensives et extensives, ces dernières atteignant toujours de meilleures performances écologiques. La concavité de la relation illustre l'importance des effets d'interaction entre les usages puisque la performance d'une exploitation agricole est plus élevée que la moyenne pondérée des performances des différents usages qui la composent.

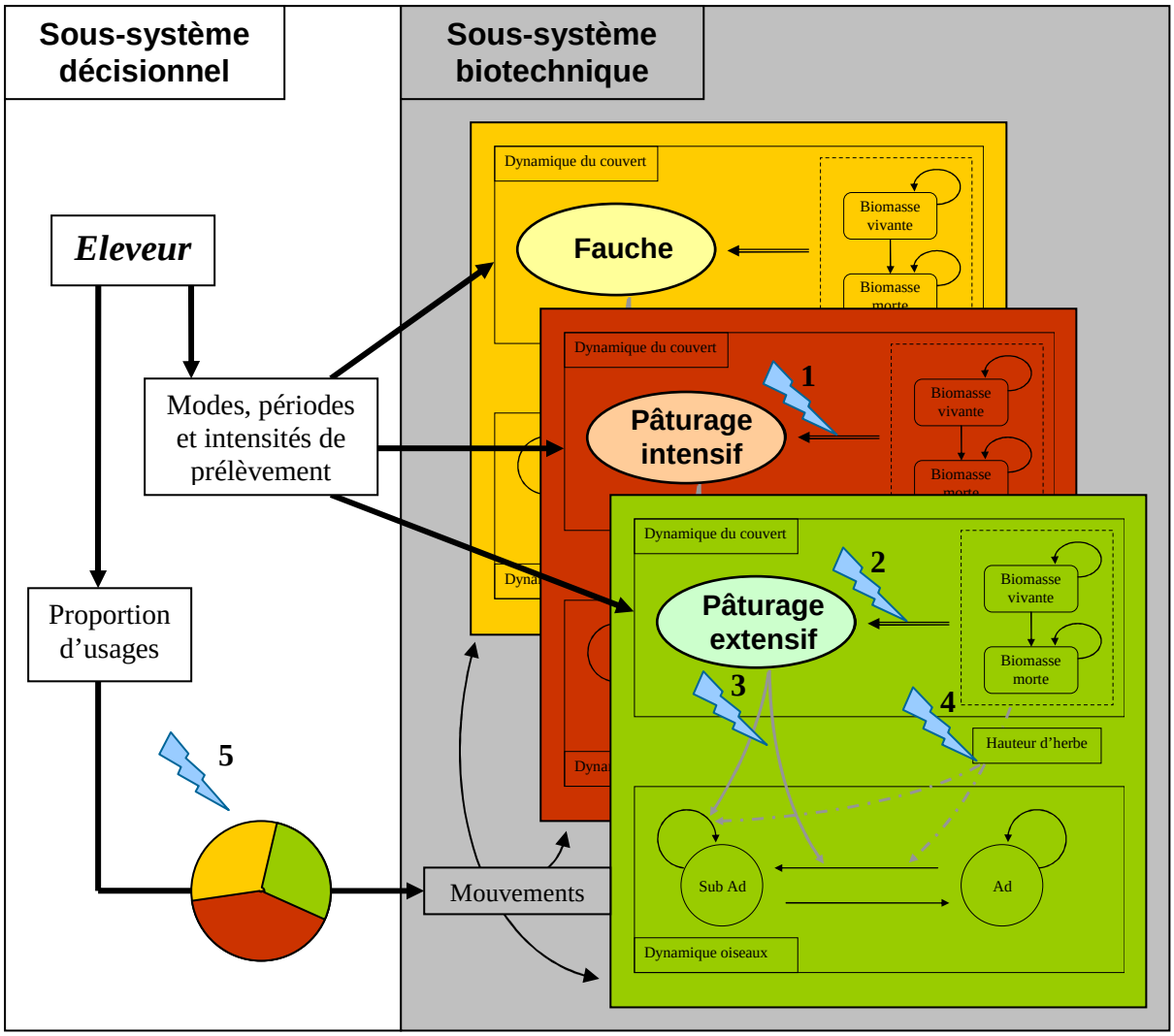


Figure 15 : Modèle d'interactions entre pratiques de fauche et de pâturage et dynamiques de limicoles à l'échelle de l'exploitation.
Le modèle est composé d'un sous-système décisionnel (en blanc) et d'un sous-système biotechnique (en gris). Les flèches noires épaisses correspondent aux décisions de gestion de l'éleveur. Entre chaque usage les mouvements des oiseaux sont représentés par des flèches noires fines. Trois usages sont définis, au sein de chaque usage, les flèches pleines grises représentent les effets directs du piétinement / de la fauche, les flèches discontinues correspondent aux effets indirects. Les flèches noires correspondent aux dynamiques des limicoles et du couvert. Les doubles flèches noires représentent le prélèvement par le pâturage ou la fauche. Les éclairs bleus représentent les contraintes de viabilité : (1) contrainte alimentaire liée au pâturage productif, (2) contrainte alimentaire liée au pâturage écologique, (3) contrainte de piétinement, (4) contrainte de hauteur d'herbe, (5) contraintes de proportion d'usages.

Encadré 4 : Caractéristiques du modèle en environnement hétérogène spatialisé implicitement

Echelles

Echelle spatiale : *exploitation*
Grain spatial : *usage agricole*
Horizon temporel : *10 ans*
Grain temporel : *1mois*

Système état-contrôle

Etats : *biomasse vivante, biomasse morte*
Contrôles : *proportion d'usages, chargement (période et intensité)*

Dynamique du couvert

Nombre d'usages : *3 (pâturage productif, pâturage écologique fauche)*

Dynamique des limicoles

Nombre d'espèces : *2*
Nombre de classes d'âge : *3*
Stochasticité environnementale : *non*
Mouvement : *juvéniles et adultes, mouvements intelligents*

Viabilité

Contraintes : *proportion d'usages, alimentation, hauteur d'herbe et piétinement*

Indicateurs de performances

Ecologique *: tailles de populations*
Productif : *contribution de la prairie à l'alimentation du troupeau*
Flexibilité : *NA*

Environnement numérique

Dynamiques du couvert et des limicoles : *Scilab 4.1.2*

Multi dimensional assessment of a grassland based livestock farming system: trade-off between production and wildlife conservation

F. Teillard[1,2], R. Sabatier[1,2], L. Doyen[3] and M.Tichit[1,2]

[1] INRA, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France

[2] AgroParisTech, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France

[3] CNRS, UMR 5173 CERSP, MNHN, F-75005 Paris, France

Abstract – In European grassland landscapes, grazing and mowing play a key role for the maintenance of high quality habitats hosting important bird populations. As grasslands are also key resources for cattle feeding, there is a need to develop management strategies achieving a double objective of production and biodiversity conservation. The objective of this study was to determine the shape of the relationship between productive and ecological performances in grassland farms and to analyze the underlying mechanisms operating at field scale. We developed a dynamic model linking grassland management to bird population dynamics at the farm scale. The model was parameterized for two types of suckling farms corresponding to contrasting levels of grassland intensification and for two bird species of high conservation value. It includes a management decisional sub-system impacting the dynamics of grassland production and birds. At farm scale, management decisions formalize the proportion of the different management regimes in farm area. At field scale, they represent the timing and intensity of grazing and mowing controlling grassland production. Management decisions also have direct and indirect impacts on the dynamics of birds. Using a co-viability algorithm, management strategies are assessed on both productive and ecological performances and we draw the shape of the relationship between both performances in the two types of farms. At farm scale, results showed a convex trade-off between performances, with different shapes in intensive and extensive farms. Extensive farm had better ecological performances while intensive farms achieved higher productive performances. Improving bird population maintenance was less costly in extensive farms than in intensive ones. At field scale, the model predicted the timing and intensity of management regimes maximizing either productive or ecological performances. It showed that win-win situations never existed in any farm type as maximizing production involved an ecological cost and *vice versa*. These conflicting outcomes explained the trade-off at farm level. Nevertheless, the convex shape of the trade-off demonstrated that interactions arose between management regimes as the performance at farm scale was more than the weighted sum of the management regimes performances. We conclude that such interactions should be taken into account for designing land use strategies reconciling production and conservation in agro-landscapes.

Keywords: dynamic modelling; co-viability; grazing; mowing; farmland bird; biodiversity

2. Introduction

Over the last 50 years, agricultural intensification has been an important driver of biodiversity loss, with birds being particularly affected (McLaughlin and Mineau, 1995; Donald et al., 2001). It is however recognized that some farming practices such as grazing and mowing can play a key role for creating and maintaining suitable wildlife habitats in grasslands (WallisDeVries et al., 1998; Verdu et al., 2000; Donald et al., 2002). Since the early 90's, grassland farmers have been increasingly encouraged, mainly through agri-environment schemes, to adapt their management practices in order to promote biodiversity (Ovenden et al., 1998; Ottvall and Smith, 2006). Grasslands are thus expected to fulfil a twofold objective of production and conservation.

Grassland management for both production and conservation has mainly been studied at field scale, where these two objectives seem to be often conflicting (Plantureux et al., 2005). The balance between production and conservation values is determined by the timing, frequency and intensity of grazing or mowing regimes. For instance, several studies on grassland birds suggest that manipulation of livestock density is a key management tool for conservation (Norris et al., 1997; Salo, 2003; Tichit et al., 2007). A few studies also highlight that decreasing mowing frequency and postponing mowing dates can favour grassland birds (Kruk et al., 1996; Broyer, 2009). Underlying mechanisms linking management practices with bird life cycle operate through both direct and indirect effects (review in Durant et al., 2008b). Direct effects correspond to management practices damages e.g. nest or juvenile destruction through cattle trampling and mowing (Beintema, 1987; MacDonald and Bolton, 2008; Humbert et al., 2009; Schekkerman et al., 2009). Indirect effects correspond to the control of habitat quality by management practices e.g. suitable grass height during chick rearing (Tichit et al., 2007). A recent study assesses simultaneously both effects in grazed grasslands (Sabatier et al., 2010). It quantifies their relative importance in the trade-off between production and conservation values. However, this study focuses on grazed fields only and is limited to field scale.

To date there is a lack of studies addressing both effects at upper scale when mown fields are combined to grazed fields with varying intensities. The farm unit is the first scale at which both management practices are combined. From an agricultural point of view it clearly makes sense as a management and economical unit. One peculiarity is that management practices applied to the different fields are inter-related (Coleno and Duru, 1999; Martin et al., 2009b). From an ecological point of view, it is also a relevant scale. The presence of several fields, managed differently, enables to consider nesting and foraging habitat selection by birds which are important mechanisms of bird population dynamics due to their consequences on reproductive success (Berg, 1993). To our knowledge, a single study assessed both productive and ecological performances at farm scale (Jouven and Baumont, 2008). However,

interactions between different fields were only considered on the management dimension and not on the ecological one. Such simplification is not acceptable in the case of mobile species such as birds, as they are able to choose the most suitable fields at each step of their life cycle. Furthermore, if livestock production processes were modelled in a dynamical framework, processes related to biodiversity were modelled in a static framework. Such approach gives partial insights into the trade-off because the consequences of management practices on long term species trends are not taken into account.

The objective of this study was to draw the long term relationship between productive and ecological performances in grassland farms. We developed a dynamic model of a grassland farm, linking grassland production and the dynamics of two wader bird species with high conservation value. This model linked field and farm scales. We used the model to answer the following question: what are the underlying mechanisms explaining the shape of the relationship between productive and ecological performances at farm scale?

3. Model

Conceptual model

The model formalizes a suckling farm based on permanent grasslands which are the feeding resource of cattle and the breeding habitat of two wader species. The model encompasses a decision sub-system interacting with a biotechnical sub-system (Figure 16). The decision sub-system includes management decisions at farm and field scales. The biotechnical sub-system links the dynamics of grassland biomass and birds.

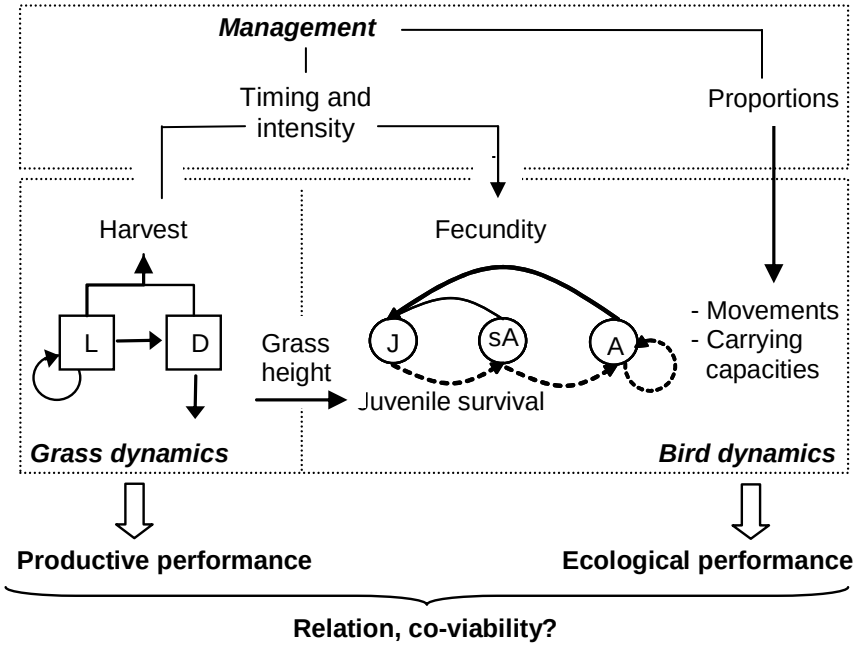


Figure 16 Conceptual model of the livestock farming system. Management decision involve (i) allocation of management regimes in farm area; (ii) timing and intensity of grazing or mowing. In the grass dynamics: L = live biomass, D = dead biomass. In the bird dynamics, J, sA and A stands for juveniles, sub-adults and adults, respectively; dashed arrows stand for survival and solid arrows for fecundity.

At farm scale, management decisions stands for the proportion of grazing and mowing allocated in the farm area. Such proportions influence annual grassland production, farm feeding self-sufficiency as well as the possibility for birds to move from unsuitable fields to more suitable fields just after hatching. At field scale, timing and intensity of grazing and mowing control the seasonal change over time of grassland production. They also directly impact the bird dynamics through nest damages reducing bird fecundity. Finally, they have indirect effects on the two bird species by modulating grass height throughout time, as grass height determines the quality of bird habitat and thus juvenile survival. Management decisions at both farm and field scale are thus driving forces of productive and ecological performances. Using the viability theory framework, (Aubin, 1991) we explore the relationship between these two performance criteria and reveal the management decisions leading to their co-viability. The co-viability approach looks for the decisions that maintain the suckling farm within some *a priori* limits, i.e. constraints, defining its productive and ecological sustainability.

All the parameter values are detailed in Tab. 9, Tab. S1 and Tab. S2 (respectively for farm properties, grass and bird dynamics).

Grassland farms and management decisions

The model considers a simplified farm territory where fields are shared between three management regimes: mowing (MOW), productive grazing (PG) and ecological grazing (EG). With mowing regime, the grass is cut once a year at the end of May in order to provide forage for the periods with insufficient grass growth. Productive grazing corresponds to high grazing intensities: maximizing the amount of grazed herbage without any ecological constraint on bird habitat quality. Ecological grazing corresponds to low intensity grazing, it includes ecological constraints aimed at generating a habitat of good quality for the two wader species. Once a year in January, the relative proportions of these three management regimes are allocated in the whole farm area. The *p(t)* vector stands for these proportions:

$$p(t) = \begin{pmatrix} p^{MOW}(t) \\ p^{PG}(t) \\ p^{EG}(t) \end{pmatrix} \quad (1)$$

Each month, a decision is made on the cattle density allocated to each type of grazing regime (PG and EG). The cattle density can not exceed the available biomass and at some periods of the year, the whole herd can not be fed with grazed herbage only. The harvested forage in mown fields is thus used for cattle supplementation when the grazed fields do not provide enough biomass, as well as for winter feeding in cowshed.

Two indicators are computed for productive performance at farm scale. The first one is called grassland production. It stands for the yearly sum of grazed herbage and harvested forage per ha.

$$Grassland\ \ production = \sum_{t=1}^{12}\left(p^{MOW}(t).C(B^{MOW}(t)) + \sum_{k=(EG,PG)} p^{k}(t).G^{k}(u^{k}(t),B^{k}(t)) \right) \qquad (2)$$

Where $C(B^{MOW}(t))$ is the harvested biomass per ha, with $B^{MOW}(t)$ being the biomass in mown grassland at time t (expressed in organic matter $g\ OM\ ha^{-1}$). Similarly, $G^{k}(u^{k}(t),B^{k}(t))$ ($k=EG,PG$) represents the grazed biomass per ha ($g\ OM\ ha^{-1}$). It depends on $u^{k}(t)$, the cattle density and $B^{k}(t)$, the grassland biomass in management regime k at time t.

The second indicator of productive performance is the feeding self-sufficiency which stands for the percentage of herd requirements provided by the grassland production during one year:

$$Feeding\ self\ \ sufficiency = 100 * \frac{Grassland\ \ production}{\sum_{t=1}^{12} q.u_{tot}} \qquad (3)$$

u_{tot} being the level of grassland intensification (expressed in livestock unit per ha $LU.ha^{-1}$) and q being the feed requirement in terms of biomass of one livestock unit on a monthly basis ($g\ OM\ month^{-1}$).

The model was calibrated to compare an intensive farm with an extensive one. Intensive farm was parameterized to represent the 10% of the most intensive farms in a data set of 67 farms from the Poitevin marsh (Tichit et al., 2006). Conversely, extensive farm represented the 10% of the most extensive ones of the same data set. Differences between intensive and extensive farms concern u_{tot} as well as the maximum cattle density in grazed fields. The value of both parameters and the different management regimes are summarized in Table 7.

Tableau 9 Characteristics of the two types of farms in terms of intensification of permanent grassland area and management regimes.

Farm Types	U_{tot} Permanent grassland intensification LU ha^{-1}	Management regimes		
		Ecological grazing max spring intensity LU ha^{-1}	Productive grazing max intensity LU ha^{-1}	Mowing
Extensive	0.84	0.5	1.5	End of May
Intensive	2.06	0.5	4.5	End of May

Grass dynamics in grazed and mown fields

In each field, grassland dynamics is modelled through a state-control approach (Clark and Mangel, 2000). For mass turnover and growth, the model is adapted from that of (Hutchings and Gordon, 2001). The grass biomass *B(t)* is partitioned into live and standing dead grass *($B_L(t)$, $B_D(t)$)* both expressed in organic matter (*g OM* m^{-2}). The grass dynamic controlled through grazing or mowing reads:

$$B^k(t+1) = A(t, B^k(t))B^k(t) - G(u(t), A(t)B^k(t)) \qquad for\ t = 0,1,...,T \ , k=EG, PG \tag{4}$$

$$B^{MOW}(t+1) = A(t, B^{MOW}(t))B^M(t) - C(t, A(t)B^{MOW}(t)) \qquad for\ t = 0,1,...,T \tag{5}$$

Matrix *A* encompasses the transition rates defining grass dynamics: growth, senescence and decay rates (see box S1 for details). Following (Tichit et al., 2007), we assume that grazing operates with a preference for live grass:

$$G(t) = \begin{cases} G_L(t) = \min(q.u, B_L(t)) \\ G_D(t) = q.u(t) - G_L(t) \end{cases} \tag{6}$$

In mown fields, harvest occurs only once a year at month t^C. Mowing leaves a residual grass biomass B^R. Therefore the harvested biomass in mown field reads:

$$C(t^C) = B(t) - B^R \tag{7}$$

$$C(t \neq t^C) = 0 \tag{8}$$

Bird dynamics

We model the dynamics of two wader species *Sp* – the lapwing (*Vanellus vanellus*) and the redshank (*Tringa totanus*) – with a staged structured matrix model (Caswell, 1989). The population of each species is described by a vector $N^k_{Sp,i}(t)$ encompassing the number of individuals in each age classes i (with i = *0,1,2,* for juveniles, sub-adults and adults respectively) in each of the three management regimes k (k = *MOW, PG, EP* for mowing, productive grazing and ecological grazing respectively). Thus at farm scale, the population for each species reads:

$$N_{Sp}(t) = (N^{MOW}_{Sp,0}(t), N^{MOW}_{Sp,1}(t), N^{MOW}_{Sp,2}(t), N^{PG}_{Sp,0}(t), N^{PG}_{Sp,1}(t), N^{PG}_{Sp,2}(t), N^{EG}_{Sp,0}(t), N^{EG}_{Sp,1}(t), N^{EG}_{Sp,2}(t))' \tag{9}$$

During the nesting period, the selection of nest site first occurs. Then fecundity is a function of cattle density *u(t)* or mowing event, which traduces the impact of nest trampling or destruction. During chick rearing period, the selection of foraging habitat first occurs. Then juvenile survival is a function of grass height *h(B(t))* generated by a given management regime. Wader dynamics from month *t* to month *t+1* reads:

$$N_{Sp}(t+1) = M_{Sp}(t, h(t), p(t), u(t), N_{Sp}(t))[S_{Sp}(t, h(t), p(t))N_{Sp}(t)] \quad (10)$$

where matrix *S* includes the habitat selection processes and matrix M_{Sp} the life cycle events occurring in the selected habitat. The structure of these transition matrixes is detailed in the next two sections.

Habitat selection

The model takes into account two types of movement that are considered crucial in the literature. Lapwing and redshank adults choose their nest site at the beginning of the breeding season (Galbraith, 1989; Berg et al., 1992; Thompson et al., 1994; Berg et al., 2002). Besides, wader species are nidifugous birds as juveniles leave nest soon after hatching to forage around it with their parents (Blomqvist and Johansson, 1995). During the month following hatching they can thus move from their birth field to another one.

We define $r^{kk'}(h, p)$ as the probability for an individual to move from an area with management regime *k* to an other area with management regime *k'*. It represents the probability for a reproductive individual that hatched or reproduced in management regime *k* at year t, to reproduce in management regime *k'* at year t+1. The same function also describes the probability for a juvenile that hatched in management regime *k* to forage in management regime *k'*. To model these movement probabilities, we use a function of habitat selection based on its quality (i.e. grass height) leading to a distribution close to an ideal free distribution (Houston, 2008):

$$r_{Sp}^{kk'}(h, p) = \frac{p^{k'} s_{Sp}(h^{k'})}{p^{MOW} s_{Sp}(h^{MOW}) + p^{PP} s_{Sp}(h^{PP}) + p^{EP} s_{Sp}(h^{EP})} \quad (11)$$

Where $s_{Sp}(h^k)$ the expected juvenile survival coefficient (detailed in next section) corresponding to the grass height h^k.

Life traits

During the nesting month t_{Sp}^*, the number of hatched eggs for an individual of class *i* in any management regime *k* is defined as follows:

$$F^{k}_{Sp,i}(t^{*}_{S},u) = \alpha\ \sigma\ f^{k}_{Sp,i}(u^{k}(t^{*}_{Sp})) \quad (12)$$

with α being the proportion of breeding females, σ the primary sex ratio and $f^{k}_{Sp,i}(u^{k}(t^{*}_{Sp}))$ the clutch size depending on cattle density or mowing event during the nesting month t^{*}_{Sp} (cattle density being null in mown fields, $u^{MOW}=0$). Several studies show that grazing intensity reduces the survival rate of eggs through combined effects of cattle density and grazing duration (Bareiss, 1986; Beintema, 1987; Paine et al., 1996). To integrate these trampling effects, we relied on the clutch size function $f^{k}_{Sp,i}(u^{k}(t^{*}_{Sp}))$ proposed by Sabatier et al. (2010) (see details in box S2). Nest destruction caused by mowing has also been documented (Labisky, 1957; Berg et al., 1992) even though no general model has been proposed to quantify these damages. We choose to integrate mowing nest damages through a parameter of egg destruction (m), being non null but constant if mowing occurs during nesting month. Therefore, clutch size reads:

$$f^{k}_{Sp,i}(t^{*}_{Sp}) = (1-m).f_{Sp,i}{}^{\max} \qquad \text{if } t^{*}=t^{C} \text{ and } k=MOW \quad (13)$$

with $f_{Sp,i}{}^{max}$ being the maximal fecundity without any management impact.

During the month following hatching, juvenile survival is affected by grass height that is a major driver of habitat quality through its impact on predation risk or food availability (Durant et al., 2008b). Therefore, management practices indirectly impact juvenile survival through grass heights. In any management regime, juvenile survival depends on a step function linking survival to the grass height $s(h^{k})$. s is maximal for within a range of grass heights and divided by four out of this range. Intra-specific competition on juvenile survival is modelled with a Beverton-Holt-like density dependence function with c being the strength of competition. Even though juvenile waders are nidifugous and are able to choose their foraging site, mortality can be important if foraging site is far from nesting site (Blomqvist and Johansson, 1995). Thus, we introduce coefficient d standing for movement induced mortality. Juvenile survival reads as follows:

$$S^{k}{}_{Sp}(t,h,N) = s_{Sp}(h^{k}).(1-d).\frac{1}{1+c.N^{k}_{Sp}} \quad (14)$$

Viability constraints

Viability constraints represent the limits within which the farming system should be maintained in the long term to prevent collapse either on the productive or ecological performance. The model thus includes productive and ecological constraints. As different sets

of constraints apply to each management regime, we define B^k, h^k, u^k and p^k (k = *MOW, EG, PG*) the biomass, grass height, cattle densities and proportion of the three management regimes.

At farm scale, a management constraint relative to herd size is defined:

$$\sum_{k=EG,PG} p^k(t)u^k(t) \leq u_{tot} \tag{15}$$

Several ecological constraints are defined. Still at farm scale, a first ecological constraint imposes to allocate a minimal proportion of ecological grazing (EG) in order to generate a certain amount of high quality habitat:

$$p^{EG}(t) > p^{EG}_{\min} \tag{16}$$

Two ecological constraints apply to ecological grazing only. These constraints bound ecological grazing such that it provides an optimal habitat for the two wader species while limiting trampling. The first constraint is related to egg survival and trampling mechanisms. To limit the impact of trampling on the egg survival rate over the egg incubation period, an upper threshold u^* is imposed on cattle density:

$$u^{EG}(t) \leq u^* \quad for\ t = t^* \tag{17}$$

The second constraint is related to grass height and reflects habitat quality for each species during the month following hatching ($t^{\#}$). It consists of minimal and maximal grass heights ensuring maximal survival rates for juveniles:

$$h_{\min} \leq h^{EG}(t) \leq h_{\max} \quad for\ t = t^{\#} \tag{18}$$

The last viability constraint is productive and concerns all grazing regimes. It is related to the satisfaction of cattle feeding requirements. Given a monthly biomass demand per livestock unit q, the feeding constraint is defined as follows:

$$q\ u^k(t) \leq \ B^k(t) - B_{\min} for\ k=(EG,PG) \tag{19}$$

with B_{min} being the minimal grass biomass below which cattle cannot graze.

Viability analysis

The identification of viable combinations of grass biomass *B (.)* and grazing intensity *u (.)* refers to the computation of the viability corridor *Viab(t)*. At time $t = t_0$ it reads:

$$Viab(t_0) = \left\{ \begin{array}{l} B(t_0) \ \mid \ \textit{there exists controls } u(t), p(t) \\ \textit{and states } B(t) \ \textit{starting from } B(t_0) \\ \textit{satisfying } (15),(16),(17),(18),(19) \ \textit{for any time } t = t_0,...,T \end{array} \right\} \quad (20)$$

Once the viability corridor has been found, we compute the viable grazing strategies *Uv* that verify the different constraints throughout time. Such *[u(t),B(t)]* exist as long as the state *B(t)* lies within the viability corridor *Viab(t)*. The set of viable grazing feedback at time *t* for a given viable grass state *B* reads:

$$U_V(t,B) = \left\{ (u,p) \left| \begin{array}{l} \textit{constraints } (15),(16),(17),(19) \ \textit{are verified} \\ \left(\begin{array}{l} A(t,B^{EG})B^{EG} - G(u^{EG},B^{EG}) \\ A(t,B^{PG})B^{PG} - G(u^{PG},B^{PG}) \\ A(t,B^{MOW})B^{MOW} - C(B^{MOW}) \end{array} \right) \in \ Viab(t+1) \end{array} \right. \right\} \quad (21)$$

Following De Lara and Doyen (2008), dynamic programming was applied for numerical approximation of viable grazing strategies. Such viable grazing strategies respected productive and ecological constraints over a period of T = 10 years. Among all the viable strategies, we selected those maximizing the amount of grazed herbage.

At farm scale, we tested several amount of ecological grazing $p_{\min}^{EG}$ in farm area (from 0% to 40% with a 5% step). The model then computed the relative proportions of productive grazing and mowing in the remaining area. It also computed cattle density sequences in productive grazing. Among the set of strategies respecting the viability constraints, it extracts that maximizing the grassland production indicator. For each combination of management regimes in farm area, the value of the different performance indicators were computed (grassland production, farm self-sufficiency and bird population sizes). For each farm type, two situations were particularly assessed: The land uses proportions leading to the best productive performances were called productive proportions and the land uses proportions maintaining bird populations were called co-viable proportions. All computations were performed using the Scilab 4.1.2 software (http://www.scilab.org; Scilab Consortium 2007).

4. Results

Production/conservation trade-off at farm scale

For various proportions of ecological grazing, the model revealed the whole trade-off between productive and ecological performances at farm scale (Figure 17). It was not possible to maximize both ecological and productive performances. A trade-off corresponding to a set of Pareto optimum states emerged, where any ecological improvement involved a production loss and vice versa. However, the trade-off was convex meaning that productive and ecological performances were always higher than the weighted sum of the management regime performances. The shape of the trade-off differed between intensive and extensive farms. Starting from a farm with optimal production performance (and with poor ecological performance), efforts to increase the ecological performance were less costly in extensive farms than in intensive ones. Achieving the maintenance of bird populations cost 6% of the total grassland production in extensive farms, and up to 22% in intensive farms.

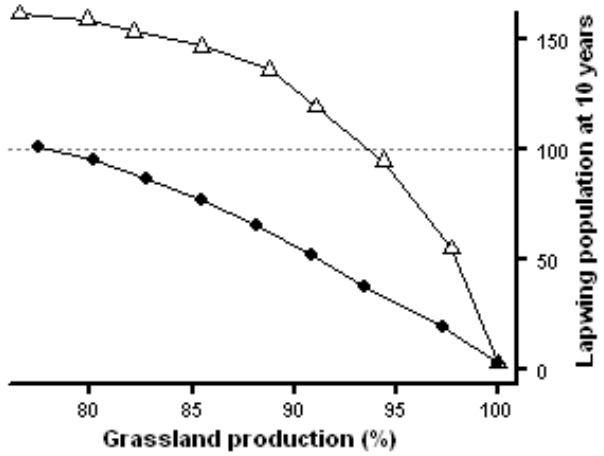


Figure 17 Trade off between grassland production and lapwing conservation in different farm types: intensive (filled circles) and extensive (empty triangles). Each point stands for a set proportion of ecological pasture. For each farm, grassland production was set to 100 when no area was allocated to ecological pasture. Initial lapwing population size = 100, dotted line.

At farm scale, when maximizing grassland production, *i.e.* productive proportions (Figure 18), no area was allocated to ecological grazing. The farm area was roughly equally allocated to mowing and productive grazing, with extensive farms having slightly more productive grazing than intensive farms. For both farm types, ecological performance was nearly nil with such “productive proportions” (Figure 17). In order to maintain bird populations, a given proportion of the farm area had to be allocated to ecological grazing. The proportions guaranteeing bird populations maintenance while maximizing grassland production were called co-viable proportions (Figure 18). Intensive farms had to allocate more area to ecological grazing in order to maintain bird populations (i.e. 40% of the farm area *vs.* 15% in extensive farms).

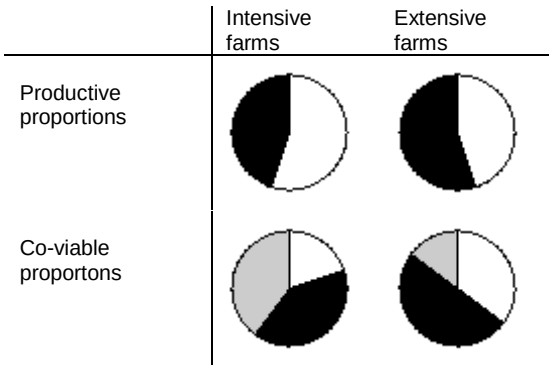


Figure 18 Proportion of the different management regimes in the two types of farms. White: mowing, black: productive grazing, grey: ecological grazing. Productive proportions maximize grassland production. Co-viable proportions maximize grassland production while maintaining bird populations

Productive performance

At farm level, the grassland production depended both on farm type and management regimes allocation (Figure 19a). With no ecological grazing, intensive farms produced around 30% more forage than extensive ones (4.50 and 3.32 $t.ha^{-1}year^{-1}$ for intensive and extensive farms, respectively). However, when farm area included a co-viable proportion of ecological grazing, intensive and extensive farms achieved similar yields (3.21 and 3.08 $t.ha^{-1}year^{-1}$, respectively). It was thus more costly to switch from productive proportions to co-viable proportions in intensive farm, as more area dedicated to ecological grazing was needed.

A striking difference between intensive and extensive farms concerned the feeding self-sufficiency ensured by grazed herbage and harvested forage. In extensive farm under both productive and co-viable proportions, the grassland provided almost 100% of the cattle requirements (Figure 19b). This result means that each year, the harvested forage on mown fields was sufficient to satisfy hay supplementation at pasture and winter feeding. Conversely, in intensive farms had lower self-sufficiency (<50%) and this percentage was impaired when ecological constraints were taken into account.

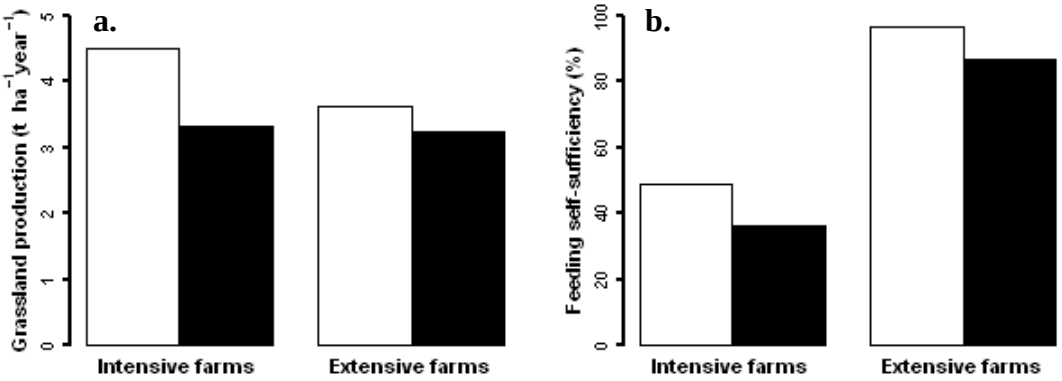


Figure 19 Productive performances of the two types of farms, with productive (white bars) or co-viable (black bars) proportions. (a) total grassland biomass production (amount of grazed herbage and harvested forage). (b) feeding self-sufficiency *(*percentage of annual herd requirements provided by grassland production).

Ecological performance

The proportion of ecological grazing in the farm was the key variable determining the trends of bird populations. Extensive farms had better ecological performance than intensive ones: for the same proportion of ecological grazing, bird populations had higher growth rates (Figure 20). For lapwings, in both types of farms, the absence of ecological grazing led to a strong decline in bird populations and to quasi-extinction after 10 years. In intensive farms, 40% of ecological grazing was needed to maintain lapwing population during ten years. However, the average growth rate was lower than 1.0, indicating a slightly decreasing population. A minimum of 45% of ecological grazing was necessary in intensive farms to ensure a positive growth rate of lapwing populations (result not shown).

For the same amount of ecological grazing, redshank populations were always bigger than that of lapwings in both farm types. Therefore, a smaller amount of ecological pasture was needed to maintain redshank populations. In intensive farm, only 20% of ecological pasture led to redshank population maintenance. In extensive farm, redshank populations were sustainable even without ecological pasture.

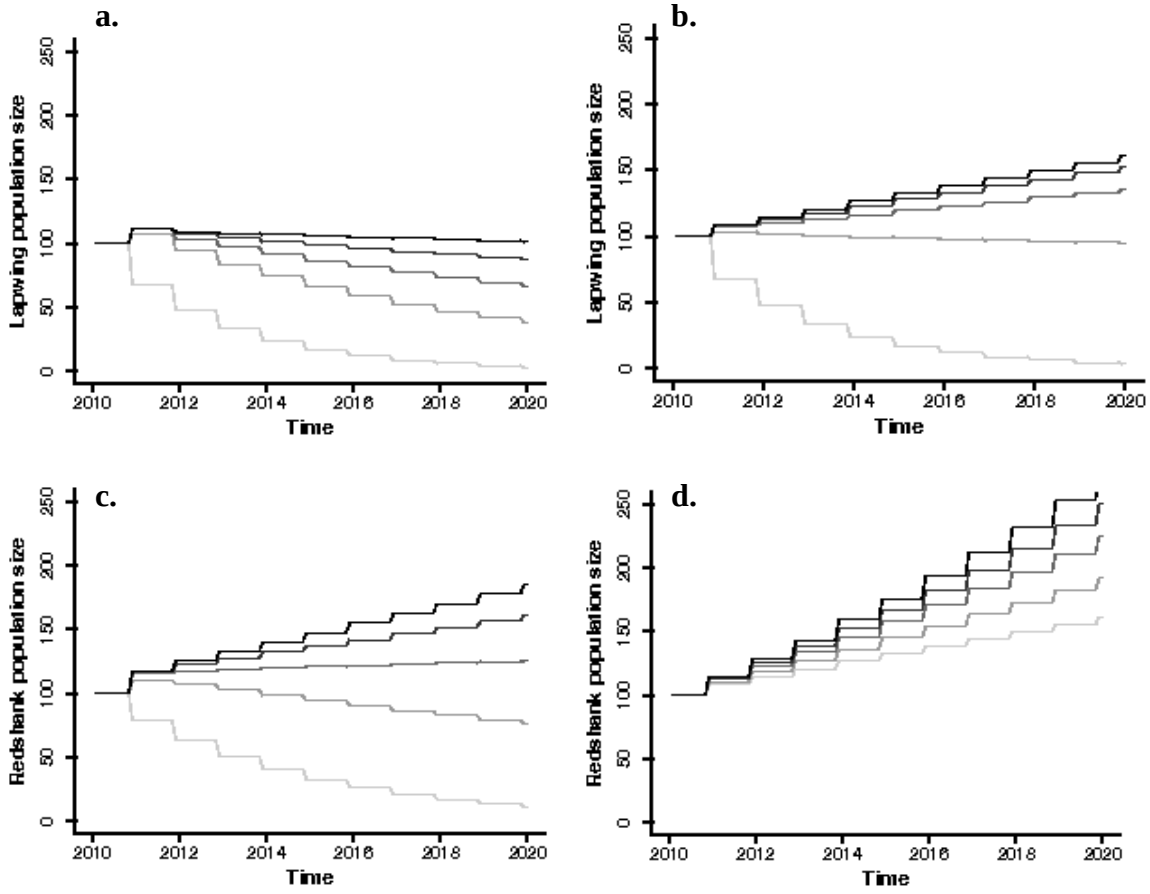


Figure 20 Bird population size after 10 years for different proportions of ecological grazing in the farm: 0% (brighter curve), 10%, 20%, 30%, 40% (darker curve). (a) and (c) intensive farm. (b) and (d) extensive farm.

Underlying mechanism at field scale

Productive performance of the management regimes

Variations of cattle intensities in productive grazing explained the differences in productive performance in the different farm types (Figure 21). In intensive farms, indoor wintering period was longer, as well as periods where hay supplementation reached 100% of herd requirements (*i.e.* when 0 LU.ha^{-1}). In these farms, the model also predicted higher cattle densities in mid-spring when grass growth was maximal (April and May). In extensive farms, cattle densities were much lower and more homogenously spread from March to August.

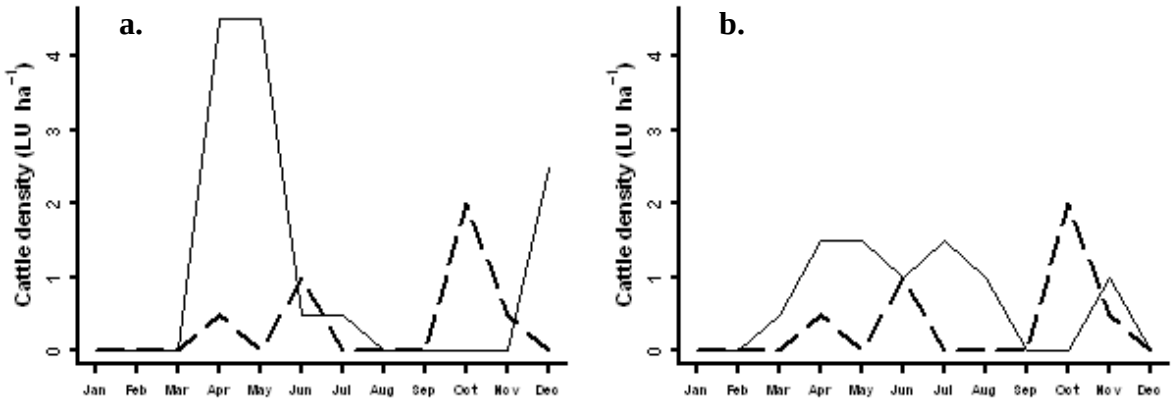


Figure 21 Monthly cattle density during one year in the two types of farms: (a) intensive and (b) extensive. The two grazing regimes are shown (full line: productive grazing, dashed line: ecological grazing).

These variations in cattle density sequences lead to different productive values (Figure 22). In intensive farms, the total amount of grazed herbage reached more than 4 t.ha^{-1}year^{-1} with productive gazing. This value was similar to the amount of hay harvested in mown fields of both farm types. In extensive farms, productive grazing led to a lower production, around 3 t.ha^{-1}year^{-1} of grazed herbage.

The model predicted that the cattle density sequence in ecological grazing did not differ between intensive and extensive farms (Figure 21). It combined three grazing periods: moderate cattle densities in autumn and low densities in early and late spring. Such combination generated optimal habitat for juvenile survival *i.e.* suitable grass heights, while limiting nest trampling during incubation period. Increase in ecological performance had a productive cost as 1.5 t.ha^{-1}year^{-1} of herbage only could be grazed with ecological grazing (Figure 22).

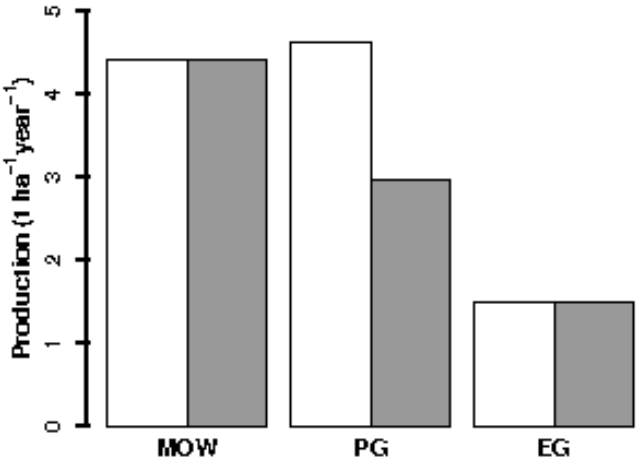


Figure 22 Amount of biomass harvested (MOW) or grazed (PG/EG), in intensive (white bars) and extensive (grey bars) farms.

Ecological performances of the management regimes

The management regimes had contrasted impacts on bird life traits (Table 10). As expected, ecological grazing provided the best habitat, where both species had the higher hatching success and juvenile survival. Mowing and productive grazing in intensive farms were the worst habitats for both species with the lowest reproductive success. High cattle densities and mowing occurring during incubating periods (April and May) damaged nests and generated unsuitable grass height (eliciting predation and low juvenile survival).

Tableau 10 Qualitative value of life traits for the two bird species in the different management regimes: MOW = mowing, PGi = productive grazing of intensive farms, PGe = productive grazing of extensive farms, EG = ecological grazing.

		MOW	PGi	PGe	EG
Lapwing	Hatching success	-	-	+	+
	Juvenile survival	-	-	-	+
	Reproductive success	**-**	**-**	**-**	**+**
Redshank	Hatching success	-	-	+	+
	Juvenile survival	-	-	+	+
	Reproductive success	**-**	**-**	**+**	**+**

In extensive farms, productive grazing showed contrasted effects according to life traits and species. Moderate cattle densities at nesting months led to reasonable nest trampling and hatching success for both species (see also Figure 21). However, productive grazing generated unsuitable grass heights to lapwings, causing low juvenile survival. Interestingly, these same grass heights were suitable to redshanks and its overall reproductive success was thus relatively high in productive grazing of extensive farms.

5. Discussion

We developed a dynamic model conceptualizing the link between management decisions and the dynamics of grassland production and two wader species in a suckling farm. At farm scale, it revealed a convex trade-off between productive and ecological performances. This trade-off differed according to farm intensification level. Farms with best productive performances caused bird extinction after 10 years. Improving ecological performance had a productive cost, which was lower in extensive farms than in intensive ones. At field scale, simulations revealed the underlying mechanisms involved in the trade-off. These mechanisms were related to the direct and indirect effects of management regimes. Management regimes maximising productive performance led to poor ecological performance and vice versa. However, the convex shape of the trade-off at farm scale meant that interaction aroused between management regimes, increasing the degree of freedom for the conciliation of both performances.

Implications for conservation in agro-landscapes

Our results suggest that strategies for combining production and conservation in agro-landscapes should consider the diversity of management intensities and their interactions. Green et al. (2005) proposed a conceptual model considering trade-offs between production and biodiversity in an agro-landscape managed with different strategies. However, the performances of landscapes composed with two management strategies were their average performances, thus assuming a linear trade-off and an absence of interaction among management strategies. Other authors have however pointed out the necessity to take into account interactions between management regimes (Vandermeer and Perfecto, 2005). As our results show a non-linear trade-off in the context of several management regimes, we bring evidence of such interactions. Besides, we show that for the same amount of optimal habitat (EG) within the farm, the overall intensity of the farm matrix had an effect on bird population maintenance. (Donald and Evans, 2006) suggested that restoring the agricultural matrix separating wildlife habitats could bring environmental benefits. However, a few studies have demonstrated effects of the surrounding habitats on wildlife species (see Devictor and Jiguet, 2007). Our model thus provides a quantification of such effects for grassland farms.

A viability approach of sustainability at farm scale

Our model is built under the viability theory. Viability theory is a backward approach that looks for the subset of viable management strategies in the whole set of possible ones. This framework does not imply any hierarchy between the different objectives of the system and considers the sets of feasible strategies rather than the unique optimum solution. It is

therefore a powerful tool to assess system sustainability. It has already been applied to sustainable management of renewable resources (Bene et al., 2001; Cury et al., 2005; Eisenack et al., 2006; Doyen et al., 2007; Martinet et al., 2007; Chapel et al., 2008) but also to livestock farming systems (Tichit et al., 2007; Baumgartner and Quaas, 2009). These two last studies focused on sustainability of livestock farming systems facing climatic uncertainties but did not take into account ecological performance of the system, thus addressing only partly the sustainability issue. Co-viability models have been developed to take into account ecological performances (Tichit et al., 2007; Sabatier et al., 2010) but they only focused on field scale. Our study generalizes these last models to the farm scale thus filling the gap between the farm and the field scale. The double scale viability framework developed here made it possible to fully integrate the multi-scale process of farming systems regarding both productive and ecological dimension.

Model predictions and field data

In the following section, we link several sources of data to our model predictions in order to answer two questions. Are the predictions of our model qualitatively consistent? The lack of data prevents from entirely verifying the model accuracy but we can qualitatively assess several of its outputs (Rykiel, 1996). Over the whole range of EG proportions tested in the model, which values correspond to actual farms of Poitevin marsh? We discuss the resulting model predictions in terms of ecological performances and co-viability.

We confront our model predictions with general ideas admitted in the literature. The predicted grazing intensity sequences in ecological grazing corresponded to an overall low intensity grazing, which is consistent with several empirical studies showing that both high cattle densities (Baines, 1988; 1989; Ottvall and Smith, 2006) and grassland abandonment (Baldi and Farago, 2007) are detrimental to birds. The population trends of lapwing and redshank showed different patterns for the same amount of ecological grazing, with redshank populations being always larger than that of lapwings in both farm types. These results are qualitatively congruent with trends reported for both species in France and the United Kingdom (Deceuninck, 2001; Wilson et al., 2005). This difference is explained by the fact that lapwings have lower breeder survival than redshanks inducing higher sensitivity to the amount of high quality habitat for this species.

Without ecological grazing, the productive proportion, maximizing grassland production, led to 55% mowing in the intensive farms and 45% in the extensive ones, the remaining area being allocated to productive grazing. The dataset from the Poitevin marsh provides the actual mowing proportions: 46% and 32% for intensive and extensive farms, respectively (Tichit et al., 2006). The model thus predicted similar differences between the two farm types

but over-estimated the area allocated to mowing (c. 10%) and consequently under-estimate grazing area. This discrepancy is due to the fact that our model optimizes grazing efficiency which is likely to reduce the area allocated to grazing. Farmers from the Poitevin marsh may not seek such grazing efficiency but rather seek flexibility in order to face environmental variability that is not integrated in our model. Lower grazing efficiency requires larger grazing area and lower mown area than predicted by our model.

In Poitevin marsh, an agri-environment scheme imposes a limit on grazing intensity with an upper threshold 1.4 LU/ha. This scheme is developed on less than 10% of the grassland areas (source: Agreste, French ministry of agriculture). Its uptake rate is low and compared to the ecological grazing sequence predicted by our model, the grazing intensity threshold does not seem to be able to guarantee low nest damages in spring and high habitat quality. In addition, the proportions of ecological grazing in intensive and extensive farms of the Poitevin Marsh correspond to the lowest range explored by the model (0% and 4%, respectively). Such low values are not surprising due to the low productivity of this management regime. Neither the amount of environmentally managed grasslands nor their management prescriptions currently make it possible to lead to co-viable production/conservation performances.

Limits and further developments

To our knowledge, the present model is the first viability based model integrating production process and assessing ecological outputs of the livestock farming system at field and farm scales. Several improvements could be developed to increase the consistency of model results, in both ecological and agricultural point of views.

Many studies have focused on modelling farming systems (Villalba et al. 2010; Coleno and Duru, 1999; Shalloo et al., 2004; Andrieu et al., 2007; Martin, 2009) but environmental aspects have only been recently integrated to these approaches (Rotz et al., 2005; Schils et al., 2007; Chardon, 2008; Vayssieres et al., 2009). Most of these models mainly focus on nitrogen leaching or greenhouse gas emissions and to our knowledge, a single model addresses biodiversity issues at farm scale (Jouven and Baumont, 2008). These authors conducted a multidimensional study of grassland based farming systems on both plant biodiversity and productive dimension. Similarly to our study, their results show a trade-off between production and conservation at farm scale. They also demonstrate that the trade-off depends on the level of farm intensification. However, ecological outputs were modelled with biodiversity score (plants) and such assessment brings limited information on the effects of management on species trends. With such approach, it may be difficult or even impossible to find out management strategies aimed at reversing biodiversity decline. Using a mechanistic dynamic model of population size, we could go beyond these limitations by quantifying

population trends as ecological indicators of management impact. Furthermore, the viability framework enables to reveal management strategies preventing the system collapse and thus gives insights into strategies aimed at reversing the decline.

The ecological component of our model makes an important step forward compared with former models. However the production component of our model could be improved in three main ways. Firstly, the animal component of the system could be modelled more explicitly; it would increase the relevancy of co-viability analysis as we could move to economical indicators based on both grassland and animal processes. Such improvement, already available in models of Romera et al. (2005) and Jouven (2006), would enable to assess the production system with an economical dimension. Secondly, grass dynamics could include climatic variability. At field scale, this climatic variability has already been integrated in the work of (Chapitre 2; Sabatier et al. in prep) which highlights the importance of management flexibility to cope with climatic variability. Such an improvement of our model would make it possible to address flexibility issues at farm scale. Thirdly, at farm scale, the main production indicator used was the total grassland production. No difference was made between grazed herbage and mown forage in terms of costs. Yet, the economical costs associated to these two management regimes are different. Limited cost is associated to grazing (e.g. mainly labour for moving cattle among fields). The use of mown forage involves labour and fuel consumption for its harvest as well as labour for supplementation or cowshed feeding. In intensive farms, half of the cattle feeding requirements were assumed to be obtained from other resources than grassland (concentrate, silage…). Such purchases are more costly than grassland based feeding. Assessment of economical performance at farm scale would thus require taking into account these other resources and their associated costs, in addition to hay and grazed grass. Besides, it could be relevant to include a quality component to the biomass, *i.e.* better nutritive value to early harvested biomass (Nocera et al., 2005; Borreani et al., 2007). Deeper insight into the agricultural components would make it possible to study the economical viability of the grassland farms.

Our model addressed two wader species of high conservation values rather than bird diversity. Due to their high position in trophic networks and their close connection with wet grasslands, wader species give good information about ecosystem health (Flint, 1998). We were able to link agricultural practices and the grass states to the life traits of the bird populations in a mechanistic model based on viability theory. Extending our modelling approach to the bird diversity is a challenging development. A prior task is to determine empirically the links between agriculture and the dynamics of bird communities instead of species, but this question remaining largely unanswered in literature (see however Devictor and Robert, 2009).

Our model considers several management regimes. Compared to field scale studies, it enabled to consider the interactions between management regimes on both productive and ecological aspects. But it did not take into account the spatial structure of the landscape. The spatial arrangement of management determines habitat heterogeneity which is a key variable for bird populations (review in Benton et al., 2003). For the same proportion of management regimes in the farm, increased levels of heterogeneity could increase ecological outputs with low productive costs. Spatial allocation of management is also important from an agricultural point of view. The landscape includes topographic or wetness constraints influencing the management regime allocation (Andrieu et al., 2007; Thenail et al., 2009). Moreover, the territory of grassland farms is often discontinuous in space and management regime allocations among fields can also have implications in terms of production (Martin et al., 2009a). Integrating spatial arrangement would imply taking into account several interacting farm territories. Such landscape scale would increase relevance for ecological performance assessment and for the design of conservation policies.

6. Conclusion

Our model is the first attempt to link dynamic modelling approaches at field and farm scale on both ecological and productive performance of a livestock farming system. Our results showed a convex trade-off between the two performances. This convex shape is due to interactions between management regimes with conflicting objectives. In accordance to this result, we argue that multi-objective grassland management should include spatial interactions on both ecological and productive performances of farming activities at farm and landscape scales.

Acknowledgements

This work was carried out with the financial support of the « ANR- Agence Nationale de la Recherche - The French National Research Agency » under the « SYSTERRA program - Ecosystems and Sustainable Development», project « ANR-08-STRA-007, FARMBIRD - Coviability models of FARMing and BIRD biodiversity».

7. References

Andrieu, N., Josien, E. and Duru, M., 2007. Relationships between diversity of grassland vegetation, field characteristics and land use management practices assessed at the farm level. Agriculture Ecosystems & Environment. 120, 359-369.

Baines, D., 1988. The effects of improvement of upland, marginal grasslands on the distribution and density of breeding wading birds (charadriiformes) in northern England Biological Conservation. 45, 221-236.

Baines, D., 1989. The effects of improvement of upland, marginal grasslands on the breeding success of lapwings Vanellus vanellus and other waders Ibis. 131, 497-506.

Baldi, A. and Farago, S., 2007. Long-term changes of farmland game populations in a post-socialist country (Hungary). Agriculture Ecosystems & Environment. 118, 307-311.

Bareiss, L.J., P. Schulz and F. Cuthery, 1986. Effects of short-duration and contunuous grazing on Bob-white and Wild Turkey nesting. Journal of Range Management. 39, 259-260.

Baumgartner, S. and Quaas, M.F., 2009. Ecological-economic viability as a criterion of strong sustainability under uncertainty. Ecological Economics. 68, 2008-2020.

Beintema, A.J., G.J.D.M, Muskens, 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grassland. Journal of Applied Ecology. 24, 743-758.

Bene, C., Doyen, L. and Gabay, D., 2001. A viability analysis for a bio-economic model. Ecological Economics. 36, 385-396.

Benton, T.G., Vickery, J.A. and Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology & Evolution. 18, 182-188.

Berg, A., 1993. Habitat selection by monogamous and polygamous lapwings on farmland - the importance of foraging habitats and suitable nest sitesArdea. 81, 99-105.

Berg, A., Jonsson, M., Lindberg, T. and Kallebrink, K.G., 2002. Population dynamics and reproduction of Northern Lapwings Vanellus vanellus in a meadow restoration area in central Sweden. Ibis. 144, E131-E140.

Berg, A., Lindberg, T. and Kallebrink, K.G., 1992. Hatching success of lapwings on farmland - differences between habitats and colonies of different sizes. Journal of Animal Ecology. 61, 469-476.

Blomqvist, D. and Johansson, O.C., 1995. Trade-offs in nest-site selection in coastal populations of lapwings Vanellus vanellus. Ibis. 137, 550-558.

Borreani, G., Giaccone, D., Mimosi, A. and Tabacco, E., 2007. Comparison of hay and haylage from permanent alpine meadows in winter dairy cow diets. Journal of Dairy Science. 90, 5643-5650.

Broyer, J., 2009. Whinchat Saxicola rubetra reproductive success according to hay cutting schedule and meadow passerine density in alluvial and upland meadows in France. Journal for Nature Conservation. 17, 160-167.

Caswell, H., 1989. Matrix population models, Sunderland MA, USA.

Chapel, L., Deffuant, G., Martin, S. and Mullon, C., 2008. Defining yield policies in a viability approach. Ecological Modelling. 212, 10-15.

Chardon, X., 2008. Evaluation environnementale des exploitations laitières par modélisation dynamique de leur fonctionnement et des flux de matière : développement et application du simulateur MELODIE. Ph.D. Thesis, AgroParisTech.

Clark, C.W. and Mangel, M., 2000. Dynamic state variable models in ecology: methods and applications, Oxford University Press, Nex York.

Coleno, F.C. and Duru, M., 1999. A model to find and test decision rules for turnout date and grazing area allocation for a dairy cow system in spring. Agricultural Systems. 61, 151-164.

Cury, P.M., Mullon, C., Garcia, S.M. and Shannon, L.J., 2005. Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. Ices Journal of Marine Science. 62, 577-584.

De Lara, M. and Doyen, L., 2008. Sustainable management of natural resources, Springer, Berlin.

Deceuninck, B., 2001. Breeding waders in France: populations, trends and distributions 1984–1996. Wader Study Group Bulletin. 95, 45-50.

Devictor, V. and Jiguet, F., 2007. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. Agriculture Ecosystems & Environment. 120, 179-184.

Devictor, V. and Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. Diversity and Distributions. 15, 122-130.

Donald, P.F. and Evans, A.D., 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. Journal of Applied Ecology. 43, 209-218.

Donald, P.F., Green, R.E. and Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 268, 25-29.

Donald, P.F., Pisano, G., Rayment, M.D. and Pain, D.J., 2002. The Common Agricultural Policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. Agriculture Ecosystems & Environment. 89, 167-182.

Doyen, L., De Lara, M., Ferraris, J. and Pelletier, D., 2007. Sustainability of exploited marine ecosystems through protected areas: A viability model and a coral reef case study. Ecological Modelling. 208, 353-366.

Durant, D., Tichit, M., Kerneis, E. and Fritz, H., 2008b. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. Biodiversity and Conservation. 17, 2275-2295.

Eisenack, K., Scheffran, J. and Kropp, J.P., 2006. Viability analysis of management frameworks for fisheries. Environmental Modeling & Assessment. 11, 69-79.

Flint, 1998. Waders as indicators of biological diversity. International Wader Studies. 10, 23.

Galbraith, H., 1989. Arrival and habitat use by lapwings Vanellus vanellus in the early breeding season. Ibis. 131, 377-388.

Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W. and Balmford, A., 2005. Farming and the fate of wild nature. Science. 307, 550-555.

Houston, A.I., 2008. Matching and ideal free distributions. Oikos. 117, 978-983.

Humbert, J.Y., Ghazoul, J. and Walter, T., 2009. Meadow harvesting techniques and their impacts on field fauna. Agriculture Ecosystems & Environment. 130, 1-8.

Hutchings, N.J. and Gordon, I.J., 2001. A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. Ecological Modelling. 136, 209-222.

Jouven, M., 2006. Quels équilibres entre production animale et utilisation durable des prairies dans les systèmes bovins allaitants herbagers. Une approche par modélistion des interactions conduite-troupeau-ressources. . Ph.D. Thesis, AgroParisTech.

Jouven, M. and Baumont, R., 2008. Simulating grassland utilization in beef suckler systems to investigate the trade-offs between production and floristic diversity. Agricultural Systems. 96, 260-272.

Kruk, M., Noordervliet, M.A.W. and terKeurs, W.J., 1996. Hatching dates of waders and mowing dates in intensively exploited grassland areas in different years. Biological Conservation. 77, 213-218.

Labisky, R.F., 1957. Relation of Hay Harvesting to Duck Nesting under a Refuge-Permittee System. The Journal of Wildlife Management. 21, 194-200.

MacDonald, M.A. and Bolton, M., 2008. Predation on wader nests in Europe. Ibis. 150, 54-73.

Martin, G., 2009. Analyse et conception de systèmes fourragers flexibles par modélisation systémique et simulation dynamique. Ph.D. Thesis, Université de Toulouse.

Martin, G., Cruz, P., Theau, J.P., Jouany, C., Fleury, P., Granger, S., Faivre, R., Balente, G., Lavorel, S. and Duru, M., 2009a. A multi-site study to classify semi-natural grassland types. Agriculture Ecosystems & Environment. 129, 508-515.

Martin, G., Hossard, L., Theau, J.P., Therond, O., Josien, E., Cruz, P., Rellier, J.P., Martin-Clouaire, R. and Duru, M., 2009b. Characterizing potential flexibility in grassland use. Apllication to the French Aubrac area. Agronomy for Sustainable Development. 29, 381-390.

Martinet, V., Thebaud, O. and Doyen, L., 2007. Defining viable recovery paths toward sustainable fisheries. Ecological Economics. 64, 411-422.

McLaughlin, A. and Mineau, P., 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. Agriculture Ecosystems & Environment. 55, 201-212.

Nocera, J.J., Parsons, G.J., Milton, G.R. and Fredeen, A.H., 2005. Compatibility of delayed cutting regime with bird breeding and hay nutritional quality. Agriculture Ecosystems & Environment. 107, 245-253.

Norris, K., Cook, T., Odowd, B. and Durdin, C., 1997. The density of redshank Tringa totanus breeding on the salt-marshes of the Wash in relation to habitat and its grazing management. Journal of Applied Ecology. 34, 999-1013.

Ottvall, R. and Smith, H.G., 2006. Effects of an agri-environment scheme on wader populations of coastal meadows of southern Sweden. Agriculture Ecosystems & Environment. 113, 264-271.

Ovenden, G.N., Swash, A.R.H. and Smallshire, D., 1998. Agri-environment schemes and their contribution to the conservation of biodiversity in England. Journal of Applied Ecology. 35, 955-960.

Paine, L., Undersander, D.J., Sample, D.W., Bartelt, G.A. and Schatteman, T.A., 1996. Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. Journal of Range Management. 49, 294-300.

Plantureux, S., Peeters, A. and McCracken, D., 2005. Biodiversity in intensive grasslands: effect of management, improvement and challenges, in Lillak, R., Viiralt, R., Linke, A. and Geherman, V. (Eds.), Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity.

Romera, A.J., Morris, S.T., Hodgson, J., Stirling, W.D. and Woodward, S.J.R., 2005. Comparison of haymaking strategies for cow-calf systems in the Salado Region of Argentina using a simulation model. 1. Effect of herbage mass at cutting and cow stocking rate under a rigid system of management. Grass and Forage Science. 60, 399-408.

Rotz, C.A., Buckmaster, D.R. and Comerford, J.W., 2005. A beef herd model for simulating feed intake, animal performance, and manure excretion in farm systems. Journal of Animal Science. 83, 231-242.

Rykiel, E.J., 1996. Testing ecological models: The meaning of validation. Ecological Modelling. 90, 229-244.

Sabatier, R., Doyen, L. and Tichit, M., 2010. Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. Ecological Modelling. 221, 1292-1300.

Sabatier, R., Doyen, L. and Tichit, M., Submitted. Action versus result-oriented schemes in a grassland agroecosystem: a dynamic modelling approach.

Salo, E., 2003. Effects of grazing intensity and temporal application of grazing treatments on nongame birds in north Dakota mixed-grass prairie. South Dakota State University. 103 p.

Schekkerman, H., Teunissen, W. and Oosterveld, E., 2009. Mortality of Black-tailed Godwit Limosa limosa and Northern Lapwing Vanellus vanellus chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. Journal of Ornithology. 150, 133-145.

Schils, R.L.M., de Haan, M.H.A., Hemmer, J.G.A., van den Pol-van Dasselaar, A., De Boer, J.A., Evers, A.G., Holshof, G., van Middelkoop, J.C. and Zom, R.L.G., 2007. DairyWise, a whole-farm dairy model. Journal of Dairy Science. 90, 5334-5346.

Shalloo, L., Dillon, P., Rath, M. and Wallace, M., 2004. Description and validation of the Moorepark Dairy System Model. Journal of Dairy Science. 87, 1945-1959.

Thenail, C., Joannon, A., Capitaine, M., Souchere, V., Mignolet, C., Schermann, N., Di Pietro, F., Pons, Y., Gaucherel, C., Viaud, V. and Baudry, J., 2009. The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. Agriculture Ecosystems & Environment. 131, 207-219.

Thompson, P.S., Baines, D., Coulson, J.C. and Longrigg, G., 1994. Age at first breeding, philopatry and breeding site fidelity in the Lapwing Vanellus vanellus. Ibis. 136, 474-484.

Tichit, M., Doyen, L., Lemel, J.Y., Renault, O. and Durant, D., 2007. A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. Ecological Modelling. 206, 277-293.

Tichit, M., Grené, P. and Léger, F., 2006. Management intensity and biodiversity conservation: Is farm size the key?, in Book of abstracts of the 57th Annual Meeting of European Association for Animal Production Antalya, Turkey.

Vandermeer, J. and Perfecto, I., 2005. The future of farming and conservation. Science. 308, 1257-1257.

Vayssieres, J., Guerrin, F., Paillat, J.M. and Lecomte, P., 2009. GAMEDE: A global activity model for evaluating the sustainability of dairy enterprises Part I - Whole-farm dynamic model. Agricultural Systems. 101, 128-138.

Verdu, J.R., Crespo, M.B. and Galante, E., 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. Biodiversity and Conservation. 9, 1707-1721.

Villalba, D., Ripoll, G., Ruiz, R. and Bernues, A., 2010. Long-term stochastic simulation of mountain beef cattle herds under diverse management strategies. Agricultural Systems. 103, 210-220.

WallisDeVries, M.F., Laca, E.A. and Demment, M.W., 1998. From feeding station to patch: scaling up food intake measurements in grazing cattle. Applied Animal Behaviour Science. 60, 301-315.

Wilson, A.M., Vickery, J.A., Brown, A., Langston, R.H.W., Smallshire, D., Wotton, S. and Vanhinsbergh, D., 2005. Changes in the numbers of breeding waders on lowland wet grasslands in England and Wales between 1982 and 2002. Bird Study. 52, 55-69.

8. Annexes

Box S1. Natural dynamics of the grassland sward

The natural grass dynamic reads:

$$B(t+1) = A(t, B(t))B(t)) \qquad for\ t = 0,1,\ldots,T \qquad \text{(S1.1)}$$

A encompasses the transition rates defining grass dynamics: growth, senescence and decay rates. It is specified as follow:

$$A(t,B) = \begin{pmatrix} \exp(-r_S(t)) + r_G(B,t) & 0 \\ 1 - \exp(-r_S(t)) & \exp(-r_D(t)) \end{pmatrix} \qquad \text{(S1.2)}$$

- $r_S(t)$ and $r_D(t)$ (month^{-1}) stand for senescence and decay rate coefficients.

- growth rate $r_G(B, t)$ (g OM month^{-1}) is the product of a potential growth rate $\gamma_1(t)$ (g m^{-2} month^{-1}), also time dependent, and the relative light interception by live mass based on Beer's law:

$$r_G(B,t) = \frac{\gamma_1(t)}{B_L + B_D}\left(1 - \exp\left(-\beta\mu\left(B_L + B_D\right)\right)\right) \qquad \text{(S1.3)}$$

where $\gamma_1(t)$ is the maximum possible per month increase in grass mass under ideal environmental conditions (i.e. without nitrogen or water limitation), β is an attenuation coefficient related to the angle of the sun and μ is a specific leaf area (m² gOM^{-1}).

Tab. S1. Parameter values in the sward dynamics model

	Parameter	Value
q	Cattle unit feed requirement (g Organic Matter.month^{-1}LU^{-1})	3.7 10^5
	Biomass and grass height (cm) relationship (r^2 = 0.98, n=15, p = 2.2 10^{-16})	*h = 0.08B*
B^R	Residual biomass after mowing (g Organic Matter)	62.5

Box S2. Fecundity function under trampling

Equations are based on Sabatier et al. (2010). The effect of one livestock unit on the daily survival rate of incubating eggs is η_i. Hence, for each species, lapwing or redshank, the egg survival rate over the whole incubation period x_i is assumed to depend on grazing intensity u and incubation length t_i^{inc} as follows:

$$x_i(u, t_i^{inc}) = \eta_i^{u.t_i^{inc}} \quad \text{(S2.1)}$$

Therefore, clutch size reads:

$$f_i(u) = x(u, t^{inc}).f_i^{\max} = \eta^{u.t_i^{inc}}.f_i^{\max} \quad \text{(S2.2)}$$

with f_i^{max} being the maximal fecundity without trampling.

Tab. S2. Parameter values in the sward dynamics model. L = lapwing, R = redshank.

	Parameter	Value	Reference
α	Proportion of breeding females	0.75	Otvall, 2004
σ	Sex-ratio	0.5	Otvall, 2004
$f_1^{\max}$	Sub-adult maximum clutch size	3.7	Ottvall, 2004
$f_2^{\max}$	Adult maximum clutch size	4.2	Ottvall, 2004
η	Daily nest survival for 1 LU.ha^{-1}	0.99	Beintema & Muskens, 1987
t^{inc}	Incubation time (days)	26	Kooiker, 1993
m	Mowing egg destruction	0.5	Labisky,1957
			Berg et al., 1992
s_1	Sub-adult survival	L: 0.6	Peach et al., 1994
		R: 0.7	Insley et al. 1997
s_2	Adult survival	L: 0.7	Peach et al., 1994
		R: 0.8	Insley et al. 1997
h_{min}	Minimal viable grass height (cm)	L: 0	Tichit, 2007
		R: 10	Durant et al. 2008a
h_{max}	Maximal viable grass height (cm)	L: 14	Tichit, 2007
		R: 20	Durant et al. 2008a
s_2*(suitable hab)*	Juvenile survival in viable grass height	L: 0.45	Tichit, 2007
		R: 0.35	
s_2*(unsuitable hab)*	Juvenile survival in non-viable grass height	L: 0.011	Tichit, 2007
		R: 0.0087	
c	Intra-specific competition coefficient	L: 0.001	Tichit, 2007
		R: 0.0007	
d	Juvenile mortality due to movement	0.2	Blomqvist and Johansson, 1995
t^*	Incubation month	L: April	Durant, 2008a
		R: May	
$t^{\#}$	Chick rearing month	L: May	Durant, 2008a
		R: June	

CHAPITRE 4

COMPLEXIFIER LA STRUCTURE DES PAYSAGES POUR FAVORISER LES MECANISMES DE COMPLEMENTARITE ENTRE USAGES AGRICOLES

1. Résumé

Le chapitre précédent a montré l'importance de la proportion des différents usages agricoles dans l'arbitrage entre production et conservation. Cet arbitrage se traduit par une frontière de Pareto[6] correspondant à un ensemble de situations pour lesquelles il n'est pas possible d'améliorer la performance écologique sans diminuer la performance productive et inversement. Cette frontière de Pareto peut être parcourue en modulant la proportion des différents usages agricoles. Pour autant les différents usages agricoles ne sont pas indépendants et il existe des mécanismes d'interaction entre les usages qui expliquent la concavité de la relation entre production et conservation. Par une première approche basée sur un modèle de métapopulation exploratoire intégrant deux usages agricoles (Tableau 11), la fauche et la pâture intensive (Sabatier et al. 2008, Annexe 2), j'ai montré une relation non monotone entre la proportion des deux habitats et la performance productive du paysage. Ce type de relation est caractéristique d'usages complémentaires tels que définis par Dunning et al. (1992). Les mécanismes de complémentarité sont dépendants de la capacité des oiseaux à utiliser les différents usages agricoles. Chez les limicoles, le stade juvénile est une période durant la quelle la mobilité des juvéniles leur permet d'explorer d'autres habitats que leur habitat de naissance (e.g. Redfern, 1982). Les poussins ne pouvant se déplacer que sur des distances limitées, leur capacité à utiliser différents habitats devrait être fortement dépendante de l'agencement spatial des différents usages. Il est alors probable qu'une modification de la structure du paysage modifie la relation entre production et conservation à l'échelle du paysage.

Tableau 11 Effets complémentaires de la fauche et de la pâture intensive sur les différents paramètres démographiques des oiseaux

Usage	Fécondité	Survie juvénile
Pâturage intensif	-	+
Fauche	+	-

Ce chapitre cherche à vérifier l'hypothèse suivante (Figure 23):

Complexifier la structure spatiale des paysages en augmentant leur hétérogénéité est un moyen d'améliorer l'arbitrage entre performances productive et écologique.

[6] Un état est dit optimal au sens de Pareto si partant de cet état il n'est pas possible de gagner sur une des dimensions sans perdre sur l'autre et inversement. Une frontière de Parteo est composée de l'ensemble des points Pareto optimum pour un système donné.

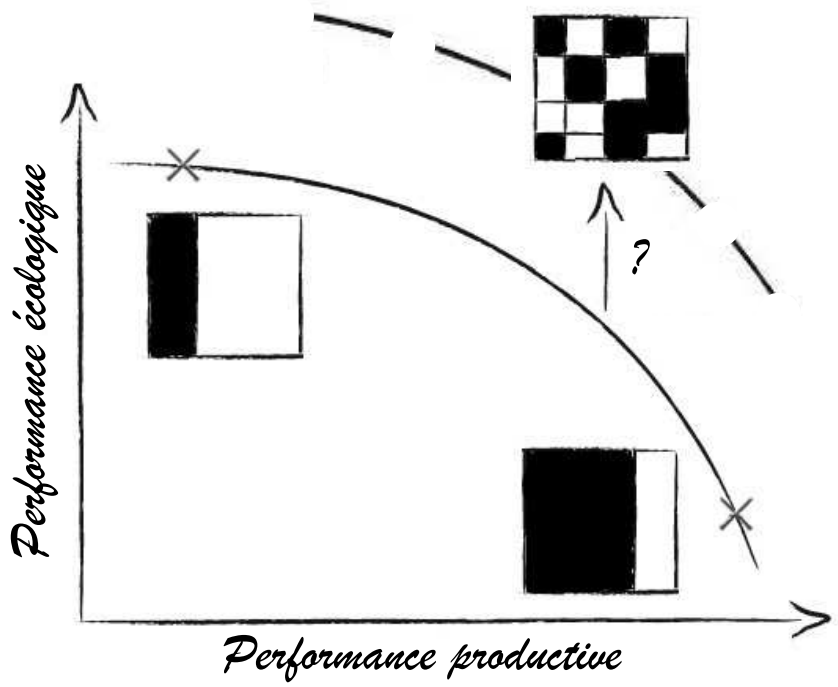


Figure 23 : Hypothèse d'un effet de l'agencement spatial des usages sur les performances écologique et productive à l'échelle du paysage.
La proportion des usages agricoles (deux usages : noir et blanc) implique un arbitrage entre performance productive et écologique, la structure du paysage serait un moyen d'augmenter la performance écologique sans perte de performance productive.

Pour ce faire, j'ai construit un modèle spatialement explicite des interactions entre production et conservation à l'échelle d'un paysage agricole (Figure 24, Encadré 5). A l'échelle parcellaire, le modèle inclut les effets directs et indirects de la fauche et de la pâture sur les dynamiques du vanneau huppé. A l'échelle du paysage, les juvéniles sont capables de mouvement intelligents vers les usages les plus favorables. Trois usages sont pris en compte, la fauche, la pâture écologique et la pâture productive. Tout d'abord, différents couples d'usages agricoles sont testés selon qu'ils se complètent ou se compensent (Encadré 1) afin de déterminer les effets relatifs de la proportion des usages et de leur agencement spatial sur les populations d'oiseaux. Puis les trois usages sont intégrés au sein de paysages virtuels afin de tracer la relation entre performance productive et écologique de l'agroécosystème.
Les résultats confirment que dans le cas d'usages complémentaires, la structure du paysage à un impact majeur sur les performances écologiques du système et que l'agencement des usages agricoles dans l'espace permet de dépasser la frontière de Pareto relative à la relation entre production et conservation. Des paysages ayant une structure complexe favorisent les mécanismes de complémentarité entre usages et permettent d'améliorer la performance écologique du paysage sans modifier sa performance productive. En cela, les résultats de ce chapitre confirment l'hypothèse présentée en Figure 23.

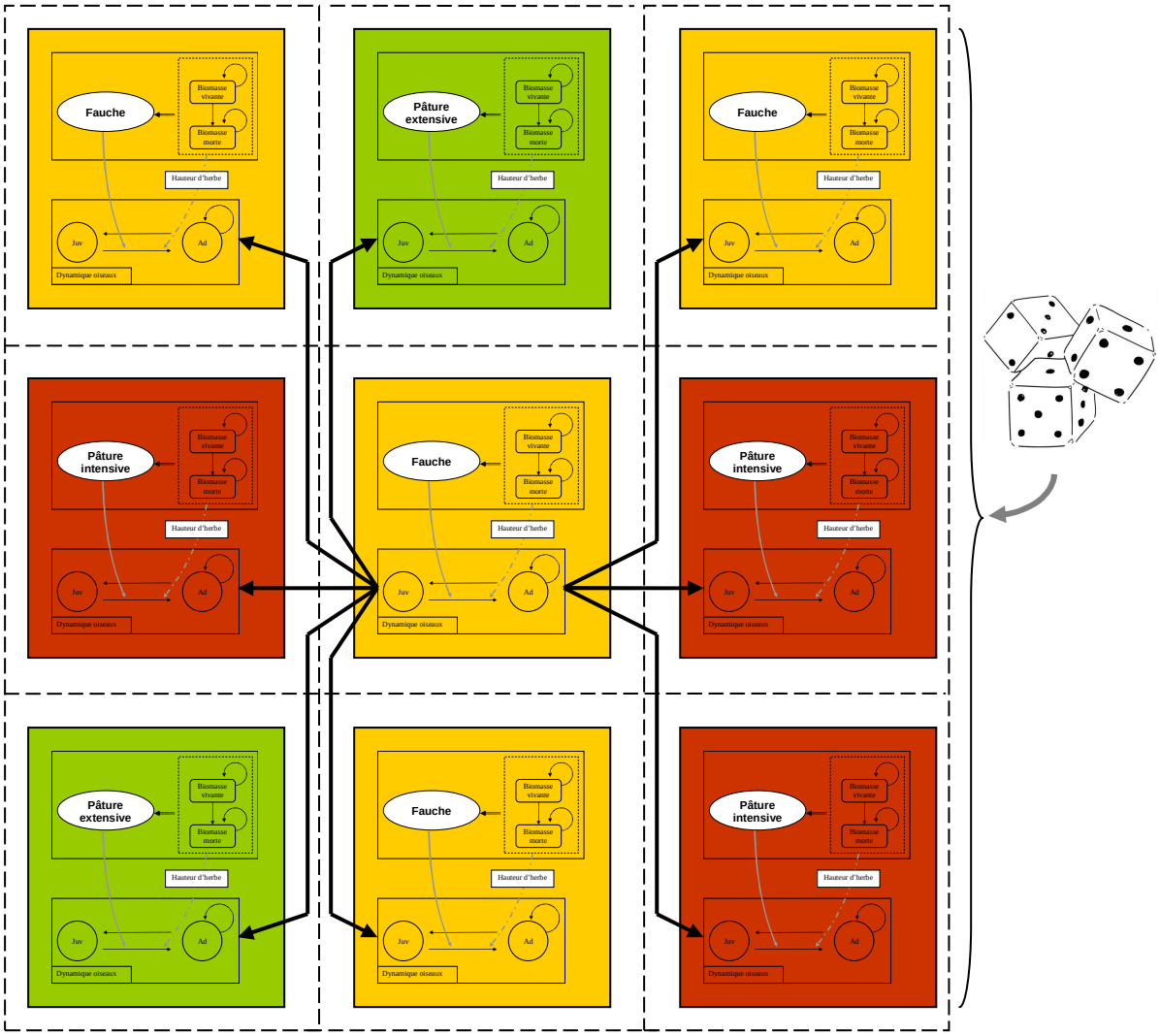


Figure 24 : Modèle d'interactions entre pratiques de pâturage et de fauche et dynamiques de limicoles à l'échelle de l'exploitation.
Les mouvements des oiseaux (pour une seule parcelle) sont représentés par des flèches noires épaisses. A chaque parcelle est alloué un des trois usages prédéfinis, au sein de chaque parcelle, les flèches pleines grises représentent les effets directs du piétinement / de la fauche, les flèches discontinues correspondent aux effets indirects. Les flèches noires correspondent aux dynamiques des limicoles et du couvert. Les doubles flèches noires représentent le prélèvement par le pâturage ou la fauche. Les paysages (proportion d'usages et agencement spatial) sont générés de manière aléatoire.

Encadré 5 : Caractéristiques du modèle en environnement hétérogène spatialisé explicitement

Echelles

Echelle spatiale : *paysage*
Grain spatial : *parcelle agricole*
Horizon temporel : *1 an*
Grain temporel : *1 mois*

Système état-contrôle

Etats : *biomasse vivante, biomasse morte, taille de population*
Contrôles : *chargement, paysages*

Dynamique du couvert

Nombre d'usages : *3 (pâturage productif, pâturage écologique, fauche)*

Dynamique des limicoles

Nombre d'espèces : *1*
Nombre de classes d'âge : *2*
Stochasticité environnementale : *non*
Mouvement : *juvéniles, mouvements intelligents*

Viabilité

Contraintes : *NA*

Indicateurs de performances

Ecologique *: tailles de populations*
Productif : *intensification du pâturage (UGB.jour/ha)*
Flexibilité : *NA*

Environnement numérique

Dynamiques de couvert et de population: *Scilab 4.1.2*
Génération des paysages : *R 2.10.1 ; Scilab 4.1.2*

RECONCILING PRODUCTION AND CONSERVATION IN AGRO-LANDSCAPES: DOES LANDSCAPE HETEROGENEITY HELP?

Rodolphe SABATIER [a, b], Luc DOYEN [c], Muriel TICHIT [a, b]

[a] INRA, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France
[b] AgroParisTech, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France
[c] CNRS, UMR 7204 CERSP, MNHN, F-75005 Paris, France
E-mail address: rodolphe.sabatier@agroparistech.fr (R. Sabatier).

Abstract — There is empirical evidence that the proportion of land uses and their spatial arrangement can affect the long-term dynamics of bird species in agro-landscape. The proportion of land uses has strong implications on the productive performance of farming systems, the spatial arrangement of land uses seems to be an important way to improve ecological performances at landscape scale with minor production loss. The objective of this study was to test whether the spatial arrangement of land uses can help to improve the trade-off between productive and ecological performances in a grassland agro-landscape. We focused on the conservation of lapwings (*Vanellus vanellus*) in grassland landscapes. We developed a spatially explicit dynamic model linking grass dynamics in grazed and mown fields to lapwing population dynamics at landscape scale. We tested contrasting landscapes composed of different land uses depending on whether they compensate or complement each other. Our results show that the proportion of land uses is the main driver of lapwing dynamics in landscapes made of compensatory land uses. However, in landscape made of complementary land uses, the spatial arrangement of land uses was also an important although secondary driver of bird population. Managing the spatial arrangement of land uses had thus strong implications on the trade-off between ecological and productive performances at the landscape scale. We finally discuss the importance of heterogeneity in conciliating production and biodiversity conservation in a practical point of view.

Key words: Landscape, Grazing, Mowing, Grassland, grassland birds, Heterogeneity, Model

1. Introduction

Agricultural intensification in Europe has resulted in a substantial decline in biodiversity (Donald et al. 2001; Donald et al. 2006). It has entailed changes in farming practices, such as increasing mechanization and generalized use of chemical inputs on a field scale, and other changes associated with landscape homogenisation, i.e. field enlargement, the standardization of practices, and the loss of semi-natural elements. This homogenization of agro-landscapes has reduced the availability of resources, which is the basic cause of biodiversity loss.

On the landscape scale, recent reviews highlight the importance of heterogeneity to reverse the decline of biodiversity in agricultural landscapes (Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005). Heterogeneity is a complex notion and has been defined in different ways (Sparrow 1999). Burel and Baudry (1999) see it as encompassing two landscape characteristics: the spatial arrangement of agricultural land uses and the proportions of the various land uses (i.e. the structure and composition of landscapes). Benton et al. (2003) and Tscharntke et al. (2005) point out the importance of landscape heterogeneity and complexity to host a diversity of species, but provide few details on the underlying mechanisms. Theoretical and empirical studies that emphasize the interactions between habitats propose various hypotheses linking landscape composition to biodiversity (Dunning et al. 1992; Andren et al. 1997). They distinguish between compensatory and complementary land uses, depending on the nature of the various habitats generated by each land use. These two types of mechanism were synthesized by Brotons et al. (2005) and are presented in Figure 25. The mechanism of compensation (Andren et al. 1997) corresponds to the case where one land use is favourable to a species while the other land use is unfavourable to it. The mechanism of complementation (Dunning et al. 1992) corresponds to the case where each of the two land uses is partially favourable to a species (e.g. each of them concerns a single stage in the life cycle). Several land uses are then necessary in the landscape to provide all the resources to a species. In such a context of complementary land uses, it is likely that along with the proportion of land uses, their spatial arrangement in the landscape strongly affects the mechanisms of complementation.

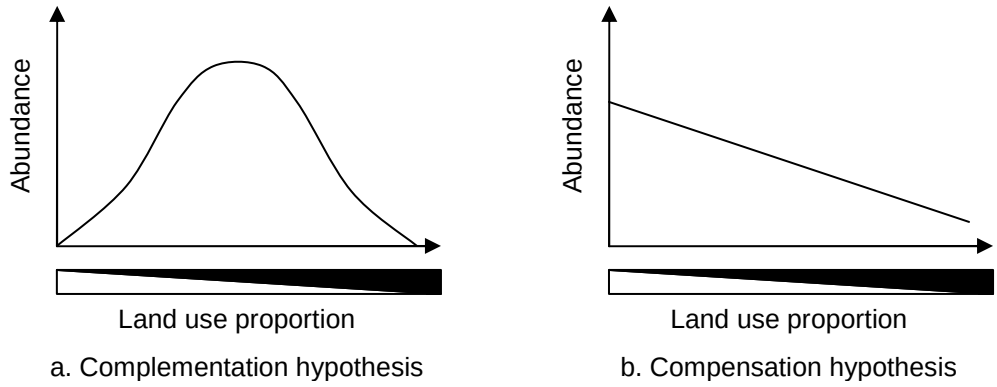


Figure 25 Effects of the proportion of agricultural land uses on abundance, under the hypothesis of complementation (a) or that of compensation (b) (after Brotons et al. 2005). Under the complementation hypothesis, each land use provides some of the resources and both habitats are needed to achieve the greatest abundance. Under compensation hypothesis, one of the two habitats is less favourable than the other and the greatest abundance is found in the most favourable habitat.

The hypothesis implicit in many studies on conservation in agricultural contexts has been that a favourable habitat (e.g. a field under an agri-environment scheme) offsets the effects of an unfavourable one (e.g. a field with conventional management) (Figure 25b). This approach is embodied in the model of Green et al. (2005) which contrasts intensive land use, detrimental to biodiversity, to extensive land use, favourable to biodiversity. The compensatory view also prevailed for a long time in conservation policies in agro-ecosystems. For example, Swiss agricultural policy imposes a minimum threshold of 7% of compensatory areas in agricultural landscapes (Albrecht et al. 2007). But apart from the composition of landscapes, their structure seems increasingly to be a major factor of the effects of agriculture on biodiversity. The heterogeneity of landscapes is consequently now being taken into account in conservation policies. This includes measures of mosaic management of habitats introduced in the Netherlands (Melman 2010), to protect the black-tailed godwit (*Limosa limosa*).

The proportion of land uses on a farm is an important driver of ecological performance but implies trade-offs with productive performance (Teillard et al. submitted, Chapter 3). In this context, acting on the spatial arrangement of land uses to increase the heterogeneity of landscapes without altering the proportion of land uses, could be an important lever for reconciling production and conservation in agro-landscapes by promoting mechanisms of complementation.

The objective of this study was to test the following two hypotheses:

1. *In a landscape composed of complementary land uses, the spatial arrangement of land uses strongly influences the ecological performance (Figure 26.a).*

2. *Making landscape structure more complex by increasing their heterogeneity is a way of improving the trade-off between ecological and productive performance (Figure 26. b).*

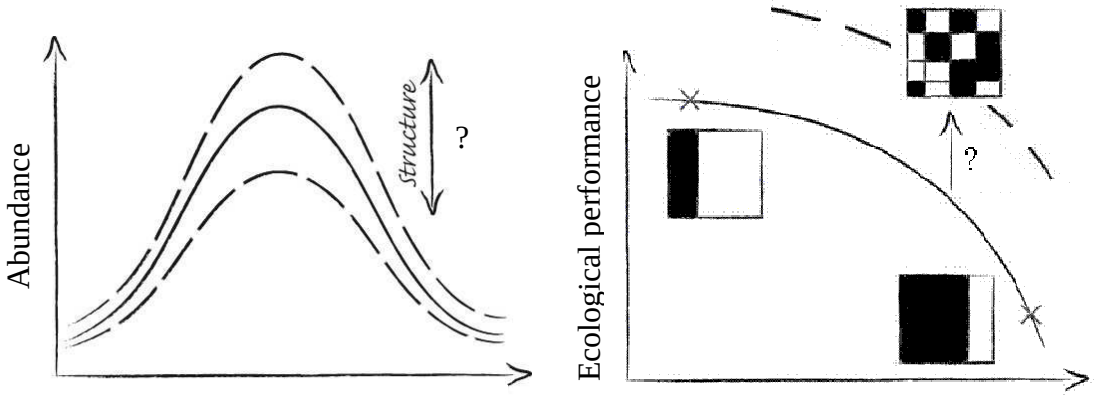


Figure 26 The two hypotheses tested in relation with landscape structure. Hypothesis 1 considers the relationship between the spatial arrangement of land uses and the ecological performance of a landscape composed of complementary land uses (a). Hypothesis 2 considers the role of spatial arrangement of land uses in improving the trade-off between productive and ecological performances (b).

To test these hypotheses, we developed a model that formalizes the interactions between agricultural land uses and ecological dynamics in a landscape consisting of permanent grasslands. The model simulates the effects, on the bird populations, of grassland landscapes defined by the proportion of different land uses and by their spatial arrangement. Each landscape is characterized by its performances: both ecological (population size) and productive (average grazed grassland production).

The model is calibrated on the case study of the conservation of the Lapwing (*Vanellus vanellus*) in wet grasslands of the French Atlantic coast (Marais Poitevin, 46°22' N, 1°25' W). These pastures are heavily anthropized agro-ecosystems. On the one hand, their maintenance depends on livestock farming, but on the other hand over-intensive management of grasslands is detrimental to biodiversity (Vickery et al. 2001, Sabatier et al. 2010, Chapter 1; Durant et al. 2008b). The lapwing is situated high up in the food chain, which makes it a good indicator of wet grassland ecosystems (Flint, 1998). It reproduces in grassland and its

life cycle is closely linked to the management practices and to the characteristics of landscapes (reviewed in Durant et al. 2008b; Sabatier et al. in prep Annex 1). As these birds nest on the ground, a large part of their life cycle depends on the direct and indirect effects of management practices at the field scale (Sabatier et al. 2010). Moreover, juveniles are nidifugous and can exploit the fields around those of their birth (Redfern 1982; Johansson and Blomqvist, 1996; Kruk et al., 1997). Their mobility between fields is an important mechanism in their population dynamics, in addition to the direct and indirect effects that take place at the field scale. The lapwing is therefore a good model for a multi-scale analysis of interactions between agricultural land uses and conservation.

2. Material and methods

Conceptual model

We developed a spatially explicit model that represents a grassland landscape made of different types of fields exploited for beef cattle farming. This agro-ecosystem is seen both as a feeding resource for cattle and as the habitat of the lapwing. The landscape is composed of K=64 fields, represented in a lattice grid of 64 square pixels of 4 ha. Given the real landscape, this can be considered as a reasonable approximation. The model included discrete time dynamics on a monthly time step with a two-year timeline. It links the grassland dynamics of a set of fields to the dynamics of a population of lapwings (Figure 27). Both dynamics are adapted from Sabatier et al. (2010, Chapter 1). The grassland dynamics sub-model simulates grass growth, controlled by grazing or mowing in each field. The bird sub-model simulates the dynamics of a lapwing population in response to the direct and indirect effects of grazing and mowing on bird demographic parameters. In grazed fields, grazing has a direct effect on the lapwing's average brood size due to the destruction of nests through trampling by cattle. It also has an indirect impact on the juvenile's survival because grass height determines habitat quality. In mowed fields, only grass height impacts on the juveniles' survival. The bird sub-model also includes the juveniles' movements between the various fields in the month following hatching.

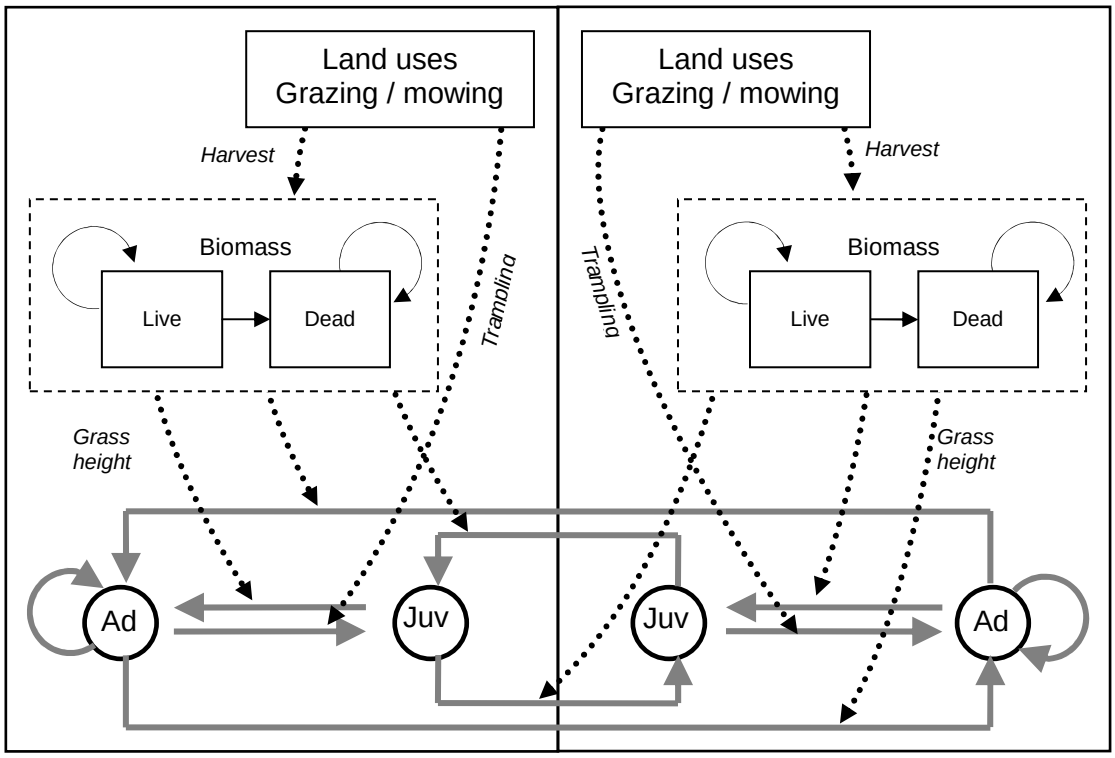


Figure 27 Conceptual diagram of the grassland landscape simplified to two fields. The grassland dynamics sub-model is divided into standing live and dead biomass and thin black arrows correspond to the grass dynamics. The bird sub-model is divided into Adults (Ad) and Juveniles (Juv) and the grey arrows correspond to the bird dynamics. The dotted arrows correspond to the direct and indirect effects of land uses on the bird dynamics.

Dynamics of grazed or mowed grasslands

The grassland dynamics is formalized in a matrix model. In each field k, the grass biomass $B_k(t)$ is represented in the form of a vector (live biomass, dead biomass) expressed in g of organic matter by m². It is related to the grass height by a linear function $h(B_k(t))$. In grazed pastures the dynamics is controlled by grazing:

$$B_k(t+1)=A(t,B_k(t))B_k(t)-G(u_k(t), B_k(t)\,A(t)))$$

where k is the number of the field and $A(t,B_k)$ is the transition matrix related to the natural dynamics of the grassland. This matrix varies with time. $G(u_k(t),B_k(t)\,A\,(t))$ is the harvesting function which depends on $B_k(t)$ and on $u_k(t)$, the cattle density in field k at time t. For further details on the grassland dynamics, see Sabatier et al. (2010, Chapter 1).

The grassland dynamics in mowed fields is denoted in much the same way:

$$B_k\,(t+1) = A(t,\, B_k\,(t))\, B_k(t) - C(B_k\,(t)\,A(t),\, t)$$

where *C* is the harvesting function by mowing. It corresponds to the total harvested biomass exceeding 5 cm in May.

Dynamics of the bird population

The lapwing dynamics model is a staged structured matrix model (Caswell 1989): juveniles (N^1) and adults (N^2). The birds are juveniles for a month and then become adults. The bird and grassland dynamics are linked by the parameters of fecundity, juvenile survival, and the movement functions (Fig. 3).

At the beginning of the year (March; t=3) the birds are spread out evenly across the area.

March (t=3)
$$\begin{cases} N_k^1(t+1) = 0 \\ N_k^2(t+1) = \frac{1}{K}\sum_{k=1}^{K} N_k^2(t) \end{cases}$$

Initial bird population ($N^2(0)=41$, $N^1(0)=0$) corresponds to the population densities observed in the study area (Durant et al. 2008a).

During the nesting period, i.e. April t=4, fecundity is a function of the cattle density ($u_k(t)$) which reflects the effect of trampling by cattle.

April (t=4)
$$\begin{cases} N_k^1(t+1) = F(t,u_k).N_k^2(t) \\ N_k^2(t+1) = N_k^2(t) \end{cases}$$

With $F(t,u_k)$ the number of juveniles per adult: $F(t,u_k) = \alpha.\sigma.f(u_k)$. With α being the proportion of reproductive females, σ the sex ratio, and $f(u_k)$ the size of the brood, which depends on the cattle density (u_k) during the nesting period.

In May (t=5), in the juveniles' rearing stage, a function formalizes their probability of movement between fields and juvenile survival. This probability of movement favours shifts towards fields with better quality habitat.

May (t=5)
$$\begin{cases} N_k^1(t+1) = 0 \\ N_k^2(t+1) = N_k^2(t) + \dfrac{\Phi\left(k, N_\bullet^1(t), B_\bullet(t)\right) s_1\left(h(B_k(t))\right)}{1 + c\left\{N_k^2(t) + \Phi\left(k, N_\bullet^1(t), B_\bullet(t)\right) s_1\left(h(B_k(t))\right)\right\}} \end{cases}$$

with Φ the movement function and $s_1(h(B_k(t)))$ *the* juvenile survival, which depends on grass height. $N_\bullet = \{N_k | k \in L\}$ and $B_\bullet = \{B_k | k \in L\}$, where L is the set of fields of the landscapes. Juvenile survival is impacted by intra-specific competition represented by a Beverton-Holt-type density dependence function where c represents the strength of the competition. The numerical value of this coefficient is obtained on the basis of a relationship linking the number of broods to grass height, established by Galbraith (1989). This relationship enables us to estimate a maximum number of theoretical broods and hence the carrying capacity of the area, which leads to an estimation of the density dependence coefficient used here.

The function Φ calculates the number of juveniles present in field k after movement. The function $\Phi\left(k, N_\bullet^1(t), B_\bullet(t)\right)$ is written as follows:

$$\Phi\left(k, N_\bullet^1(t), B_\bullet(t)\right) = N_k^1 + \sum_{i \in V_8(k)} \tau_{ik} N_i^1 - \sum_{i \in V_8(k)} \tau_{ki} N_k^1$$

where $V_8(k)$ is the set of eight fields adjacent to field k. $\tau_{mn}, (m,n) \in \{(i,k),(k,i)\}$ is the movement function reflecting the juveniles' preference for fields that offer better habitat quality. It is adapted from Akçakaya et al. (2004).

$$\tau_{mn} = \frac{1 - e^{-\Delta_{mn} s_1(h(B))}}{\sum_{i=1}^{8} 1 - e^{-\Delta_{mi} s_1(h(B))}} \qquad \text{if } \Delta_{mn} s_1(h(B)) \geq 0$$

$$\tau_{mn} = 0 \qquad \text{otherwise.}$$

With $\Delta_{mn} s_1(h(B)) = s_1(h(B_m)) - s_1(h(B_n))$

Adult survival does not depend on land uses. For sake of simplicity, annual survival (s_2) is applied to December (t=12):

December (t=12)
$$\begin{cases} N_k^1(t+1) = 0 \\ N_k^2(t+1) = s_2 . N_k^2(t) \end{cases}$$

Simulations

To test our two hypotheses, we simulated different types of landscape composed of pairs of complementary or compensatory land uses (Table 12). We then simulated more complex landscapes consisting of the three land uses in the pairs above. These three land uses (Figure 28) correspond to productive grazing (PG), ecological grazing (EG) and spring mowing combined with slight autumn grazing (M). The combination of a slight grazing in autumn with spring mowing generates fields with similar grass heights at the beginning of the year with the three different land uses. It thus makes it possible to avoid effects on the adults' choice of a nesting site.

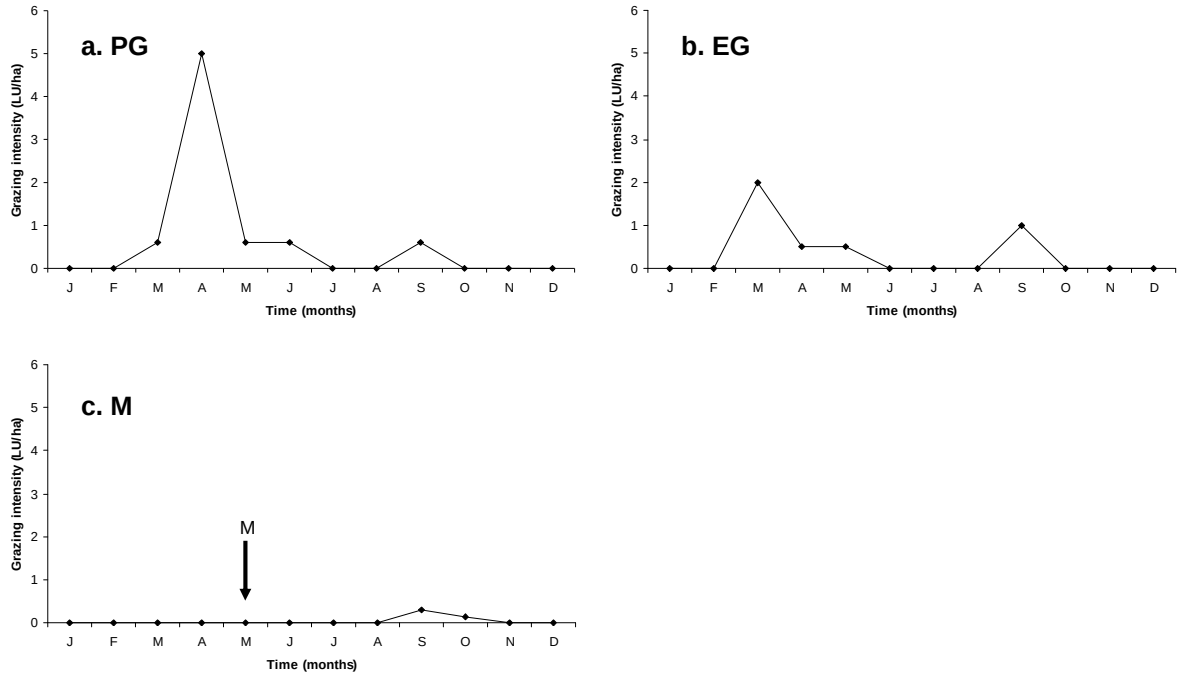


Figure 28 Agricultural land uses taken into account in the model. Productive grazing (PG), ecological grazing (EG) and spring mowing combined with autumn grazing (M). The black arrow indicates the mowing date.

Tableau 12 Different land uses taken into account in the model and their qualitative effects on the demographic parameters of birds

Landscapes	Land uses	Impact of land uses	
		Fecundity *(F)*	Survival (s_1)
Pair 1: complementary land uses	Mowing	+	-
	Productive grazing	-	+
Pair 2: compensatory land uses	Productive grazing	-	+
	Ecological grazing	+	+

For each pair (or threesome) of land uses, we simulate a set of agro-landscapes that present different proportions of land uses and different levels of clustering. To generate variable levels of clustering of land uses within agro-landscapes and therefore variable levels of complexity of the landscape structure, we used Neyman-Scott processes. A Neyman-Scott process is a punctual process built from a homogeneous Poisson process defining a set of "father' points which serve as centres for clusters of "son" points. Each cluster of "son" points is obtained by an unhomogeneous Poisson process centred on the "father" point on which it depends. For more details on Neyman-Scott processes, see Ripley (1977). The simulated landscapes were obtained using the R software, rNeymanScott function of the Spatstat package (Baddeley and Turner 2005).

Each simulated landscape is characterized by two indices: the proportion of different land uses (*p(PG)*, *p(EG)*, *p(M)*) and an index of landscape structures (I_S). This latter represents the total length of the interfaces between fields with different land uses.

$$I_S = \frac{1}{2}\sum_{k\in L}\sum_{i\in V_8(k)} 1_{\{\pi_k \neq \pi_i\}}$$

where $V_8(k)$ is the set of eight fields adjacent to field *k*. π_k is the land use of field *k* and $1_{\{\pi_k \neq \pi_i\}}$ is the characteristic function related to the event $\{\pi_k \neq \pi_i\}$, that is:

$$\begin{cases} 1_{\{\pi_k \neq \pi_i\}} = 1 \ \ if \ \ \pi_k \neq \pi_i \\ 1_{\{\pi_k \neq \pi_i\}} = 0 \ \ if \ \ \pi_k = \pi_i \end{cases}$$

For each landscape, the model calculates two performance indicators. The ecological performance indicator is the total lapwing population. The productive performance of agro-landscapes is obtained with a grazed grassland production index (*P*) that corresponds to the number of days for which feed for cattle is provided by grasslands. The higher this index, the greater the forage production of the landscape will be. It is expressed in livestock units.days per ha of grazed pastures (LU.days/ha):

$$P = {}^{1}\!\!\diagup\!\!{}_{S_{L'}} \sum_{k\in L'}\sum_{t=1}^{12} 30.u_k(t)$$

Where L' is the sub-set of grazed fields in the landscape and $S_{L'}$ is its surface area. A property of this index is that it is a linear function of the proportion of each grazed field. In other words, if the proportion of mowing *p(M)* is constant in the landscape, $P = a + b\ p(PG); (a,b) \in R^2;$

Pair 1: landscapes composed of mowing / productive grazing

These landscapes correspond to the case where the two land uses are complementary (Figure 25.a). Each land use is favourable to a different stage of the birds' life-cycle (Table 10). This pair of land uses enables us to test Hypothesis 1 (Figure 26.a).

Pair 2. Productive grazing / ecological grazing

These landscapes correspond to the case where the two land uses compensate for one another (Figure 25.b). This pair of land uses acts as a control for Hypothesis 1. There is no complementation between the land uses (Table 10) and we expect not to see any significant effect of the structure of the landscape on the bird populations.

For each of these first two pairs of land uses we simulated 38,100 landscapes, of which 37,000 were generated by the Neyman-Scott process and the other 1,100 were generated by

algorithms based on uniform laws. The use of two types of algorithm to generate landscapes enabled us to obtain a wider variety of landscape structure and thus wider levels of heterogeneity.

Landscapes characterized by three land uses

The landscape characterized by three land uses enabled us to test Hypothesis 2 (Figure 26.b.). We simulated 117,000 landscapes, of which 111,000 were generated by Neyman-Scott processes and the other 6,000 were generated by algorithms based on uniform laws. From this set of landscapes we extracted a sub-set (n=22,356) of landscapes that had a constant proportion of mowing, identical to that observed on the study site (39%; Sabatier 2008). Each landscape of this sub-set was characterized by its ecological and productive performances, by the proportion of the different land uses and by the landscape structure index.

3. Results

Landscape with two complementary land uses

Our simulations show a non-monotonous effect of the proportion of mowing on population sizes (Figure 29). The best population sizes were obtained for intermediate mowing proportions, which verify the theoretical graph in Figure 25.a. For a given mowing proportion (60% in the example in Figure 29), we however found a wide variance in the range of population sizes, especially for the intermediate mowing proportions. The residual variance of population sizes was then explained by the landscape structure. High levels of structure indices, and thus high complexity of spatial arrangement of land uses, favoured the bird populations. This result illustrated the importance of interfaces between different land uses when they generated complementary habitats for birds. It therefore confirms the hypothesis associated with the first pair of land uses, where over and above the proportion of different land uses, the landscape structure was an important determinant of bird populations in landscapes composed of complementary habitats.

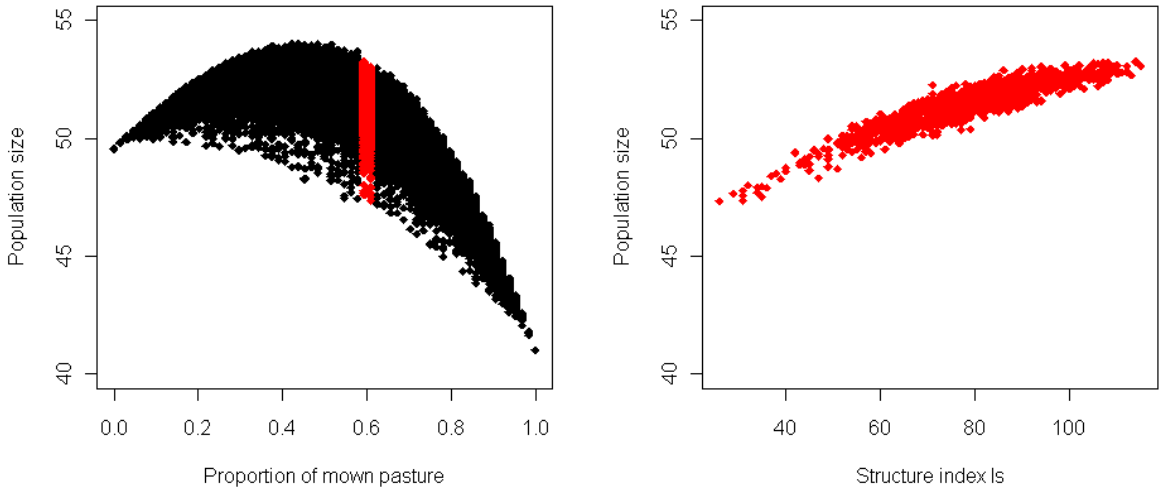


Figure 29 Effect land use proportion and landscape structure on the ecological performances of grassland landscapes in the case of landscapes made of two complementary land uses. The landscapes in red corresponded to landscapes composed of 60% (+/- 1%) of mowing M

Landscape with two compensatory land uses

Figure 30 shows the relationship between the proportion of differing land uses and the lapwing population. The variance of population sizes was explained by the proportion of land uses, and there was a linear relationship between the proportion of productive grasslands and the population sizes. For a constant land use proportion (60% of the productive pasture in the example in Figure 30) the landscape structure had no effect on the population sizes. By illustrating that without complementation between land uses the landscape structure had no effect on the ecological performance of the landscapes, these results supported Hypothesis 1.

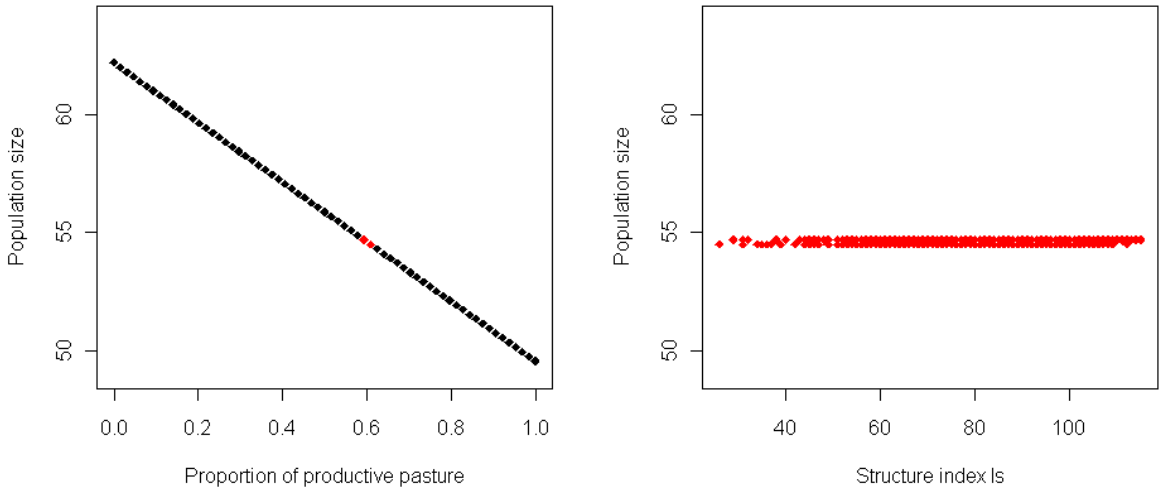


Figure 30 Effect land use proportion and landscape structure on the ecological performance of grassland landscapes in the case of landscapes composed of two compensatory land uses. The landscapes in red correspond to landscapes composed of 60% (+/- 1%) of productive pastures PG

Landscape with three land uses

In landscapes made of three land uses, a strong relationship existed between productive performance and ecological performance (Figure 31). The linear relationship between the grazed land uses proportion and the productive performance means that there is also a strong relationship between ecological performance and the proportion of the two types of grassland. There was nevertheless a large part of variance that was not explained by the proportion of land use. For a constant proportion of ecological pastures (e.g. 10%; +/- 1% in the example in Figure 31), this residual variance was strongly explained by the landscape structure. For a constant proportion of land uses, an increase in the complexity of spatial arrangement of land uses in the landscape was therefore a way of improving its ecological performance without losing on the productive dimension. This result confirmed Hypothesis 2.

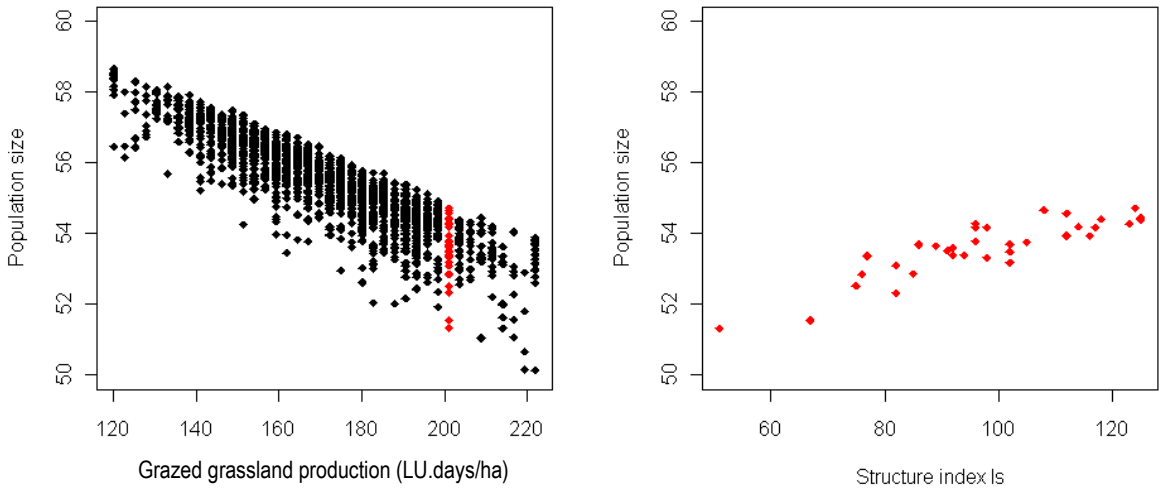


Figure 31 Effect land use proportion and landscape structure on the ecological and productive performance of grassland landscapes with three land uses. Mowing proportion is set to 39% (+/- 1%). The landscapes in red correspond to landscapes composed of 10% (+/- 1%) of ecological pasture EG. The grazed grassland production index had the property of being a linear function of the PG/EG ratio.

4. Discussion

Our results confirmed that the proportion of different land uses strongly determined trade-offs between production and conservation in grassland agro-landscapes. Along with the proportion of land uses, modifying their spatial arrangement could improve the trade-off between production and conservation, by facilitating mechanisms of complementation between land uses.

Without overall validation of the model, the outputs must not be considered as quantitatively exact predictions but rather as criteria of comparison of the simulated landscapes, for testing the hypotheses. The validation of this type of multi-scale model would require monitoring

data on the bird populations and farming practices, on the scale of a landscape. The spatial unit would have to be the field and the temporal unit a month, with a sufficiently long timeline to avoid effects linked to climate variability. It would thus be extremely difficult to obtain such data. Moreover, as our model focuses on the study of the effect of farming practices on bird dynamics, *ceteris paribus*, we have ignored certain significant effects for the birds in our study area, such as field wetness (Durant et al. 2008a) or source/sink mechanisms (Boileau et al. in press). In this respect, a comparison of the simulations with real data would not enable us to validate the model. Hence, this model is intended not to determine the exact levels of heterogeneity at which production and conservation can be reconciled, but rather to verify that the structure of the agro-landscape is indeed a lever to improve such reconciliation.

Our results confirm the importance of the structure of landscapes for reconciling agricultural production and biodiversity conservation in agro-landscapes. In this respect they are consistent with many recent studies in landscape ecology (e.g. Benton et al. 2003, Haslem and Bennet 2008). These studies generally highlight the heterogeneity of landscapes as a factor increasing the diversity of available habitats, thus allowing for an increase in species richness. By drawing on the case of complementary habitats we have shown here that apart from relations of the "a species = a habitat" type, it was possible to preserve species by means of a set of interacting sub-optimal habitats. Each habitat provides some of the resources needed, and mobility between habitats enables a species to obtain all the resources that it needs. These mechanisms have often been put forward to explain the role of intra-field heterogeneity, in the case of birds (Durant et al. 2008a; Arlettaz et al. 2009) or of arthropods, for example (Dennis et al. 1998). However, at inter-field level few studies have examined the mechanisms of complementarity. These mechanisms are mentioned by Benton et al. (2003) who highlight the importance of the proximity of sources of food for nidifugous birds. They were also the main subject of the work of Brotons et al. (2005) who statistically test this hypothesis in the case of grassland birds.

As agro-ecosystems have undergone profound change, the habitats that they offer are often only partially favourable to those species that thrive in agro-landscape. In this context, by favouring mechanisms of complementarity, an increase in the complexity of spatial structure could be a way of compensating for partial losses of resources in the various habitats concerned by agricultural intensification. The question that then arises concerns the scale on which this heterogeneity should be considered (intra- or inter-field). Relevant scale depends heavily on the species under consideration, and on its capacities for mobility. However, to date very few researchers have focused on both intra- and inter-field heterogeneity (although one example is Smith et al. 2004).

Apart from the levels of heterogeneity favourable to biodiversity, the question here is which spatial arrangement can be attained by farming systems. Agro-landscapes consist of several interacting farms, and in each farm the spatial arrangement of land uses stems from the interaction between the farmer's strategic objectives (Coleno and Duru 1998), the physical constraints of fields (Morlon and Benoit 1990), and environmental variations (market prices, climat…). Not all the levels of spatial arrangement of land uses in a landscape can be envisaged from an agronomic point of view.

Working on larger spatial scales means bringing together several actors to make and implement wildlife friendly management. Territorial management schemes such as the "mosaic management" implemented in the Netherlands (Schekkerman et al. 2008) are a way of generating levels of heterogeneity of agro-landscapes favourable to biodiversity. Today, the coordination tools developed under this measure have paved a promising way for facilitating synergies between farms (Melman 2010). In practice, however, the generalization of such measures raises two series of questions on the actors. First, which category of land managers (farmers and others) should be considered? It is important here to define a set of managers who are involved and hold full responsibility for a space that is continuous and coherent from an ecological point of view. Should the group be defined in relation to the most relevant ecological entity or should the entity be defined in relation to a coherent group of managers? The second question concerns the leader of the project. The idea here is to determine the stake holder linking land managers to institutions that the managers consider legitimate, so that the project can be promoted. Should the project leader be outside the group of managers, with a risk of losing legitimacy, as in the case of an environmental non-profit organization, or should he/she belong to this group, with the risk of favouring mechanisms of exclusion, as in the case of an agricultural cooperative, for example? Few studies have been undertaken on these questions. Their answers seem to depend strongly on local context.

5. Conclusion

Our results have shown that an increase in the complexity of the structure of agro-landscapes could be a lever to favour mechanisms of complementation between habitats. Playing on the spatial arrangement of land uses therefore seems to be an effective means of improving trade-offs between production and conservation in agro-landscapes. As many obstacles still hinder the introduction of schemes to generate levels of heterogeneity favourable to biodiversity, considerable efforts would have to be made to develop tools for coordinating different actors' efforts.

References

Albrecht M., Duelli P., Muller C., Kleijn D. and Schmid B. 2007. The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. Journal of Applied Ecology 44: 813-822.

Andren H., Delin A. and Seiler A. 1997. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. Oikos 80: 193-196.

Arlettaz R., Loset A., Maurer M., Menz M., Reichlin T., Weisshaupt N., Abadi F. and Schaub M. 2009. Bare soil as a staple commodity for declining ground-foraging insectivorous farmland birds. *In* Lowland farmland birds III: delivering solutions in an uncertain world, Leicester, UK.

Akcakaya H.R., Radeloff V.C., Mlandenoff D.J. and He H.S. 2004. Integrating landscape and metapopulation modeling approaches: Viability of the sharp-tailed grouse in a dynamic landscape. Conservation Biology 18: 526-537.

Baddeley A. and Turner R. 2005. spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. Journal of Statistical Software 12: 1-42.

Benton T.G., Vickery J.A. and Wilson J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology & Evolution 18: 182-188.

Boileau N., Delaporte P. and Bretagnolle V. in press. Population trends in a breeding wader community in western France. Waterbirds.

Brotons L., Wolff A., Paulus G. and Martin J.L. 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. Biological Conservation 124: 407-414.

Burel F. and Baudry J. 1999. Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications. Tec & Doc, Paris.

Caswell H. 1989. Matrix population models, Sunderland MA, USA.

Coleno F.C. and Duru M. 1998. Gestion de production en systèmes d'élevage utilisateurs d'herbe : une approche par atelier. Etudes et recherches sur les systèmes agraires et le développement 31: 45-61.

Dennis P., Young M.R. and Gordon I.J. 1998. Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. Ecological Entomology 23: 253-264.

Donald P.F., Green R.E. and Heath M.F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 268: 25-29.

Donald P.F., Sanderson F.J., Burfield I.J. and van Bommel F.P.J. 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. Agriculture Ecosystems & Environment 116: 189-196.

Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos, 65, 169-175.

Durant D., Tichit M., Kerneis E. and Fritz H. 2008b. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. Biodiversity and Conservation 17: 2275-2295.

Durant D., Tichit M., Fritz H. and Kerneis E. 2008a. Field occupancy by breeding lapwings *Vanellus vanellus* and redshanks *Tringa totanus* in agricultural wet grasslands. Agriculture Ecosystems & Environment 128: 146-150.

Flint, V. 1998, Waders as indicators of biological diversity. International Wader Studies, 10.

Galbraith H. 1989. Arrival and habitat use by Lapwing *Vanellus-vanellus* in the early breeding-season. Ibis 131: 377-388.

Green R.E., Cornell S.J., Scharlemann J.P.W. and Balmford A. 2005. Farming and the fate of wild nature. Science 307: 550-555.

Haslem, A. & Bennett, A. F. 2008. Birds in agricultural mosaics: The influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. Ecological Applications, 18, 185-196.

Johansson, O. C. & Blomqvist, D. (1996) Habitat selection and diet of lapwing Vanellus vanellus chicks on coastal farmland in SW Sweden. *Journal of Applied Ecology,* 33, 1030-1040.

Kruk, M., Noordervliet, M. A. W. & terKeurs, W. J. (1997) Survival of black-tailed godwit chicks Limosa limosa in intensively exploited grassland areas in The Netherlands. Biological Conservation, 80, 127-133.

Melman T.C.P. 2010. A web-based tool for tailor made management for meadow birds. *In* Agri-environment schemes - what have they achieved and where do we go from here?, Leicester.

Redfern C.P.F. 1982. Lapwing nest sites and chick mobility in relation to habitat. Bird Study 29: 201-208.

Ripley B.D. 1977. Modeling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological 39: 172-212.

Sabatier, R., Doyen, L. & Tichit, M. (2010) Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. Ecological Modelling, 221, 1292-1300.

Smith R.K., Jennings N.V., Robinson A. and Harris S. 2004. Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? Journal of Applied Ecology 41: 1092-1102.

Sparrow A.D. 1999. A heterogeneity of heterogeneities. Trends in Ecology & Evolution 14: 422-423.

Teillard, F., Sabatier, R., Doyen, L. & Tichit, M. (submitted) Multi dimensional assessment of a grassland based livestock farming system: trade-off between production and wildlife conservation.

Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter I. and Thies C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. Ecology Letters 8: 857-874.

Morlon P. and Benoit M. 1990. Methodology for farm field pattern study. Agronomie 10: 499-508.

Schekkerman H., Teunissen W. and Oosterveld E. 2008. The effect of 'mosaic management' on the demography of black-tailed godwit *Limosa limosa* on farmland. Journal of Applied Ecology 45: 1067-1075.

Vickery J.A., Tallowin J.R., Feber R.E., Asteraki E.J., Atkinson P.W., Fuller R.J. and Brown V.K. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. Journal of Applied Ecology 38: 647-664.

Discussion générale

1. Une double fonction de production et de conservation pour les paysages agricoles

Les premiers résultats de cette thèse ont mis en évidence l'importance de l'élevage pour générer les habitats favorables aux limicoles. En générant les niveaux de hauteur d'herbe et d'hétérogénéité du couvert recherchés par les oiseaux, le pâturage permet de créer les conditions favorables à l'alimentation et à la défense contre les prédateurs (e.g. Durant et al. 2008b, Buckingham et al. 2006). En revanche, à de trop fort niveaux d'intensité du pâturage, l'impact du piétinement sur les nids devient trop important pour pouvoir maintenir les populations. Il apparaît alors un arbitrage entre production et conservation (Chapitre 1). Des changements d'échelles, tant spatiaux que temporels augmentent les marges de manœuvre relatives à cet arbitrage. Ainsi des variations interannuelles des modes de gestion rendues possibles par des Mesures Agro-Environnementales à objectif de résultats permettent une ségrégation temporelle entre production et conservation (Chapitre 2). De la même manière, l'échelle de l'exploitation agricole permet de considérer différents usages agricoles spécialisés pour des fonctions de production ou de conservation (Chapitre 3). A l'échelle du paysage, au-delà de la proportion des usages agricoles, l'agencement spatial de ces usages apparaît comme levier pour la conciliation entre production et conservation (Chapitre 4). Bien que les changements d'échelles modifient la forme de la relation entre production et conservation, on constate toujours une impossibilité de maximiser simultanément les performances productives et écologiques. Quelle que soit l'échelle concernée, au-delà d'un certain seuil de performance, il n'existe plus de situation gagnant-gagnant et un arbitrage entre production et conservation émerge. Cet arbitrage se traduit par des frontières de Pareto bornant l'ensemble des possibles, similaires à celles mises en évidence dans d'autres agroécosystèmes à l'échelle de l'exploitation agricole (Jouven, 2006) comme à l'échelle du paysage (Groot, et al., 2007; Polasky, et al., 2005).

En se basant sur des courbes théoriques liant l'abondance au rendement (density-yield functions), Green et al. (2005) concluent que leur forme concave ou convexe conditionne les politiques spatiales de conservation en milieu agricole (Figure 32). Ces résultats ont fait l'objet de critiques car ils ignorent les interactions entre les différents usages agricoles (Vandermeer and Perfecto, 2005). En effet, en traçant la droite des moyennes pondérées des performances écologiques et productives pour représenter l'échelle du paysage, Green et al. (2005) supposent une absence d'interaction entre les différents usages, tant sur le plan productif qu'écologique. Or les interactions entre usages à l'échelle du paysage apparaissent comme des déterminants prépondérants de la relation entre production et conservation comme le montre la concavité de la relation à l'échelle de l'exploitation (Chapitre 3) ainsi que l'importance de l'agencement spatial des usages agricoles pour favoriser les mécanismes de complémentarité (Chapitre 4).

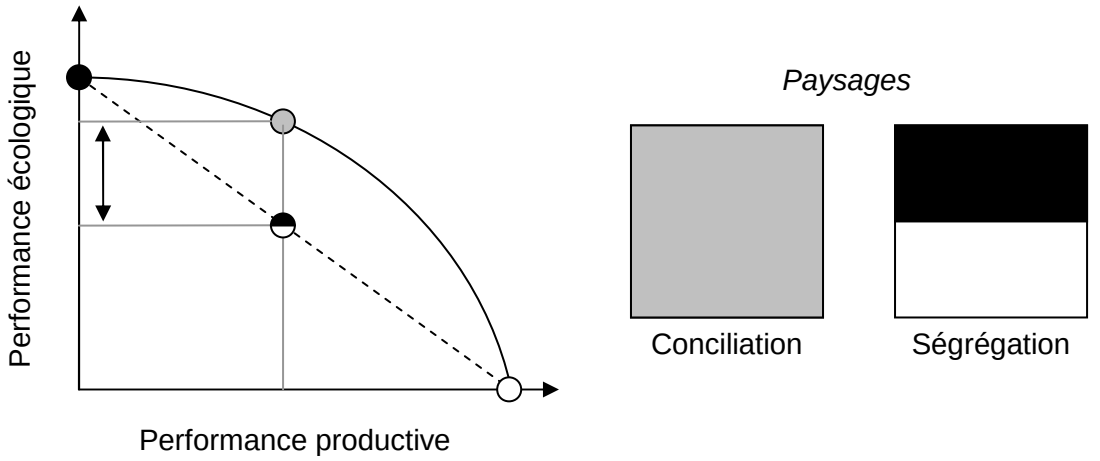


Figure 32: Density Yield function telle que définie par Green et al. (2005). Comparaison entre ségrégation et conciliation des objectifs de conservation et de production sur l'exemple d'une « density-yield function » concave. L'usage blanc est à vocation productive, l'usage noir est à vocation écologique, l'usage gris vise à concilier les deux objectifs sur un même espace. Les deux paysages correspondant aux stratégies de conciliation et de ségrégation sont présentés à droite.

L'importance de l'agencement spatial des usages est récemment devenue un sujet de recherche de premier plan. En s'appuyant sur des travaux réalisés à différentes échelles spatiales et temporelles, Benton et al. (2003) plaident pour un accroissement de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des modes de gestion dans les paysages agricoles pour enrayer le déclin de la biodiversité. Cependant les études qu'ils mentionnent sont généralement corrélatives et abordent peu les mécanismes sous-jacents. Tscharntke et al. (2005) sont allés plus loin en examinant l'importance de la complexité des paysages agricoles (agencement spatial des usages et présence d'éléments semi-naturels) sur la richesse spécifique. Ils montrent notamment, à partir des travaux de Roschewitz et al. (2005) que la structure du paysage a de plus forts impacts en paysages intensifs qu'en paysages extensifs. Toutefois, s'ils considèrent la capacité d'un paysage hétérogène à fournir une diversité de ressources comme un a priori positif, ces auteurs n'explicitent pas les mécanismes de complémentarité qui peuvent émerger d'une diversité d'habitats. Or ces mécanismes de complémentarité (Dunning, et al., 1992; Brotons, et al., 2005) ont un rôle potentiel fort dans le cas de paysages agricoles où les usages génèrent souvent des habitats de qualité sub-optimale ne fournissant qu'une partie des ressources. Dans cette thèse, j'apporte des éléments de quantification sur l'importance de l'hétérogénéité spatiale lorsque les habitats générés par les usages agricoles ne fournissent qu'une partie des ressources. Il ressort que l'hétérogénéité des paysages ne fournit pas seulement une diversité d'habitats chacun favorable à certaines espèces mais qu'elle permet via des mécanismes de complémentarité d'accueillir des espèces qui ne pourraient pas se maintenir dans un seul des habitats générés par les usages agricoles (Chapitre 4). Nombreux sont les usages agricoles qui ne sont pas

optimaux pour la biodiversité mais qui fournissent tout de même une partie des ressources, ou sont favorables une partie de l'année seulement.

L'importance des habitats sub-optimaux générés par les usages agricoles ne se limite pas aux mécanismes de complémentarité illustrés par le Chapitre 4. Ces habitats ont également une grande importance en tant qu'habitats alternatifs pour relier des populations spécialistes d'autres milieux et ainsi participer aux processus de recolonisation propres aux mécanismes de métapopulation (Perfecto et Vandermeer, 2010; Vandermeer et Perfecto, 2007). Prendre en compte de tels mécanismes demanderait de passer à des échelles encore supérieures à celles considérées dans cette thèse, tant sur le plan spatial que temporel.

2. A quelles échelles concilier production et conservation ?

La question de l'efficacité des Mesures Agro-Environnementales (MAE) a été posée dès le début des années 2000 (Kleijn, et al., 2001). Presque dix années plus tard, le constat reste le même (Le Roux, et al., 2008). Les auteurs de ce rapport montrent qu'en Europe (Suisse exclue), près des deux tiers des études réalisées concluent à une absence d'impact des MAE sur la biodiversité. Une des explications souvent avancées à ce phénomène tient aux disjonctions d'échelles entre processus écologiques et mise en œuvre des MAE. Rares sont les processus écologiques dont les échelles de temps et d'espace coïncident avec les échelles des MAE. En effet, dans la majeure partie des cas, les cahiers des charges des MAE sont définis à l'échelle de la parcelle et s'appuient sur des critères construits sur une base annuelle qui définissent des seuils à ne pas franchir (obligation de moyen). De tels cahiers des charges ne prennent pas en compte l'aspect pluriannuel des dynamiques écologiques ainsi que la variabilité climatique qui module aussi bien l'impact des modes de gestion sur les états du milieu que les dynamiques écologiques elles mêmes. Des mesures basées sur des objectifs de résultats peuvent alors être une solution pertinente pour prendre en compte ces besoins d'adaptation à la variabilité climatique et envisager la gestion de la biodiversité sur une base pluriannuelle.

Sur le plan spatial, les dynamiques écologiques sont impactées par des modes de gestion se combinant à des échelles dépassant largement celle de la parcelle agricole. Ceci est d'autant plus vrai pour les espèces mobiles et le cas des oiseaux ne peut pas être uniquement pensé à l'échelle de la parcelle, surtout dans l'optique de mesures à objectifs de résultats. Des MAE territoriales telles que la mesure de gestion de mosaïques d'habitats mise en place aux Pays-Bas (Schekkerman, et al., 2008) sont un moyen de générer des niveaux d'hétérogénéité des paysages agricoles favorables à la biodiversité. Passer à des échelles spatiales supérieures implique de réunir plusieurs acteurs et les outils de coordination développés dans le cadre de cette mesure ouvrent une voie prometteuse à ces coordinations (Melman, 2010).

La mise en place de mesures à objectifs de résultats à l'échelle du territoire pose un certain nombre de difficultés et demande des coordinations entre acteurs. Ce type de coordination a été réalisé avec succès en Suède dans le cadre de MAE visant la conservation de grands carnivores (Zabel et Holm-Muller, 2008). Cependant, le succès de cette mesure tient pour beaucoup au fait qu'elle concerne des espaces gérés collectivement. Cette mesure bénéficie de l'existence de groupes sociaux préexistant dans des territoires ayant une faible densité de population. Les compensations financières sont directement versées aux communautés villageoises qui décident des modalités de leur utilisation. L'entité administrative que représente le village est à la fois cohérente sur le plan administratif et sur le plan écologique et constitue une instance légitime auprès des éleveurs. Toutefois on peut s'interroger sur la transférabilité de telles mesures à d'autres contextes socio-politiques. En France par exemple se poserait la question de l'unité administrative de référence. La commune ne constitue pas l'échelle la plus pertinente car les territoires des exploitations agricoles sont fréquemment à cheval sur plusieurs communes et les territoires de ces communes recouvrent souvent plusieurs entités écologiques distinctes. L'échelle départementale est trop vaste et les échelles administratives intermédiaires (canton) n'ont pas de légitimité réelle auprès des acteurs. Des structures telles que les coopératives agricoles qui sont des entités bénéficiant d'une forte légitimité auprès des agriculteurs et relativement cohérentes sur le plan spatial pourraient constituer de bonnes alternatives. Dans des contextes différents, ces structures se sont révélées capables de gérer de manière efficace des questions d'allocation spatiale des usages agricoles (Hannachi et al. 2009). Dans cette étude concernant la coexistence du maïs génétiquement modifié et non génétiquement modifié, les agriculteurs membres des coopératives avaient un intérêt commun à éviter les mélanges entre les deux types de maïs. L'action collective autour de la conservation de la biodiversité en prairies humides peut paraître moins évidente mais l'exemple de la gestion du Râle de Genets (*Crex crex*) dans les basses vallées angevines montre que la biodiversité peut fédérer les éleveurs dès lors qu'ils acquièrent un statut d'expert et de médiateur (Le Guen et Sigwalt 1999) ou que la biodiversité devient un élément de valorisation de leurs productions agricoles (Billaudeau et Thareau 2008). Le développement de structures telles que les coopératives environnementales aux Pays-Bas (Renting et Ploeg, 2001), pouvant servir d'arènes pour la négociation et la coopération, semble alors un moyen de faire émerger des intérêts communs relatifs à la biodiversité. Dans un tel contexte, des modèles tels que ceux développés dans cette thèse peuvent jouer un rôle de catalyseurs de l'action collective en fournissant des bases de réflexion pour la construction de points de vue partagés entre différents acteurs (Sabatier et al. 2010 Annexe 3 ; Melman, 2010).

3. Quelle portée pour les résultats?

L'approche de modélisation que j'ai suivie se base sur des modèles volontairement simples. L'objectif est de limiter le système modélisé au système minimal pour répondre à la question posée. Ainsi, je n'ai par exemple pas pris en compte l'effet de l'hydromorphie des parcelles sur les paramètres démographiques des limicoles car le but de cette thèse était de tester l'effet des modes de gestion agricoles sur les populations d'oiseaux. La question qui se pose alors est celle de la précision des sorties des différents modèles. La validation globale de tels modèles est elle possible ? Les sorties de ces modèles ont elles une portée prédictive ? Ces modèles peuvent ils être utilisés pour la gestion ?

a. Limites

Les modèles développés dans cette thèse couplent un système agricole à un système écologique. En me focalisant principalement sur les liens entre ces deux systèmes, je n'ai pas cherché à développer une modélisation très fine de chacun des systèmes. Il en résulte plusieurs limites.

Sur le plan productif, deux aspects mériteraient d'être développés : les indicateurs de performance productive et la composante décisionnelle du système.

- Les indicateurs de performance productive sont centrés sur la production fourragère découlant du prélèvement de biomasse par la fauche et le pâturage et sur son effet sur l'alimentation du troupeau et sur l'autonomie fourragère de l'exploitation. Ces indicateurs traduisent la place de l'herbe dans l'alimentation du bétail. Ils sont interprétables en termes de coûts d'alimentation évités grâce au pâturage et à la fauche. De tels indicateurs ne donnent d'information que sur la production primaire. Développer un modèle d'ingestion animale permettrait de passer à des indicateurs de production secondaires tels que l'indicateur kg de viande autonome (Jouven 2006).
- Sur le plan de la décision, les modèles développés dans cette thèse sont assez succincts. L'utilisation d'approches de viabilité permet d'appréhender des ensembles de modes de gestion respectant des contraintes mais la question de l'intérêt de ces modes de gestion pour l'éleveur est largement dépendante de sa rationalité. Le choix des modes de gestion les plus intéressants pour l'éleveur au sein des ensembles de modes de gestion viables demanderait soit de d'enrichir la composante décisionnelle des modèles (voir section 5 de la discussion), soit d'analyser plus finement les sorties au regard des différents modes de gestion (voir section 4).

Sur le plan écologique, plusieurs points ont fait l'objet de simplification faute de données suffisamment précises.

- La relation entre hauteur d'herbe et survie juvénile a été définie par une fonction à seuil. La survie est supposée bonne dans une certaine plage de hauteur et mauvaise (i.e. pondérée par un facteur multiplicatif choisi arbitrairement) en dehors de cette plage. La plage de hauteur d'herbe correspond aux habitats sélectionnés de manière préférentielle par les limicoles (Durant et al. 2008a). Cette fonction a seuils a un rôle important sur les sorties quantitatives du modèle. Pour autant, l'utilisation d'une fonction continue ne changerait pas la forme générale des courbes produites. Par exemple, la relation entre performances productive et écologique en environnement homogène resterait non monotone bien que ne présentant plus de marche.
- La formalisation du mouvement des juvéniles dans le modèle reste théorique et traduit plus des hypothèses cohérentes vis-à-vis d'observation qualitatives que de réelles quantification des mouvements. La mise en place de suivis des familles lors de la phase d'élevage des jeunes entrainerait des protocoles très lourds et ce travail n'a pas été réalisé au cours de cette thèse. Cependant, des observations réalisées sur la zone d'étude ont montré que les familles semblaient se déplacer juste après la naissance vers des sites d'alimentation distants de quelques centaines de mètres puis adoptaient un comportement plus sédentaire (Lemel 2007).
- Les paramètres démographiques utilisés dans les modèles sont issus de la littérature et ne proviennent pas du marais Poitevin. Cette limite importante ne pourrait être dépassée qu'avec des suivis ornithologiques sur une longue période.

b. Validation

Une validation globale des modèles n'a pas pu être réalisée faute de données écologiques et agricoles complètes sur la zone d'étude et sur une longue période de temps. Il serait en effet très coûteux d'obtenir des données de suivis de pratiques agricoles, de structure de végétation et de population d'oiseaux à l'échelle du paysage avec un grain parcellaire et à l'échelle de la décennie avec un grain mensuel. Si le coût d'obtention des données relatif aux pratiques des éleveurs est assez faible, celui des données relatives à la végétation est très élevé (Barbottin, et al., 2010), on peut également s'attendre à un coût élevé pour des données de suivi de populations d'oiseaux.

Au-delà de la question des coûts, la validation de la composante écologique du modèle pose problème. Afin de ne considérer que les effets liés aux pratiques agricoles dans les prairies du marais Poitevin, les populations d'oiseaux ont été considérées comme des populations fermées. Or, les populations réelles ne peuvent pas être considérées comme fermées, d'autant plus dans le cas d'oiseaux migrateurs comme les limicoles. Les effectifs recensés à l'échelle du

paysage ne sont alors pas comparables aux populations modélisées puisque le modèle n'inclut pas les mécanismes de migration. Or ces mécanismes de migration semblent impacter fortement les populations de limicoles de la région (Boileau et al., in press). Pour autant, certains modules du modèle ont pu être validés soit par la bibliographie (fonction de piétinement, Chapitre 1) soit par des données de terrain (proportion de fauche dans les exploitations, Chapitre 3) permettant ainsi de vérifier qualitativement la cohérence des modèles. De plus la composante dynamique du couvert a fait l'objet d'une calibration complète et nous avons obtenu une RMSE similaire à celle obtenue par le modèle de Jouven (2006) pourtant plus complexe.

c. Généricité

Les modèles développés dans cette thèse concernent deux espèces de limicoles spécialistes des agroécosystèmes prairiaux. L'intérêt de ces deux espèces est double. A l'échelle de la parcelle ils sont sensibles aux effets directs et indirects des modes de gestion des prairies et la mobilité des juvéniles les rend sensibles aux interactions entre modes de gestion à l'échelle du paysage. En cela ils constituent de bons modèles d'étude des interactions entre production et conservation dans les agroécosystèmes prairiaux. Mais dans quelle mesure les résultats obtenus dans cette thèse peuvent-ils être généralisés à d'autres systèmes ? En considérant d'autres organismes spécialistes de milieux agricoles il est probable que les résultats quantitatifs soient fortement modifiés, cependant, chaque chapitre me semble apporter un résultat à portée relativement générique :

- ***Les meilleures performances écologiques sont atteintes aux niveaux intermédiaires d'intensité des usages agricoles.*** En effet, les espèces spécialistes des milieux agricoles sont dépendantes du maintien de ces milieux. Un niveau minimum de production est nécessaire pour les maintenir mais de trop forts niveaux d'intensité sont néfastes à la biodiversité. Ce type de résultats a également été montré sur la flore (e.g. Uematsu et al. 2010 ; Marriott et al. 2009) ou les insectes par exemple (e.g. Marini et al. 2009).
- ***Les mesures agroenvironnementales définies en objectifs de résultats améliorent la conciliation entre objectifs de production et de conservation.*** En effet, en relâchant les contraintes sur le système de production, de telle mesures rendent possibles des stratégies de gestion innovante. Matzdorf & Lorenz (2010) indiquent que ce potentiel d'innovation est fortement utilisé par les agriculteurs. Les agriculteurs se sentant plus impliqués s'investissent plus dans la gestion durable des prairies (Schwarz et al. 2008).

- ***Aux échelles supra-parcellaires, la proportion des différents usages agricoles est un levier majeur des arbitrages entre production et conservation.*** Les territoires sont composés d'un ensemble d'usages agricoles plus ou moins performants sur les plans productifs et écologiques. Ces usages sont en interaction tant sur le plan agricole que sur le plan écologique et les performances d'un paysage composé d'une diversité d'usages ne se résume pas à la moyenne des performances de chaque usage (Perfecto et Vandermeer, 2010; Vandermeer et Perfecto, 2007).
- ***L'agencement spatial des usages permet d'améliorer l'arbitrage entre production et conservation.*** La relation entre production et conservation n'est pas indépendante de l'agencement spatial des usages et une modification de la configuration spatiale permet d'améliorer la performance écologique moyennant de faibles coûts productifs (e.g. Polasky et al. 2005 ; Groot et al. 2007).

Mon approche de modélisation s'appuie sur des modèles mécanistes reliant les modes de gestion aux dynamiques écologiques. De tels modèles demandent une connaissance fine des relations entre agriculture et dynamiques écologiques des espèces prises en compte. Ils ont également été employés pour étudier les moyens de contrôle d'espèces envahissantes (Duru et al. 2008 ; Magda et al. 2004). Ces auteurs montrent en quoi leurs modèles, bien que développés pour des espèces précises, peuvent être généralisés à d'autres espèces ayant des comportements démographiques proches. Ces espèces restent cependant en nombre limité. Pour traiter des relations entre production et conservation sur des ensembles d'espèces pour lesquelles les liens entre pratiques agricoles et biodiversité sont moins bien documentés il sera vraisemblablement nécessaire de s'appuyer sur des relations empiriques établies grâce à des approches statistiques directement à l'échelle des communautés (Devictor et Robert, 2009).

d. Modèle de recherche ou modèle d'aide à la décision ?

Les modèles que j'ai développés n'ont pas fait l'objet de validation quantitative globale et par ailleurs, certains paramètres liés à la démographie des limicoles n'ont pas été calibrés à partir de données de la zone d'étude mais sont issus de la littérature. Leurs sorties sont donc à considérer avec précaution et ne peuvent pas être vues comme des prédictions quantitativement exactes des effets des modes de gestion sur les tailles de populations. Les sorties doivent être considérées de manière qualitative pour comparer différents modes de gestion et tester des hypothèses (Chapitre 2 ; Chapitre 4) ou pour définir la forme des relations entre les différentes performances (Chapitre 1 ; Chapitre 3). En cela ces modèles constituent des modèles de recherche et ne peuvent pas être utilisés en l'état comme des

outils d'aide à la décision. Pour autant, les résultats de cette thèse apportent des éléments de réflexion forts à des problématiques très appliquées de conciliation entre production et conservation.

4. La diversité, mécanisme central de la conciliation entre production et conservation.

a. L'arbitrage entre production et conservation résulte d'un choix de mode d'exploitation

Les paysages prairiaux sont constitués d'ensembles de parcelles sur lesquelles les éleveurs appliquent différents modes d'exploitation. Dans cette thèse, j'apporte une lecture écologique du concept de mode d'exploitation développé par les zootechniciens. Un mode d'exploitation est défini comme une succession raisonnée de périodes d'utilisation au cours de l'année, caractérisées chacune par un niveau et un mode de prélèvement de la biomasse herbagère (Béranger et Micol, 1981). Le choix pour l'éleveur d'affecter un mode d'exploitation à une parcelle dépend à la fois de sa stratégie d'alimentation, et de considérants « tactiques » liés à l'adéquation de ces choix stratégiques aux conditions du moment (climatiques en particulier) (Guerin et al, 1994). Le Chapitre 1 de cette thèse renvoie notamment à deux modes d'exploitation type (Figure 33).

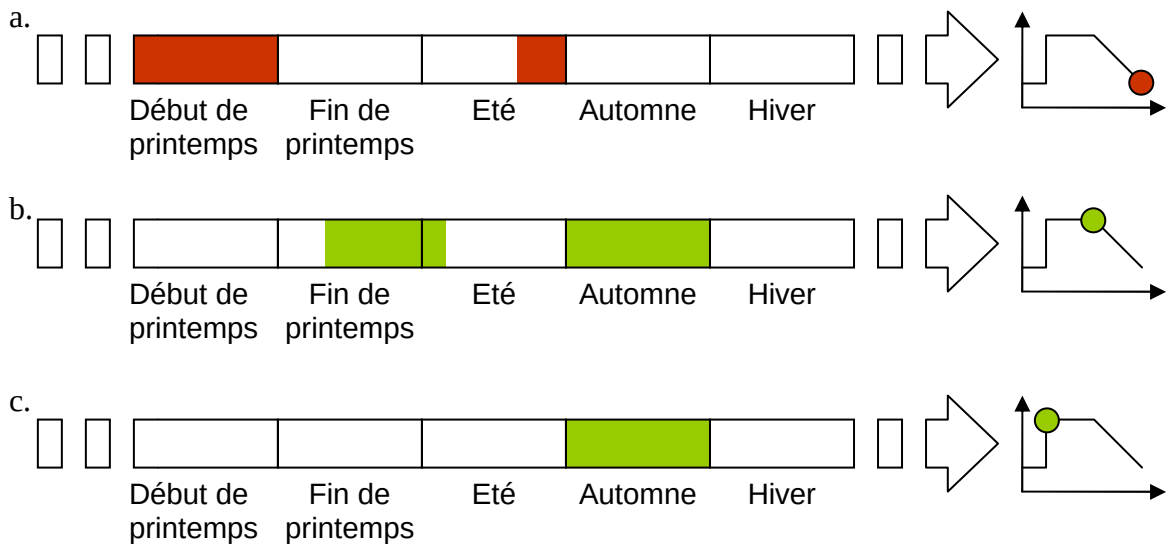


Figure 33 : Modes d'exploitation productif (a, en rouge) et écologiques (b, c, en vert). Les périodes de pâturage sont en couleur, les périodes sans pâturage sont en blanc. Les modes d'exploitation b et c correspondent aux deux déclinaisons possibles du mode d'exploitation écologique. Chaque mode d'exploitation est mis en regard de sa position sur la relation entre performance productive et performance écologique telle que définie au Chapitre 1 (cas du vanneau).

Le mode d'exploitation productif correspond au scénario P du Chapitre 1 (Maximisation productive sans contrainte écologique). Il maximise le prélèvement de biomasse grâce à un

fort pâturage de début de printemps couplé au pâturage des repousses en fin d'été. Sur le plan écologique, il est défavorable aux deux espèces soit pour des questions de piétinement (vanneau) ou de hauteur d'herbe (chevalier).

Le mode d'exploitation écologique b (et c) correspond au scénario Vb (et Va) du Chapitre 1 (maximisation productive sous contraintes écologiques). C'est un mode d'exploitation qui combine un pâturage d'automne à un pâturage de fin de printemps optionnel. Ces deux périodes de pâturage ont des finalités distinctes :

- Bien que la quantité de biomasse disponible pour le pâturage soit plus faible à l'automne qu'au printemps, le pâturage d'automne permet de disposer d'une ressource alimentaire peu coûteuse dans une période de faible disponibilité alimentaire. La valeur d'usage du fourrage n'est donc pas la même au printemps, où la ressource en herbe est abondante sur tous les types de prairies, et à l'automne, où elle est plus rare mais joue un rôle important dans le système de production en permettant de retarder l'hivernage des animaux et donc la mobilisation des stocks de fourrage.
- Le pâturage d'automne conduit à rabaisser fortement le couvert végétal, ce qui impacte la pousse de l'herbe au printemps suivant. Cet effet différé conduit à retarder le pic de production vers la fin du printemps. Pour l'éleveur, cela signifie une sortie plus tardive des animaux mais aussi une plus grande disponibilité alimentaire en fin de printemps. Les déclinaisons de ce mode d'exploitation des Figures 32.b et 32.c ne diffèrent que par la présence ou non de pâturage de fin de printemps. Sur le plan écologique ce mode d'exploitation est favorable aux deux oiseaux puisqu'il permet grâce aux effets différés du pâturage de générer des hauteurs d'herbe favorables sans risque de piétinement des nids.

Ce sont donc les modes d'exploitation dans leur ensemble qui sont à la base de l'arbitrage entre production et conservation. En d'autres termes, **cet arbitrage ne dépend pas de telle ou telle période de pâturage prise isolément mais bien de l'interaction entre une diversité de séquences de pâturage au sein d'un mode d'exploitation.**
On le voit, se limiter au critère quantité de biomasse prélevée ne permet pas de traduire la complexité de la rationalité de l'éleveur. Elle dépend notamment de choix stratégiques relatifs à la mobilisation des stocks de fourrage et à la valeur d'usage qu'il donne à la biomasse aux différentes périodes de l'année. Ces choix traduisent des objectifs de maximisation de la production ou d'économie des coûts. Ils conditionnent les modes d'exploitation de chaque parcelle en interaction avec les modes d'exploitation des autres années (section 4.b) et des autres parcelles (sections 4.c et 4.d). Sur le plan écologique, les questions de conservation de la biodiversité ne dépendent donc pas uniquement de sacrifices

de production « consentis » par l'éleveur mais plus généralement de sa rationalité. Ainsi les modes d'exploitation correspondant à une minimisation des coûts de production génèrent de bonnes performances écologiques sans que celles-ci ne soient explicitement recherchées par l'éleveur. Les évolutions récentes de la biodiversité dans les agroécosystèmes européens semblent donc procéder tout autant de la modification des pratiques culturales et pastorales en elles même que de changements plus généraux des rationalités dans le monde agricole.

b. Variations interannuelles des modes d'exploitation pour s'adapter au climat

Le deuxième chapitre montre qu'**en conditions climatiques non périodiques, la conciliation entre production et conservation est rendue possible par des mécanismes de compensation interannuels entre différents modes d'exploitation**. La diversité des modes d'exploitation peut s'exprimer difficilement dans le cadre de mesures agroenvironnementales à obligation de moyens. Elle est plus compatible avec des mesures à obligation de résultats, sans que celles-ci ne se traduisent par une baisse des performances écologiques.

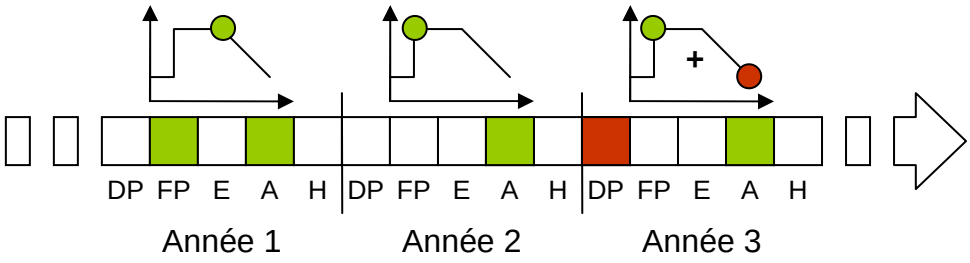


Figure 34 : Répartition interannuelle des modes d'exploitation sur trois ans, face à un aléa climatique (en année 3). Cinq périodes composent l'année : le début de printemps (DP), la fin de printemps (FP), l'été (E), l'automne (A) et l'hiver (H). Les périodes de pâturage sont en couleur, les périodes sans pâturage sont en blanc. Chaque mode d'exploitation est mis en regard de sa position sur la relation entre performance productive et performance écologique telle que définie au Chapitre 1 (cas du vanneau).

La Figure 34 illustre une situation où deux années « ordinaires » précèdent une année marquée par un fort aléa climatique. Ces deux années, où est mis en œuvre un mode d'exploitation à finalité écologique permettent de faire augmenter la population d'oiseaux. Les conditions climatiques de l'année 3 conduisent à une croissance forte et précoce du couvert végétal qui justifie une exploitation poussée de la prairie au printemps. Il s'agit tout d'abord de valoriser cette ressource « inespérée ». Il s'agit ensuite d'éviter de se retrouver à l'automne dans des conditions où le rabattement d'une végétation sénescente trop abondante serait problématique pour la préparation des cycles suivants d'exploitation. La finalité de ce mode d'exploitation est donc plutôt productive et pourra avoir un impact négatif sur les oiseaux. Mais elle permet de revenir les années suivantes à des modes d'exploitation plus écologiques susceptibles de compenser cet épisode défavorable. Cette séquence pluri annuelle

de modes d'exploitation illustre la dépendance interannuelle de ces modes d'exploitation et le rôle écologique clef joué par les effets différés du pâturage d'automne. Elle souligne enfin, sur l'aspect piétinement des nids, des mécanismes de compensation écologiques interannuels.

c. *Interaction entre modes d'exploitation au sein d'une exploitation agricole*

Le troisième chapitre a montré que la conciliation entre production et conservation était rendue possible par la combinaison d'une diversité de modes d'exploitation (usages) se compensant dans le temps au sein d'une même exploitation. **Chaque mode d'exploitation a des effets différents et c'est leur interaction au sein de l'exploitation qui définit l'arbitrage entre production et conservation.** La concavité de la courbe liant performance productive et écologique à l'échelle de l'exploitation (Figure 35) illustre les mécanismes d'interaction tant productifs qu'écologiques entre les différents modes d'exploitation.

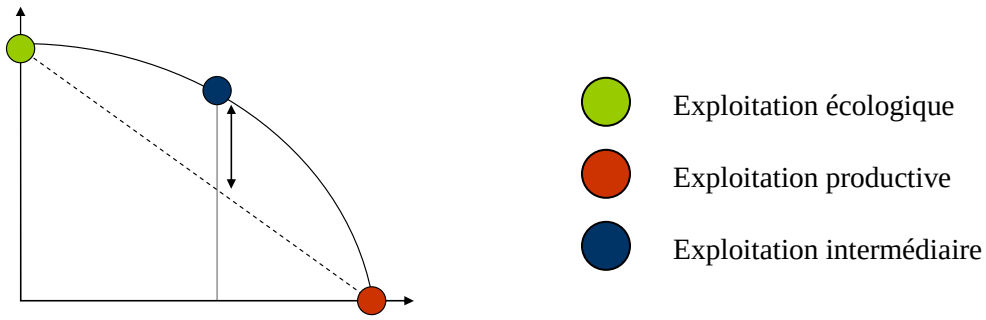


Figure 35 : Relation entre production et conservation à l'échelle de l'exploitation.
La courbe noire correspond à la relation entre production et conservation à l'échelle de l'exploitation. La ligne pointillée correspond aux moyennes pondérées des performances écologiques et productives des exploitations extrêmes. La double flèche correspond au différentiel de performance écologique entre une exploitation intermédiaire et la moyenne pondérée des exploitations extrêmes.

Au-delà des mécanismes d'interaction entre fauche et pâture pris en compte dans le modèle, la complémentarité (au sens productif) entre modes d'exploitation par le pâturage est un atout fort pour un éleveur visant à limiter sa dépendance aux stocks de fourrage. Ainsi la combinaison en proportions adéquate de modes d'exploitation de type écologique et productif réduit les périodes où un apport de fourrage doit être effectué (Figure 36).

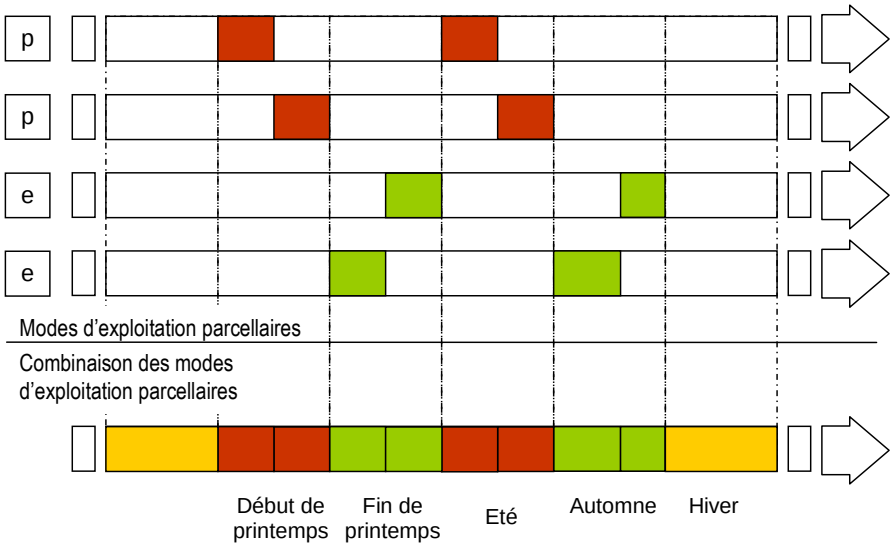
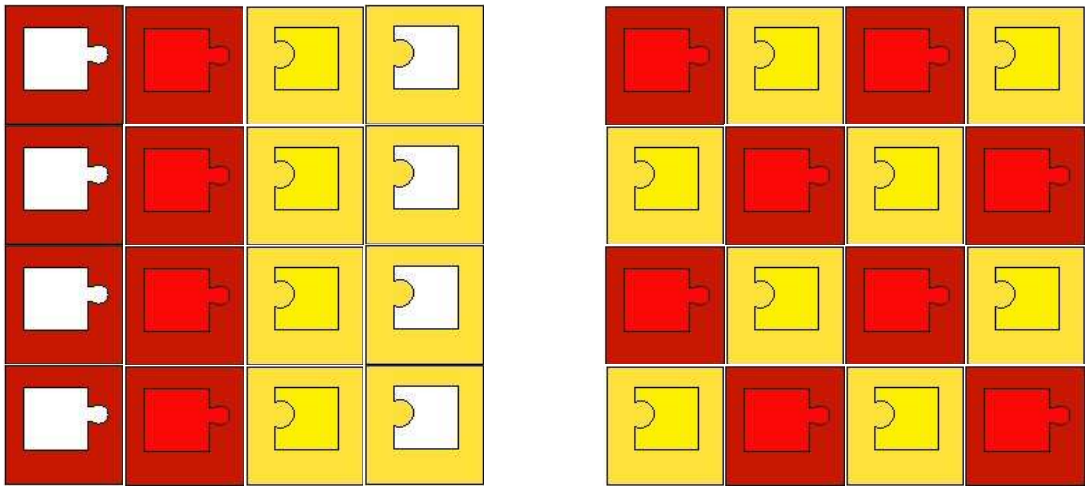


Figure 36 : Complémentarité (sur le plan productif) entre une diversité de modes d'exploitation par le pâturage. Les modes d'exploitation p (rouge) correspondent à des modes d'exploitation productifs, les modes d'exploitation e (vert) correspondent à des modes d'exploitation écologiques. Dans la séquence combinant les deux modes d'exploitation, les périodes jaunes correspondent aux apports de fourrage

d. Structure spatiale des paysages pour favoriser les mécanismes de complémentarité

Le quatrième chapitre montre que l'agencement spatial de parcelles aux modes d'exploitation complémentaires permet d'améliorer la conciliation entre production et conservation, même dans des paysages correspondant à des objectifs stratégiques très orientés vers la maximisation de la production. **Pour une même proportion de modes d'exploitation, une structure de paysage complexe favorise les mécanismes de complémentarité écologique** (Figure 37). C'est ici la diversité spatiale des modes d'exploitation qui favorise la conciliation entre production et conservation. Sur le plan de la production agricole, l'agencement spatial des parcelles agricoles est une contrainte forte de l'organisation du territoire de l'exploitation. En particulier, la proximité géographique des parcelles est un critère déterminant des associations de parcelles dans le projet de l'éleveur et donc de l'allocation spatiale de modes d'exploitation en interaction. Le modèle spatialement explicite présenté dans cette thèse n'intègre pas cette dimension et la prise en compte des règles d'allocation spatiales des modes d'exploitation des prairies par l'éleveur est un des objectifs prioritaires de la suite de ce travail (voir section 5).



a. structure simple **b.** structure complexe

Figure 37 : Importance de la structure du paysage sur les mécanismes de complémentarité au sein d'un paysage agricole.
Des parcelles occupées par deux modes d'exploitation complémentaires sont représentés (rouge et jaune). Les parcelles n'ayant pas de zone de contact avec une parcelle complémentaire sont représentées avec une pièce de puzzle blanche, celles qui sont en contact avec une parcelle complémentaire sont représentées avec une pièce de puzzle colorée.

e. De la compréhension des mécanismes d'interaction à l'identification des leviers d'action pour la gestion

Les différentes pratiques de gestion des prairies ne sont pas indépendantes et la conciliation entre production et conservation dépend de leur articulation au sein de modes d'exploitation interagissant tant sur le plan spatial que temporel. Partant d'une situation à l'échelle parcellaire où seule une stratégie d'économie des coûts de production permet la conciliation entre production et conservation, le passage à chacune des échelles supérieures permet d'augmenter les marges de manœuvre de l'éleveur. Chaque échelle apporte de nouvelles possibilités d'interactions entre modes d'exploitation et donc de nouveaux leviers d'action pour la conciliation entre production et conservation. **C'est l'interaction entre une diversité de modes d'exploitation pris dans leur intégralité qui est à la base des mécanismes d'arbitrage entre production et conservation.**

5. Perspectives : complexifier la composante décisionnelle

Au sein des ensembles de modes d'exploitation viables, un choix peut être réalisé par l'agriculteur selon sa rationalité et ses objectifs. Les principales perspectives liées à cette thèse ont trait à ces choix de stratégies de gestion.

Au-delà des frontières d'états Pareto-optimum, l'utilisation d'outils propres à la théorie de la viabilité a permis de mettre en évidence des ensembles de stratégies de gestion viables. Ces ensembles incluent des stratégies pouvant être considérées comme sub-optimales du point de

vue des critères de production et de conservation pris en compte. Pour autant, de telles stratégies de gestion sont partie intégrante des systèmes de production puisque les objectifs stratégiques de l'éleveur comprennent pour partie une composante productive mais font aussi appel à d'autres critères.

a. Contraintes spatiales limitant l'ensemble des paysages réalisables

En prairies de marais, les contraintes physiques du territoire (hydromorphie, éloignement au siège de l'exploitation,…) sont d'importants déterminants de l'allocation des usages (Havet*, et al.*, 2005). Au-delà de ces contraintes physiques, il reste une certaine marge de manœuvre aux agriculteurs dans l'allocation de leurs modes d'exploitation. C'est en jouant sur ces marges de manœuvre que les politiques de conservation basées sur l'hétérogénéité du paysage peuvent être envisagées. L'approche spatiale développée en Chapitre 4 de cette thèse ne s'est intéressée qu'à des ensembles des paysages théoriques sans prendre en compte la faisabilité de tels paysages au regard notamment des règles d'allocation des usages. Les suites à donner à ce travail devraient permettre de passer de l'ensemble des paysages théoriques à l'ensemble des paysages réalisables. Deux approches (non exclusives) me semblent envisageables : le développement d'algorithmes de viabilité spatiale et la co-construction de scénarios d'allocation des usages avec des acteurs de terrain.

Une première approche possible consisterait à rechercher l'ensemble des paysages permettant la conciliation de performances productives et écologiques via une approche de viabilité spatiale. Une telle approche demanderait de disposer de dynamiques écologiques et productives à l'échelle du paysage (partant de celles développées en Chapitre 3 et Chapitre 4). Puis elle demanderait de définir des contraintes relatives aux performances écologiques (telles que celles définies au Chapitre 2), aux performances productives ainsi qu'aux règles d'allocation des usages (en se basant par exemple sur les travaux de Thenail et al. 2009 ou Havet et al. 2005 pour notre zone d'étude). Le contrôle du système se ferait alors via l'allocation spatiale et la proportion des différents usages. Une telle approche devrait permettre d'identifier l'ensemble des combinaisons spatio-temporelles d'usages agricoles permettant la conciliation d'objectifs de production et de conservation. L'avantage d'une telle approche de viabilité par rapport à celle basée sur la co-construction de scénarios est qu'en déterminant la totalité des combinaisons viables de modes de gestion, cette approche permettrait de mettre en évidence des stratégies de gestion innovantes, différentes de celles définies par scénarios. Cependant, du fait de la complexité des dynamiques mises en jeu, la question des algorithmes d'estimation des noyaux de viabilité deviendrait centrale dans un tel contexte.

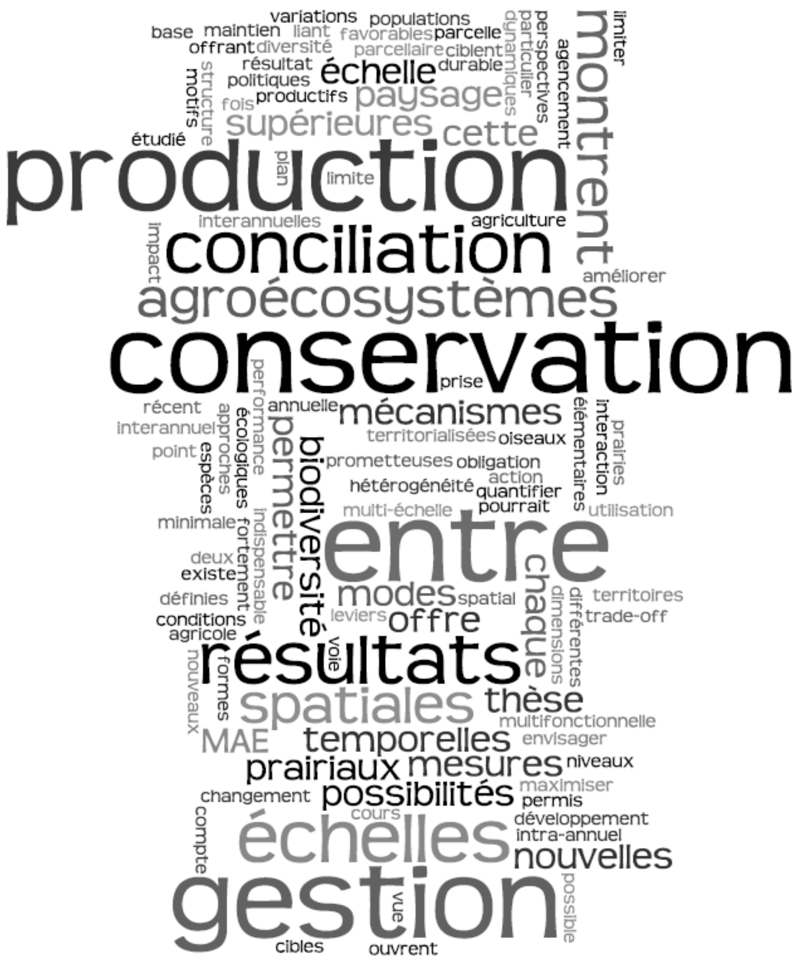
La seconde voie consisterait à co-construire, avec les différents acteurs, des scénarios réalistes d'évolution des paysages. Par rapport à une approche modélisatrice visant à simuler les comportements des acteurs, une telle approche aurait l'avantage d'intégrer, sans avoir besoin de les expliciter, les mécanismes de décision de l'allocation des usages prenant en compte des contraintes au niveau de l'exploitation, du paysage dans son intégralité mais aussi du comportement des autres gestionnaires.

b. Stratégies de gestion sub-optimale et flexibilité du système

Pour des systèmes d'élevage herbagers, très dépendants des aléas climatiques, la flexibilité du système de production est un critère important guidant les objectifs stratégiques de l'éleveur (Martin, et al., 2009b). La recherche des tubes de viabilité regroupant l'ensemble des stratégies de gestion viables (Chapitre 2) a permis de quantifier cette flexibilité des systèmes de production sous contraintes écologiques. C'est bien l'ensemble des stratégies de gestion (incluant les stratégies sub-optimales) qui confère au système sa flexibilité. Les stratégies sub-optimales au regard des critères écologiques et productifs peuvent être mobilisées pour faire face à un aléa. Les stratégies mises en évidences dans le Chapitre 2 permettant à l'agriculteur de s'adapter à un aléa climatique ont été définies en supposant une connaissance parfaite du futur de la part de l'agriculteur ce qui peut être considéré comme une limite forte de notre approche. L'utilisation d'un algorithme de viabilité stochastique (De Lara et Doyen, 2008) permettant de traiter la viabilité d'un système en conditions d'incertitude sur le futur, serait un moyen de contourner cette limite. De tels outils relatifs à la viabilité stochastique permettraient également d'aborder des questions propres à la gestion adaptative (Walters et Hilborn, 1978).

La prise en compte conjointe des questions d'optimisation et de résilience (notion proche de celle de flexibilité) est un problème récemment soulevé (Fischer et al. 2009). En parallèle des dimensions productive et écologique, la résilience des systèmes devient un troisième critère d'évaluation de la durabilité des systèmes de production appelant de nouveaux arbitrages. Il est très probable que certaines stratégies de gestion sub-optimales confèrent une plus grande résilience au système que des stratégies optimales. Sur le cas de l'agroécosystème étudié dans cette thèse, les résultats du Chapitre 2 suggèrent ainsi que les trajectoires les plus flexibles sont différentes de celles maximisant la performance productive.

Conclusion


production
conservation
conciliation
agroécosystèmes
montrent
entre
résultats
gestion
échelles
spatiales
supérieures
paysage
échelle
cette
mécanismes
biodiversité
permettre
chaque
modes
offre
thèse
temporelles
mesures
prairiaux
possibilités
nouvelles
MAE
variations
populations
base
maintien
liant
favorables
parcelle
offrant
diversité
parcellaire
ciblent
résultat
durable
politiques
productifs
fois
étudié
structure
motifs
dynamiques
particulier
perspectives
agencement
limiter
plan
limite
interannuelles
agriculture
impact
améliorer
prise
récent
annuelle
interannuel
territorialisées
oiseaux
élémentaires
interaction
prairies
point
écologiques
approches
espèces
performance
prometteuses
obligation
action
hétérogénéité
quantifier
multi-échelle
pourrait
utilisation
minimale
indispensable
fortement
deux
existe
définies
spatial
différentes
dimensions
territoires
conditions
leviers
trade-off
agricole
voie
nouveaux
formes
multifonctionnelle
envisager
niveaux
changement
maximiser
permis
cours
développement
intra-annuel
compte
vue
possible
cibles
ouvrent

Au cours de cette thèse j'ai étudié les mécanismes multi-échelle liant production agricole et conservation de la biodiversité dans les agroécosystèmes prairiaux. Aux différentes échelles spatiales et temporelles, mes résultats montrent que les mécanismes d'interaction entre une diversité de modes d'exploitation sont à la base de la conciliation entre production et conservation. En particulier mes résultats ont permis de quantifier l'impact de la structure du paysage sur les dynamiques écologiques. Une utilisation minimale des prairies est indispensable au maintien des populations d'oiseaux mais il n'est pas possible de maximiser à la fois la production et la conservation et il existe, à chaque échelle, un arbitrage entre ces deux dimensions. De la parcelle au paysage et de l'intra-annuel à l'interannuel, chaque changement d'échelle offre de nouveaux leviers d'action pour la conciliation entre production et conservation. Du point de vue de la gestion, ces résultats montrent que se limiter à des mesures définies aux échelles annuelle et parcellaire limite fortement les possibilités de conciliation entre production et conservation dans les agroécosystèmes prairiaux. Les résultats de cette thèse plaident en faveur d'une plus grande prise en compte d'échelles temporelles et spatiales supérieures dans les politiques de gestion durable des agroécosystèmes. Le développement récent de nouvelles formes de MAE offre des possibilités pour envisager ces échelles supérieures. Les MAE à obligation de résultat sont une voie pour permettre des variations interannuelles des modes de gestion et augmenter la flexibilité de la gestion des systèmes de production. Les MAE territorialisées ciblent un agencement spatial des modes de gestion offrant les niveaux d'hétérogénéité spatiale favorables aux espèces cibles. Ces nouvelles approches de la gestion de la biodiversité en territoires productifs ouvrent des perspectives prometteuses pour améliorer la performance d'une agriculture multifonctionnelle.

BIBLIOGRAPHIE

(2008) Evaluation ex-post du PDRN 2000-2006, volet soutien à l'agroenvironnement pp. 277. MAAP / UE.

Agreil, C. (2003) Pâturage et conservation des milieux naturels: Une approche fonctionnelle visant à qualifier les aliments à partir de l'analyse du comportement d'ingestion chez la brebis. PhD, INA P-G.

Agreste la Statistique agricole (2010) http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/

Akcakaya, H. R., Radeloff, V. C., Mlandenoff, D. J. & He, H. S. (2004) *Integrating landscape and metapopulation modeling approaches: Viability of the sharp-tailed grouse in a dynamic landscape. Conservation Biology,* **18,** 526-537.

Albrecht, M., Duelli, P., Muller, C., Kleijn, D. & Schmid, B. (2007) *The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. Journal of Applied Ecology,* **44,** 813-822.

Altieri, M. & Nicholls, C. I. (2005) *Agroecology and the search for a trully sustainable agriculture*. University of California, Berkeley.

Andren, H., Delin, A. & Seiler, A. (1997) *Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. Oikos,* **80,** 193-196.

Andrieu, N., Josien, E. & Duru, M. (2007) *Relationships between diversity of grassland vegetation, field characteristics and land use management practices assessed at the farm level. Agriculture Ecosystems & Environment,* **120,** 359-369.

Arlettaz, R., Loset, A., Maurer, M., Menz, M., Reichlin, T., Weisshaupt, N., Abadi, F. & Schaub, M. (2009) Bare soil as a staple commodity for declining ground-foraging insectivorous farmland birds. *Lowland farmland birds III: delivering solutions in an uncertain world*, Leicester, UK.

Aubertot, J. N., Barbier, J. M., Carpentier, A., Gril, J. J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I. & Voltz, M. (2005) Pesticides, agriculture et environnement : réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux

Aubin, J.-P. (1991) Viability theory. *Birkäuser*, pp. 542. Boston.

Baddeley, A. & Turner, R. (2005) *spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. conditional intensity,* **12,** 1-42.

Baines, D. (1988) *The effect of improvement of uplands, marginal grasslands on the distribution and density of breeding wading birds (Charadriiformes) in northern England. Biological Conservation,* **45,** 221-236.

Baines, D. (1989) *The effect of improvement of uplands, marginal grasslands on the breeding success of lapwings Vanellus-vanellus and other waders. Ibis,* **131,** 497-506.

Baldi, A. & Farago, S. (2007) *Long-term changes of farmland game populations in a post-socialist country (Hungary). Agriculture Ecosystems & Environment,* **118,** 307-311.

Balmford, A., Green, R. E. & Scharlemann, J. P. W. (2005) *Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production*. *Global Change Biology,* **11,** 1594-1605.

Barbottin, A., Tichit, M., Cadet, C. & Makowski, D. (2010) *Accuracy and cost of models predicting bird distribution in agricultural grasslands*. *Agriculture Ecosystems & Environment,* **136,** 28-34.

Bareiss, L. J., P. Schulz and F. Cuthery (1986) *Effects of short-duration and continuous grazing on Bob-white and Wild Turkey nesting*. *Journal of Range Management,* **39,** 259-260.

Baumgartner, S. & Quaas, M. F. (2009) *Ecological-economic viability as a criterion of strong sustainability under uncertainty*. *Ecological Economics,* **68,** 2008-2020.

Beintema, A. J., G.J.D.M, Muskens (1987) *Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grassland*. *Journal of Applied Ecology,* **24,** 743-758.

Bene, C., Doyen, L. & Gabay, D. (2001) *A viability analysis for a bio-economic model*. *Ecological Economics,* **36,** 385-396.

Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. (2003) *Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology & Evolution,* **18,** 182-188.

Beranger, C. & Micol, D. (1981) *Use of grass by cattle at pasture. Importance of stocking rate and grazing system*. *Fourrages***,** 73-93, 122.

Berg, A. (1993) *Habitat selection by monogamous and polygamous lapwings on farmland – The importance of foraging habitats and suitable nest sites*. *Ardea,* **81,** 99-105.

Berg, A., Jonsson, M., Lindberg, T. and Kallebrink, K.G. (2002) *Population dynamics and reproduction of Northern Lapwings Vanellus vanellus in a meadow restoration area in central Sweden*. *Ibis*. **144**, pp 131-140.

Berg, A., Lindberg, T. & Kallebrink, K. G. (1992) *Hatching success of lapwings on farmland – differences between habitats and colonies of different sizes*. *Journal of Animal Ecology,* **61,** 469-476.

Billaudeau, V. & Thareau, B. (2008) "L'éleveur et l'Oiseau" : territoires de communication. *Colloque Economie sociale et solidaire : Nouvelles pratiques et dynamiques territoriales*, Nantes.

Blomqvist, D. & Johansson, O. C. (1995) *Trade-offs in nest site selection in coastal populations of lapwings Vanellus vanellus*. *Ibis,* **137,** 550-558.

Boileau, N., Delaporte, P. & Bretagnolle, V. (in press) *Population trends in a breeding wader community in western France*. *Waterbirds*.

Bonneuil, N. & Saint-Pierre, P. (2005) *Population viability in three trophic-level food chains*. *Applied mathematics and computation,* **169,** 1086-1105.

Borreani, G., Giaccone, D., Mimosi, A. and Tabacco, E., 2007. *Comparison of hay and haylage from permanent alpine meadows in winter dairy cow diets. Journal of Dairy Science.* **90**, 5643-5650.

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

Broyer, J. (2009) *Whinchat Saxicola rubetra reproductive success according to hay cutting schedule and meadow passerine density in alluvial and upland meadows in France. Journal for Nature Conservation,* **17,** 160-167.

Brussaard, L., Caron, P., Campbell, B., Lipper, L., Mainka, S., Rabbinge, R., Babin, D. & Pulleman, M. (2010) *Reconciling biodiversity conservation and food security: scientific challenges for a new agriculture. Current Opinion in Environmental Sustainability,* **2,** 34-42.

Buckingham, D. L., Peach, W. J. & Fox, D. S. (2006) *Effects of agricultural management on the use of lowland grassland by foraging birds. Agriculture Ecosystems & Environment,* **112,** 21-40.

Burel F. and Baudry J. (1999) Ecologie *du paysage: concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc, Paris.

Butler, S. J., Vickery, J. A. & Norris, K. (2007) *Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. Science,* **315,** 381-384.

Caswell, H. (1989) *Matrix population models,* second edition edn., Sunderland MA, USA.

Chapel, L., Deffuant, G., Martin, S. & Mullon, C. (2008) *Defining yield policies in a viability approach. Ecological Modelling,* **212,** 10-15.

Chardon, X., 2008. *Evaluation environnementale des exploitations laitières par modélisation dynamique de leur fonctionnement et des flux de matière : développement et application du simulateur MELODIE.* Ph.D. Thesis, AgroParisTech.

Chatterjee, S., Isaia, M. & Venturino, E. (2009) *Spiders as biological controllers in the agroecosystem. Journal of Theoretical Biology,* **258,** 352-362.

Christensen, M., Rayamajhi, S. & Meilby, H. (2009) *Balancing fuelwood and biodiversity concerns in rural Nepal. Ecological Modelling,* **220,** 522-532.

Clark, W. C. & Mangel, M. (2000) *Dynamic state variable models in ecology: Methods and applications*. Oxford.

Coleno, F. C. & Duru, M. (1998) *Gestion de production en systèmes d'élevage utilisateurs d'herbe : une approche par atelier. Etudes et recherches sur les systèmes agraires et le développement,* **31,** 45-61.

Coleno, F. C. & Duru, M. (1999) *A model to find and test decision rules for turnout date and grazing area allocation for a dairy cow system in spring*. *Agricultural Systems,* **61,** 151-164.

Cournut, S., Dedieu, B., (2004) *A discrete events simulation of flock dynamics: a management application to three lambings in two years*. Animal Research **53**, 383-403.

Cury, P. M., Mullon, C., Garcia, S. M. & Shannon, L. J. (2005) *Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. ICES Journal of Marine Science,* **62,** 577-584.

De Lara, M. & Doyen, L. (2008) *Sustainable management of natural resources,* 2008 edn. Springer, Berlin.

Dedieu, B., Faverdin, P., Dourmad, J. Y. & Gibon, A. (2008) *Livestock Farming System, a concept when considering breeding transformations. INRA Productions Animales,* **21,** 45-57.

Dennis, P., Skartveit, J., McCracken, D. I., Pakeman, R. J., Beaton, K., Kunaver, A. & Evans, D. M. (2008) *The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. Journal of Applied Ecology,* **45,** 279-287.

Dennis, P., Young, M. R. & Gordon, I. J. (1998) *Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. Ecological Entomology,* **23,** 253-264.

Deuceunick, B., 2001. *Breeding waders in France: populations, trends: 1984-1996. Wader Study Group Bull,* **95**:45-50.

Devereux, C.L., McKeever, C.U., Benton, T.G. and Whittingham, M.J., 2004. *The effect of sward height and drainage on Common Starlings Sturnus vulgaris and Northern Lapwings Vanellus vanellus foraging in grassland habitats. Ibis,* **146,** 115-122.

Devictor, V. & Jiguet, F. (2007) *Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. Agriculture Ecosystems & Environment,* **120,** 179-184.

Devictor, V. & Robert, A. (2009) *Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. Diversity and Distributions,* **15,** 122-130.

Donald, P. F. & Evans, A. D. (2006) *Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. Journal of Applied Ecology,* **43,** 209-218.

Donald, P. F., Green, R. E. & Heath, M. F. (2001) *Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences,* **268,** 25-29.

Donald, P. F., Pisano, G., Rayment, M. D. & Pain, D. J. (2002) *The Common Agricultural Policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. Agriculture Ecosystems & Environment,* **89,** 167-182.

Donald, P. F., Sanderson, F. J., Burfield, I. J. & van Bommel, F. P. J. (2006) *Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. Agriculture Ecosystems & Environment,* **116,** 189-196.

Dorrough, J., Moll, J. & Crosthwaite, J. (2007) *Can intensification of temperate Australian livestock production systems save land for native biodiversity? Agriculture Ecosystems & Environment,* **121,** 222-232.

Doyen, L., De Lara, M., Ferraris, J. & Pelletier, D. (2007) *Sustainability of exploited marine ecosystems through protected areas: A viability model and a coral reef case study. Ecological Modelling,* **208,** 353-366.

Drechsler, M., Watzold, F., Johst, K., Bergmann, H. & Settele, J. (2007) *A model-based approach for designing cost-effective compensation payments for conservation of endangered species in real landscapes. Biological Conservation,* **140,** 174-186.

Duncan, P., Hewison, A. J. M., Houte, S., Rosoux, R., Tournebize, T., Dubs, F., Burel, F. & Bretagnolle, V. (1999) *Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. Journal of Applied Ecology,* **36,** 11-23.

Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. (1992) *Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos,* **65,** 169-175.

Durant, D., Tichit, M., Fritz, H. & Kerneis, E. (2008a) *Field occupancy by breeding lapwings Vanellus vanellus and redshanks Tringa totanus in agricultural wet grasslands. Agriculture Ecosystems & Environment,* **128,** 146-150.

Durant, D., Tichit, M., Kerneis, E. & Fritz, H. (2008b) *Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. Biodiversity and Conservation,* **17,** 2275-2295.

Duru, M., Cruz, P. & Magda, D. (2008) La conduite des couverts prairiaux, source de flexibilité. *L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores* (B. Dedieu, E. Chia, B. Leclerc, C. H. Moulin & M. Tichit), pp. 57-72. Quae, Versailles.

Eisenack, K., Scheffran, J. & Kropp, J. P. (2006) *Viability analysis of management frameworks for fisheries. Environmental modelling & assessment,* **11,** 69-79.

European Bird Census Council, 2010, www.ebcc.info

Evans, D. M., Redpath, S. M., Evans, S. A., Elston, D. A., Gardner, C. J., Dennis, P. & Pakeman, R. J. (2006) *Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. Biology Letters,* **2,** 636-638.

Evans, D. M., Redpath, S. M., Evans, S. A., Elston, D. A. & Dennis, P. (2005) *Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. Biology Letters,* **1,** 322-325.

Farrugia, A., Martin, B., Baumont, R., Prache, S., Doreau, M., Hoste, H. & Durant, D. (2008) *Quels intérêts de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux ? INRA Production animales,* **21,** 181-200.

Fischer, J., Brosi, B., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, D. B., Manning, A. D., Mooney, H. A., Pejchar, L., Ranganathan, J. & Tallis, H. (2008) *Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? Frontiers in Ecology and the Environment,* **6,** 382-387.

Fischer, J., Peterson, G. D., Gardner, T. A., Gordon, L. J., Fazey, I., Elmqvist, T., Felton, A., Folke, C. & Dovers, S. (2009) *Integrating resilience thinking and optimisation for conservation. Trends in Ecology & Evolution,* **24,** 549-554.

Flint, V. (1998) *Waders as indicators of biological diversity. International Wader Studies,* **10**.

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. & Snyder, P. K. (2005) *Global consequences of land use. Science,* **309,** 570-574.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C. S. (2004) *Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics,* **35,** 557-581.

Galbraith, H. (1989) *Arrival and habitat use by Lapwings Vanellus vanellus in the early breeding season. Ibis,* **131,** 377-388.

Gibon, A., 1994. Landscape preservation objectives and the sheep flock management in Meditarranean moutains. Proceedings of a meeting held within the technical consultation of the FAO-CIHEAM Network on Cooperative Sheep and Goat Research, Thessaloniki, Greece, 19-22 June 1994, 188-193.

Green, R. E. (1986) *The management of lowland wet grassland for birds.* Nature Conservation Concil, Peterborough.

Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W. & Balmford, A. (2005) *Farming and the fate of wild nature. Science,* **307,** 550-555.

Green, R. E., Tyler, G. A., Stowe, T. J. & Newton, A. V. (1997) *A simulation model of the effect of mowing of agricultural grassland on the breeding success of the corncrake (Crex crex). Journal of Zoology,* **243,** 81-115.

Groot, J. C. J., Rossing, W. A. H., Jellema, A., Stobbelaar, D. J., Renting, H. & Van Ittersum, M. K. (2007) *Exploring multi-scale trade-offs between nature conservation, agricultural profits and landscape quality--A methodology to support discussions on land-use perspectives. Agriculture Ecosystems & Environment,* **120,** 58-69.

Gunderson L., 1999. *Resilience, flexibility and adaptive management – antidotes for spurious certitude? Conservation Ecology* **3,** 1. [online] URL: http://www.consecol.org/vol3/iss1/art7/

Guérin G., Léger F. and Pflimlin A. (1994) *Stratégies d'alimentation. Méthodologie d'analyse et de diagnostic de l'utilisation et de la gestion des surfaces fourragères et pastorales,* Institut de l'Elevage, Paris.

Hannachi, M., Coleno, F. C. & Assens, C. (2009) Collective strategies and coordination for the management of coexistence: the case studies of Alsace and western South of France. *4th International conference on coexistence between genetically modified (GM) and non-GM based agricultural supply chains*, pp. 13. Melbourne, Australia.

Hart, J. D., Milsom, T. P., Baxter, A., Kelly, P. F. & Parkin, W. K. (2002) *The impact of livestock on Lapwing Vanellus vanellus breeding densities and performance on coastal grazing marsh. Bird Study,* **49,** 67-78.

Haslem, A. & Bennett, A. F. (2008) *Birds in agricultural mosaics: The influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. Ecological Applications,* **18,** 185-196.

Havet, A., Pons, Y. & Kerneis, E. (2005) *Evaluer les contraintes spatiales à l'utilisation des prairies et les marges de manoeuvres des exploitationsface à des demandes environnementales. Un exemple d'OLAE en Vendée. Les Cahiers de la multifonctionnalité,* **5,** 43-55.

Hervieu, B. (2002) Multi-functionality: a conceptual framework for a new organisation of research and development on grassland and livestock systems. *19th General meeting of the European Grassland Federation Multi-functional grasslands : quality forage, animal products and landscapes*, pp. 1126. La Rochelle.

Houston, A. I. (2008) *Matching and ideal free distributions. Oikos,* **117,** 978-983.

Humbert, J. Y., Ghazoul, J. & Walter, T. (2009) *Meadow harvesting techniques and their impacts on field fauna. Agriculture Ecosystems & Environment,* **130,** 1-8.

Hutchings, N. J. & Gordon, I. J. (2001) *A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. Ecological Modelling,* **136,** 209-222.

Insley, H., Peach, W., Swann, B. & Etheridge, B. (1997) *Survival rates of Redshank Tringa totanus wintering on the Moray Firth. Bird Study,* **44,** 277-289.

Jiguet F (2010). Les résultats nationaux du programme STOC de 1989 à 2009. www2.mnhn.fr/vigie-nature

Jouven, M. (2006) Quels équilibres entre production animale et utilisation durable des prairies dans les systèmes bovins allaitants herbagers ? Une approche par modélisation des interactions conduite-troupeau-ressources., INA P-G.

Jouven, M. & Baumont, R. (2008) *Simulating grassland utilization in beef suckler systems to investigate the trade-offs between production and floristic diversity. Agricultural Systems,* **96,** 260-272.

Kis, J., Liker, A. & Szekely, T. (2000) *Nest defence by lapwings: Observations on natural behaviour and an experiment. Ardea,* **88,** 155-163.

Kleijn, D., Baquero, R. A., Clough, Y., Diaz, M., De Esteban, J., Fernandez, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Johl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E. J. P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T. M. & Yela, J. L. (2006) *Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. Ecology Letters,* **9,** 243-254.

Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R. & Gilissen, N. (2001) *Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. Nature,* **413,** 723-725.

Klimek, S., Kemmermann, A. R., Steinmann, H. H., Freese, J. & Isselstein, J. (2008) *Rewarding farmers for delivering vascular plant diversity in managed grasslands: A transdisciplinary case-study approach. Biological Conservation,* **141,** 2888-2897.

Kooiker, G. (1993) *Phenology and breeding biology of lapwing (Vanellus vanellus) - Results of a 17 year study in NW Germany. Journal Fur Ornithologie,* **134,** 43-58.

Kruk, M., Noordervliet, M. A. W. & terKeurs, W. J. (1996) *Hatching dates of waders and mowing dates in intensively exploited grassland areas in different years. Biological Conservation,* **77,** 213-218.

Labisky, R. F. (1957) *Relation of hay harvesting to duck nesting under a refuge-perimettee system. The Journal of Wildlife Management,* **21,** 194-200.

Landais E. (1987) Recherches sur les systèmes d'élevage. Document de travail, INRA SAD Versailles, France, 70 p.

Landais, E. et Balent, G., (1993) *Introduction à l'étude des systèmes d'élevage extensif.* INRA, Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement **27**, 13-35.

Lapointe, S., Giroux, J. F., Belanger, L. & Filion, B. (2000) *Benefits of rotational grazing and dense nesting cover for island-nesting waterfowl in southern Quebec. Agriculture Ecosystems & Environment,* **78,** 261-272.

Le Guen, R. & Sigwalt, A. (1999) *Le métier d'éleveur face à une politique de conservation de la bio-diversité. Economie Rurale,* **249,** 41-48.

Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Estrade, J. R., Sarthou, J. P. & Trommetter, M. (2008) Agriculture et biodiversité, valoriser les synergies. pp. 116. INRA.

Lemel, J. Y. (2007) Système d'élevage performants dur le plan de la conservation des limicoles, Rapport final. INRA, Paris.

MacDonald, M. A. & Bolton, M. (2008) *Predation on wader nests in Europe. Ibis,* **150,** 54-73.

Magda, D., Duru, M. & Theau, J. P. (2004) *Defining management rules for grasslands using weed demographic characteristics. Weed Science,* **52,** 339-345.

Marini, L., Fontana, P., Battisti, A. & Gaston, K. J. (2009) *Response of orthopteran diversity to abandonment of semi-natural meadows. Agriculture Ecosystems & Environment,* **132,** 232-236.

Marriott, C. A., Hood, K., Fisher, J. M. & Pakeman, R. J. (2009) *Long-term impacts of extensive grazing and abandonment on the species composition, richness, diversity and productivity of agricultural grassland. Agriculture Ecosystems & Environment,* **134,** 190-200.

Martin, G. (2009) Conception par simulation de conduites de prairies au niveau exploitation agricole pour atteindre des objectifs agri-environnementaux dans des territoires herbagers. PhD, Université de Toulouse.

Martin, G., Cruz, P., Theau, J. P., Jouany, C., Fleury, P., Granger, S., Faivre, R., Balente, G., Lavorel, S. & Duru, M. (2009a) *A multi-site study to classify semi-natural grassland types. Agriculture Ecosystems & Environment,* **129,** 508-515.

Martin, G., Hossard, L., Theau, J. P., Therond, O., Josien, E., Cruz, P., Rellier, J. P., Martin-Clouaire, R. & Duru, M. (2009b) *Characterizing potential flexibility in grassland use. Application to the French Aubrac area. Agronomy for sustainable development,* **29,** 381-389.

Martin, S. (2004) *The cost of restoration as a way of defining resilience: a viability approach applied to a model of lake eutrophication. Ecology and Society,* **9,** 25.

Martinet, V. & Doyen, L. (2007) *Sustainability of an economy with an exhaustible resource: A viable control approach. Resource and energy economics,* **29,** 17-39.

Martinet, V., Thebaud, O. & Doyen, L. (2007) *Defining viable recovery paths toward sustainable fisheries. Ecological Economics,* **64,** 411-422.

Matzdorf, B. & Lorenz, J. (2010) *How cost-effective are result-oriented agri-environmental measures? An empirical analysis in Germany. Land use policy,* **27,** 535-544.

McLaughlin, A. & Mineau, P. (1995) *The impact of agricultural practices on biodiversity. Agriculture Ecosystems & Environment,* **55,** 201-212.

Melman, T. C. P. (2010) A web-based tool for tailor made management for meadow birds. *Agri-environment schemes - what have they achieved and where do we go from here?* (A. o. a. biologists). Leicester.

Mestelan, P., Agreil, C., Marie, C. d. S., Meuret, M. & Mailland-Rosset, S. (2007) Implementing agro-environmental measures based on ecological results. The case of

meadows and rangelands in the massif des Bauges regional Park. *Rencontres Recherche Ruminants*, Paris.

Milsom, T. P., Langton, S. D., Parkin, W. K., Peel, S., Bishop, J. D., Hart, J. D. & Moore, N. P. (2000) *Habitat models of bird species' distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes. Journal of Applied Ecology,* **37,** 706-727.

Morlon, P. & Benoit, M. (1990) *Methodology for farm field pattern study. Agronomie,* **10,** 499-508.

Moulin, C.H., 1993. Performances animales et pratiques d'élevage en Afrique Sahélienne. La diversité du fonctionnement des troupeaux de petits ruminants dans la commune rurale de NDiagné (Sénégal). PhD thesis. Institut National Agronomique-Paris Grignon, Paris, France.

Mouquet, N., Belrose, V., Thomas, J. A., Elmes, G. W., Clarke, R. T. & Hochberg, M. E. (2005) *Conserving community modules: A case study of the endangered lycaenid butterfly Maculinea alcon. Ecology,* **86,** 3160-3173.

Munier, B., Birr-Pedersen, K. & Schou, J. S. (2004) *Combined ecological and economic modelling in agricultural land use scenarios. Ecological Modelling,* **174,** 5-18.

Musters, C. J. M., Kruk, M., De Graaf, H. J. & Ter Keurs, W. J. (2001) *Breeding birds as a farm product. Conservation Biology,* **15,** 363-369.

Nocera, J. J., Parsons, G. J., Milton, G. R. & Fredeen, A. H. (2005) *Compatibility of delayed cutting regime with bird breeding and hay nutritional quality. Agriculture Ecosystems & Environment,* **107,** 245-253.

Norris, K., Cook, T., Odowd, B. & Durdin, C. (1997) *The density of redshank Tringa totanus breeding on the salt-marshes of the Wash in relation to habitat and its grazing management. Journal of Applied Ecology,* **34,** 999-1013.

Oglethorpe, D. R. & Sanderson, R. A. (1999) *An ecological-economic model for agri-environmental policy analysis. Ecological Economics,* **28,** 245-266.

Ottvall, R. (2004) Population ecology and management of waders breeding on coastal meadows. Ph.D. Thesis, Lund.

Ottvall, R. & Smith, H. G. (2006) *Effects of an agri-environment scheme on wader populations of coastal meadows of southern Sweden. Agriculture Ecosystems & Environment,* **113,** 264-271.

Ovenden, G. N., Swash, A. R. H. & Smallshire, D. (1998) *Agri-environment schemes and their contribution to the conservation of biodiversity in England. Journal of Applied Ecology,* **35,** 955-960.

Paine, L., Undersander, D. J., Sample, D. W., Bartelt, G. A. & Schatteman, T. A. (1996) *Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. Journal of Range Management,* **49,** 294-300.

Peach, W. J., Thompson, P. S. & Coulson, J. C. (1994) *Annual and Long-Term Variation in the Survival Rates of British Lapwings Vanellus-Vanellus. Journal of Animal Ecology,* **63,** 60-70.

Pedersen, E. K., Connelly, J. W., Hendrickson, J. R. & Grant, W. E. (2003) *Effect of sheep grazing and fire on sage grouse populations in southeastern Idaho. Ecological Modelling,* **165,** 23-47.

Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2008) Biodiversity conservation in tropical agroecosystems - A new conservation paradigm. *Year in Ecology and Conservation Biology 2008,* pp. 173-200. Blackwell Publishing, Oxford.

Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2010) *The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **107,** 5786-5791.

Plantureux, S., Peeters, A. & McCracken, D. (2005) Biodiversity in intensive grasslands: effect of management, improvement and challenges. *Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity* (R. Lillak, R. Viiralt, A. Linke & V. Geherman), pp. 417-426.

Polasky, S., Nelson, E., Lonsdorf, E., Fackler, P. & Starfield, A. (2005) *Conserving species in a working landscape: Land use with biological and economic objectives. Ecological Applications,* **15,** 1387-1401.

R 2.9.0 software, The R project for statistical computing 2009, http://www.r-project.org/

Redfern, C. P. F. (1982) *Lapwing nest sites and chick mobility in relation to habitat. Bird Study,* **29,** 201-208.

Renting, H. & Van der Ploeg, J. D. (2001) *Reconnecting nature, farming and society: environmental cooperatives in the Netherlands as institutionnal arrangements for creating coherence. Journal of Environmental Policy Planning,* **3,** 85-101.

Richard, J. F. (1975) *Paysages, écosystèmes, environnement : une approche géographique. L'Espace Géographique,* **2,** 81-92.

Ripley, B. D. (1977) *Modelling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological,* **39,** 172-212.

Romera, A.J., Morris, S.T., Hodgson, J., Stirling, W.D. and Woodward, S.J.R., (2005) *Comparison of haymaking strategies for cow-calf systems in the Salado Region of Argentina using a simulation model. 1. Effect of herbage mass at cutting and cow stocking rate under a rigid system of management. Grass and Forage Science.* **60**, 399-408.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T. & Thies, C. (2005) *The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. Journal of Applied Ecology,* **42,** 873-882.

Rotz, C. A., Buckmaster, D. R. & Comerford, J. W. (2005) *A beef herd model for simulating feed intake, animal performance, and manure excretion in farm systems. Journal of Animal Science,* **83,** 231-242.

Rykiel, E.J., 1996. *Testing ecological models: The meaning of validation. Ecological Modelling*. **90**, 229-244.

Sabatier, R., Doyen, L. & Tichit, M. (2010) *Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. Ecological Modelling,* **221,** 1292-1300.

Sabatier, R., Grené, P., Léger, F., Doyen, L. & Tichit, M. (2010) *Concilier à long terme performances productive et écologique. Un modèle de co-viabilité pâturage - oiseaux prairiaux en marais. FaçSADe,* **30,** 4.

Sabatier, R., Kerneis, E. & Tichit, M. (2008) Designing grassland landscapes for economic or ecological priorities: application to livestock farming and birds. *Empowerment of the rural actors: a renewal of farming systems perspectives: 8th European IFSA Symposium, Clermont-Ferrand, France, 6-10 July 2008.* , pp. 581-589. Inra Sad.

Salo, E., 2003. *Effects of grazing intensity and temporal application of grazing treatments on nongame birds in north Dakota mixed-grass prairie.* South Dakota State University. 103p.

Sandercock, B. K. (2003) Estimation of survival rates for wader populations: a review of mark-recapture methods. W. c. g. Bull., pp. 163-174.

Schekkerman, H. (2008) Precocial problems: Shorebird chick performance in relation to weather, farming and predation. PhD, University of Wageningen.

Schekkerman, H., Teunissen, W. & Oosterveld, E. (2008) *The effect of 'mosaic management' on the demography of black-tailed godwit Limosa limosa on farmland. Journal of Applied Ecology,* **45,** 1067-1075.

Schekkerman, H., Teunissen, W. & Oosterveld, E. (2009) *Mortality of Black-tailed Godwit Limosa limosa and Northern Lapwing Vanellus vanellus chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. Journal of Ornithology,* **150,** 133-145.

Schils, R. L. M., de Haan, M. H. A., Hemmer, J. G. A., van den Pol-van Dasselaar, A., De Boer, J. A., Evers, A. G., Holshof, G., van Middelkoop, J. C. & Zom, R. L. G. (2007) *DairyWise, a whole-farm dairy model. Journal of Dairy Science,* **90,** 5334-5346.

Schwarz, G., Moxey, A., McCracken, D. I., Huband, S. & Cummins, R. (2008) An analysis of the potential effectiveness of a Payment-by-Results approach to the delivery of environmental public goods and services supplied by Agri-Environment Schemes. L. U. P. Group, pp. 108.

Scilab 4.2 software, Scilab Consortium 2007, http://www.scilab.org/

Shalloo, L., Dillon, P., Rath, M. & Wallace, M. (2004) *Description and validation of the Moorepark Dairy System Model. Journal of Dairy Science,* **87,** 1945-1959.

Smith, B., Holland, J., Jones, N., Moreby, S., Morris, A. J. & Southway, S. (2009) *Enhancing invertebrate food resources for skylarks in cereal ecosystems: how useful are in-crop agri-environment scheme management options? Journal of Applied Ecology,* **46,** 692-702.

SNH (2005) East Scotland Grassland Management Scheme. http://www.snh.org.uk/pdfs/NatCare/GrasslandScheme.pdf

Sparrow, A. D. (1999) *A heterogeneity of heterogeneities. Trends in Ecology & Evolution,* **14,** 422-423.

Steinfield H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, de Haan C. (2006) *Livestock's long shadow: environmental issues and options.* Food and Agriculure Organization of the United Nations, Rome 390 p

Thenail, C., Joannon, A., Capitaine, M., Souchere, V., Mignolet, C., Schermann, N., Di Pietro, F., Pons, Y., Gaucherel, C., Viaud, V. & Baudry, J. (2009) *The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. Agriculture Ecosystems & Environment,* **131,** 207-219.

Thompson, P. S., Baines, D., Coulson, J. C. & Longrigg, G. (1994) *Age at first breeding, philopatry and breeding site fidelity in the Lapwing Vanellus vanellus. Ibis,* **136,** 474-484.

Tichit, M., Doyen, L., Lemel, J. Y., Renault, O. & Durant, D. (2007) *A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. Ecological Modelling,* **206,** 277-293.

Tichit, M., Grené, P & Leger, F. (2006) Management intensity and biodiversity : is farm size the key? *. 57 th meeting of the European Animal Production Association,* Antalya.

Tichit, M., Hubert, B., Doyen, L. & Genin, D. (2004) *A viability model to assess the sustainability of mixed herds under climatic uncertainty. Animal Research,* **53,** 405-417.

Tichit, M., Ingrand, S., Moulin, C. H., Cournut, S., Lasseur, J. & Dedieu, B. (2008) Capacités d'adaptation du troupeau: la diversité des trajectoires productives est-elle un atout ? *L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores* (B. Dedieu, E. Chia, B. Leclerc, C. H. Moulin & M. Tichit), pp. 119-133. Quae, Versailles.

Tichit, M., Renault, O. & Potter, T. (2005) *Grazing regime as a tool to assess positive side effects of livestock farming systems on wading birds. animal production science,* **96,** 109-117.

Topping, C. J., Hansen, T. S., Jensen, T. S., Jepsen, J. U., Nikolajsen, F. & Odderskaer, P. (2003) *ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes*. *Ecological Modelling,* **167,** 65-82.

Trewavas, A. (2002) *Malthus foiled again and again*. *Nature,* **418,** 668-670.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) *Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management*. *Ecology Letters,* **8,** 857-874.

Uematsu, Y., Koga, T., Mitsuhashi, H. & Ushimaru, (2010) *Abandonment and intensified use of agricultural land decrease habitats of rare herbs in semi-natural grasslands*. *Agriculture Ecosystems & Environment,* **135,** 304-309.

Unified Life Model 4.0 software, ENS Paris 2002, http://www.biologie.ens.fr/~legendre/ulm/ulm.html

Vandenberghe, C., Prior, G., Littlewood, N. A., Brooker, R. & Pakeman, R. (2009) *Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland*. *Basic and Applied Ecology,* **10,** 662-670.

Vandermeer, J. & Perfecto, I. (2005) *The future of farming and conservation*. *Science,* **308,** 1257-1257.

Vandermeer, J. & Perfecto, I. (2007) *The agricultural matrix and a future paradigm for conservation*. *Conservation Biology,* **21,** 274-277.

Vayssieres, J., Guerrin, F., Paillat, J. M. & Lecomte, P. (2009) *GAMEDE: A global activity model for evaluating the sustainability of dairy enterprises Part I - Whole-farm dynamic model*. *Agricultural Systems,* **101,** 128-138.

Verdu, J. R., Crespo, M. B. & Galante, E. (2000) *Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity*. *Biodiversity and Conservation,* **9,** 1707-1721.

Verhulst, J., Kleijn, D. & Berendse, F. (2007) *Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agri-environment schemes on breeding waders*. *Journal of Applied Ecology,* **44,** 70-80.

Vickery, J. A., Bradbury, R. B., Henderson, I. G., Eaton, M. A. & Grice, P. V. (2004) *The role of agri-environment schemes and farm management practices in reversing the decline of farmland birds in England*. *Biological Conservation,* **119,** 19-39.

Vickery, J. A., Tallowin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Brown, V. K. (2001) *The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources*. *Journal of Applied Ecology,* **38,** 647-664.

Villalba, D., Ripoll, G., Ruiz, R. and Bernues, A., *Long-term stochastic simulation of mountain beef cattle herds under diverse management strategies. Agricultural Systems*. **103**, 210-220.

Waggoner, P. E. (1996) *How much land can ten billion people spare for nature? Daedalus,* **125,** 73-93.

Wallander, J. & Andersson, M. (2002) *Clutch size limitation in waders: experimental test in redshank Tringa totanus. Oecologia,* **130,** 391-395.

WallisDeVries, M. F., Laca, E. A. & Demment, M. W. (1998) *From feeding station to patch: scaling up food intake measurements in grazing cattle. Applied Animal Behaviour Science,* **60,** 301-315.

Walters, C. J. & Hilborn, R. (1978) *Ecological optimization and adaptive management. Annual Review of Ecology and Systematics,* **9,** 157-188.

Watson, M., Wilson, J. M., Koshkin, M., Sherbakov, B., Karpov, F., Gavrilov, A., Schielzeth, H., Brombacher, M., Collar, N. J. & Cresswell, W. (2006) *Nest survival and productivity of the critically endangered Sociable Lapwing Vanellus gregarius. Ibis,* **148,** 489-502.

Whittingham, M. J. & Evans, K. L. (2004) *The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. Ibis,* **146,** 210-220.

Wilson, A. M., Vickery, J. A., Brown, A., Langston, R. H. W., Smallshire, D., Wotton, S. & Vanhinsbergh, D. (2005) *Changes in the numbers of breeding waders on lowland wet grasslands in England and Wales between 1982 and 2002. Bird Study,* **52,** 55-69.

Wittig, B., Kemmermann, A. R. G. & Zacharias, D. (2006) *An indicator species approach for result-orientated subsidies of ecological services in grasslands - A study in Northwestern Germany. Biological Conservation,* **133,** 186-197.

Zabel, A. & Holm-Muller, K. (2008) *Conservation performance payments for carnivore conservation in Sweden. Conservation Biology,* **22,** 247-251.

ANNEXES

ANNEXE 1: Interactions multi-échelles entre pratiques agricoles et biodiversité : cas des oiseaux dans un agroécosystème prairial.

R. Sabatier[1,2], F. Léger[1,2], D. Durant[3] and M.Tichit[1,2]

[1] *INRA, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France*

[2] *AgroParistech, UMR 1048 SAD APT, F-75005 Paris, France*

[3] *INRA UE 57 SAD, Domaine de Saint Laurent de la Prée, 17450 Fouras, France,*

Abstract

Il existe un grand nombre d'études liant pratiques et biodiversité dans les prairies, mais celles-ci restent fragmentaires ce qui complique la recherche de solutions applicables pour concilier production agricole et conservation de la biodiversité. L'objectif de cette synthèse est de proposer une vision intégrée des interactions entre pratiques agricoles et biodiversité à différentes échelles emboitées. Pour aborder la biodiversité associée des prairies, nous nous appuyons sur le cas d'étude des oiseaux prairiaux. Nous montrons qu'à l'échelle parcellaire les activités agricoles impactent directement et indirectement les traits de vie des oiseaux. L'étude conjointe de ces deux mécanismes montre un antagonisme fort pour concilier production fourragère et conservation. Aux échelles supra parcellaires, nous montrons que les dynamiques écologiques sont dépendantes de la fragmentation et de l'hétérogénéité des paysages. La fragmentation, liée en grande partie à la conversion de prairies en terres arables, réduit la taille des patchs d'habitats disponibles pour les oiseaux. Les effets de l'hétérogénéité spatiale sur les oiseaux restent encore mal connus mais il semble que les oiseaux prairiaux bénéficient d'une hétérogénéité élevée à l'échelle du paysage. Ces effets résultent de la proportion de différents usages mis en œuvre par différentes exploitations agissant de façon non coordonnée. A ces échelles supra parcellaires, il existe une disjonction d'échelle entre processus écologiques et productifs. Les paysages agricoles sont composés d'un ensemble de parcellaires d'exploitations discontinus et des politiques de conservation efficaces doivent être pensées à l'échelle d'un ensemble d'exploitations agricoles. Un plus grand développement d'outils d'aide à la coordination nous semble nécessaire pour trouver, en conditions réelles de terrain, les niveaux d'hétérogénéité des paysages permettant le maintien des performances écologiques tout en assurant de bonnes performances productives aux exploitations.

Mots clefs : Oiseaux prairiaux, Paysage, Pâturage, fauche, Mesure Agro-Environnementale, Hétérogénéité, Fragmentation

1. Introduction

L'agriculture européenne a subi de profonds changements au cours de la deuxième moitié du 20ème siècle. A l'échelle de la parcelle, l'augmentation de la mécanisation, l'utilisation massive d'intrants et de nouvelles variétés ont entraîné des modifications des milieux agricoles dans leur intégralité (e.g. Vickery et al. 2001, Robinson et Sutherland 2002, Stoate et al. 2001). Aux échelles supra parcellaires, l'intensification des usages et la standardisation des pratiques ont provoqué une homogénéisation des paysages agricoles (e.g. Robinson et Sutherland 2002). Dans l'ensemble de l'Europe, la conjonction entre modification des pratiques à l'échelle parcellaire et homogénéisation des paysages a entrainé une dégradation des habitats des oiseaux spécialistes des milieux agricoles et une diminution sensible de leurs populations (Donald et al., 2001; Donald et al., 2006).

Pour corriger les effets négatifs de l'intensification de l'agriculture, les mesures agro-environnementales ont été mises en place par l'Union Européenne. Intégrées dans le volet « développement rural » de la PAC depuis 2000, elles permettent à des agriculteurs volontaires de recevoir des compensations financières dès lors qu'ils adoptent des pratiques jugées favorables à l'environnement, dont celles qui contribueraient à une meilleure conservation de la biodiversité. Des études récentes ont mis en évidence la faible efficacité de ces mesures (Kleijn et al., 2001; Kleijn et al., 2006; Le Roux et al., 2008). Plusieurs explications ont été proposées pour expliquer cette situation. L'évaluation ex-post du PDRN, déclinaison française du RDR européen 2000-2006[7], l'attribue au fait que chacune de ces mesures n'a touché qu'un nombre limité d'agriculteurs qui, dans le catalogue qui leur était offert, ont souvent choisi les moins exigeantes, peu susceptibles d'avoir un fort impact. Ces observations rejoignent les conclusions de Le Roux et al. (2008), signalant que les MAE ont souvent été trop mal conçues pour contrecarrer efficacement les effets négatifs de l'agriculture sur la biodiversité. Elles renvoient aussi à la deuxième raison proposée pour cet échec : ces mesures conçues à l'échelle de la parcelle ne prennent pas en compte les mécanismes agissant à l'échelle du paysage, alors que des études récentes ont mis en avant l'importance de la structure des paysages comme pilote des dynamiques écologiques en milieux agricoles (Benton et al., 2003; Tscharntke et al., 2005)

Les prairies européennes sont des milieux particulièrement intéressants pour illustrer les effets de l'intensification agricole sur la biodiversité (Vickery et al., 2001). Sur le gradient des terres à vocation agricole, ce sont les milieux les moins anthropisés accueillant un nombre considérable d'espèces végétales et animales. Ces milieux ont été façonnés par les pratiques de pâturage et de fauche. Celles-ci sont des déterminants importants de l'état du couvert végétal qui joue un rôle clef pour différents groupes d'organismes (insectes, micromammifères, oiseaux…). Sans activité agricole, les prairies se ferment et évoluent vers des milieux forestiers. A l'inverse, comme dans les autres espaces agricoles, l'intensification des pratiques entraine de fortes baisses de biodiversité. Les pratiques agricoles ont donc des effets paradoxaux sur les agroécosystèmes prairiaux car selon leur intensité elles ont un impact positif ou négatif.

[7] Evaluation ex-post du PDRN 2000-2006, volet soutien à l'agroenvironnement – MAAP/UE , 277 p + annexes.

Il existe un nombre considérable d'études liant pratiques et biodiversité dans les prairies, mais celles-ci restent fragmentaires ce qui complique l'identification de pratiques respectueuses de la biodiversité et compatibles avec des objectifs de production animale. Cette fragmentation des travaux soulève deux grands problèmes. Le premier est que la plupart des études se focalise soit sur les effets directs des pratiques, soit sur leurs effets indirects, i.e. opérant via la structure du couvert végétal, alors que ces deux types d'effets se combinent et ont des effets cumulés sur la biodiversité associée des prairies. Le second est lié au fait que l'échelle d'analyse des impacts est majoritairement celle de la parcelle, alors que des travaux récents soulignent la nécessité d'articuler également l'échelle du paysage (Tscharntke et al., 2005).

L'objectif de cette synthèse est donc de proposer une vision multi-niveaux des interactions entre pratiques et oiseaux prairiaux à différentes échelles emboitées. Nous avons choisi d'aborder la notion de biodiversité par les oiseaux spécialistes des prairies. Ces espèces constituent des modèles particulièrement intéressants pour l'étude des interactions entre pratiques agricoles et biodiversité. Les différentes étapes de leur reproduction sont intimement liées aux prairies et peuvent être influencées positivement ou négativement par les pratiques agricoles. Ceci est particulièrement net pour les étapes de nidification et d'élevage des jeunes car la plupart des oiseaux prairiaux nichent au sol et sont très dépendants de l'état du couvert. Selon l'étape de leur cycle de vie, ces espèces exploitent différentes gammes d'échelles : de la parcelle au paysage et constituent donc de bons modèles pour étudier les interactions entre production et conservation dans un ensemble d'échelles emboîtées.

La première partie décrit les effets directs et indirects de la fauche et du pâturage sur les oiseaux prairiaux à l'échelle de la parcelle. Ces effets directs et indirects montrent un antagonisme fort dans la conciliation entre production et conservation rendant les mesures de conservation difficiles. La deuxième partie met l'accent sur les disjonctions entre les échelles supra-parcellaires relatives à la production et à la conservation. Nous y détaillons différents pilotes des populations d'oiseaux prairiaux ainsi que les mécanismes de la construction des territoires agricoles. Enfin la dernière partie présente des exemples de mesures agro-environnementales aux échelles supra-parcellaires et discute leurs intérêts et leurs limites.

2. Effets des pratiques agricoles à l'échelle parcelle

A l'échelle parcellaire, les processus pilotant les interactions entre modes de gestion des prairies et oiseaux prairiaux sont relativement bien connus. Sur le plan écologique, cette échelle est celle où se déroulent les premières phases du cycle de vie des oiseaux. Sur le plan agricole, elle correspond à l'unité élémentaire de gestion. A cette échelle, pertinente tant du point de vue agricole qu'écologique, deux types d'effets des pratiques agricoles sur les traits de vie des oiseaux doivent être distingués : les effets directs tels que le piétinement des nids par les bovins (e.g. Beintema et Muskens 1987) et les effets indirects liés à l'effet du pâturage et de la fauche sur la qualité d'habitat (e.g. Vandenberghe et al. 2009, Whittingham et Evans, 2004). La plupart des études traitant de l'effet des pratiques agricoles sur les oiseaux prairiaux ont considéré séparément ces deux catégories d'effets. Ce n'est que récemment que des études ont intégré ces deux composantes de l'interaction entre modes de gestion et dynamiques d'oiseaux prairiaux (Sabatier et al., 2010).

2.1 Effets directs sur les traits de vie des oiseaux : le piétinement et la fauche

2.1.1 *Piétinement*

Le printemps est une période clef sur le plan agricole : les exploitants vont chercher à exploiter le plus possible la pousse de l'herbe qui est alors maximale. Mais c'est également la période de nidification et d'élevage des poussins, période essentielle pour le succès reproducteur des oiseaux. Les études traitant des effets directs du pâturage sur les oiseaux prairiaux concluent à un antagonisme entre maximisation du pâturage et abondance des oiseaux prairiaux. Elles préconisent des limitations du chargement au printemps (Hart et al., 2002), voire une exclusion totale du bétail à cette période (Norris et al., 1997). De telles mesures imposent de fortes contraintes sur la production fourragère car elles limitent la possibilité de valoriser au mieux la pousse de l'herbe.

Les mécanismes sous-jacents à cette baisse d'abondance en situation de fort pâturage ont été relativement bien étudiés. Le pâturage impacte directement la fécondité des oiseaux prairiaux via la destruction des nids par le piétinement. De nombreuses études ont étudié ce phénomène, soit de manière empirique (e.g. Watson et al. 2006) soit de manière expérimentale (e.g. Paine et al. 1996). En Europe, on retiendra le travail de Beintema et Muskens (1987) qui ont quantifié l'effet du piétinement sur le taux journalier de destruction des nids en fonction du type d'animal pâturant et de l'espèce d'oiseau considérée. Ces travaux, en quantifiant les effets directs du pâturage permettent d'estimer les coûts sur la fécondité associés à différents niveaux de chargement, pour différentes espèces d'oiseaux et animaux d'élevage (Figure 1).

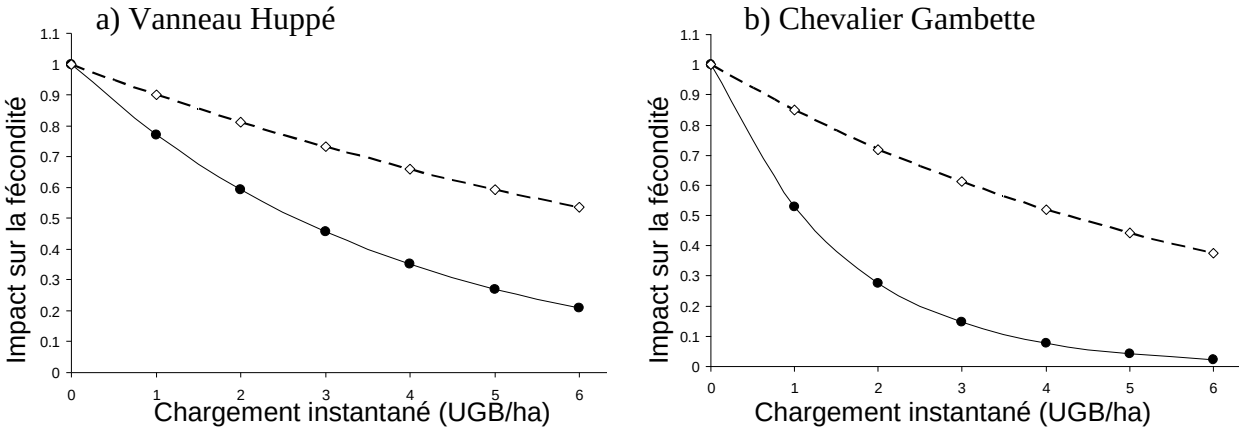


Figure 1 : Effet du chargement instantané sur la fécondité de deux espèces de limicoles, adapté de Beintema et Muskens (1987). L'impact est représenté par un coefficient de réduction de la fécondité avec 1= pas d'impact et 0= impact maximal. Les courbes pleines illustrent l'impact de vaches laitières, les courbes pointillées, celui d'ovins.

2.1.2 *Fauche*

De la même manière, la fauche a des effets directs sur les nids et les poussins. L'impact direct de la fauche sur les oiseaux varie selon l'espèce considérée, l'âge de l'oiseau et les modalités de fauche. Ainsi, Green et al. (1997) ont montré que 57% des jeunes de râle des genets (*Crex crex*) étaient tués lors d'une fauche centripète et seulement 17% lors d'une fauche centrifuge. Ils montrent également que la fauche n'a que peu d'impact sur les adultes. Dans le cas du vanneau huppé (*Vanellus vanellus*), l'impact direct

de la fauche est assez faible comparativement à celui de la prédation (Berg et al., 1992). Dans le cas des poussins de barge à queue noire (*Limosa limosa*) au Pays-Bas, (Schekkerman, 2008) montre également un impact direct limité de la fauche sur la mortalité des poussins. Ses travaux insistent plutôt sur un effet indirect de la fauche qui sera discuté au paragraphe suivant. Peu d'études se sont intéressées à l'effet direct de la fauche sur les nids. Néanmoins, Kruk et al. (1996) ont montré que, dans le cas d'oiseaux limicoles, les dates de fauche étaient trop précoces dans près de la moitié des cas mais sans évaluer les impacts de la fauche sur les traits de vie des oiseaux.

Des mesures de protection des oiseaux prairiaux visant à limiter l'impact de la fauche ont été mises en place. Le cas des mesures visant à la protection du râle des genets est relativement bien documenté (Noel et al., 2004). Elles visent à lutter contre la destruction des nids et l'augmentation de la mortalité des jeunes, par la destruction ou par la séparation des familles qu'induit la fauche. Le premier type de mesure vise à retarder les dates de fauche de manière à ce qu'elle ait lieu après les phases critiques du cycle de vie du râle des genets. La deuxième mesure consiste à procéder à des fauches centrifuges, ce qui permet de limiter l'impact de la fauche sur les juvéniles. D'autres auteurs vont encore plus loin dans leurs recommandations, proposant une fauche n'intervenant que tous les deux ans (Berg and Gustafson, 2007). De telles mesures ne vont pas sans impacter la dimension productive du système d'élevage mais cet aspect est assez peu discuté dans ces études. Si la mise en place d'une fauche centrifuge peut être envisagée sans pertes productives majeures, un retard dans les dates de fauche ou pire une fauche bisannuelle peuvent avoir de fortes conséquences sur la production fourragère.

2.2 Effets indirects sur les traits de vie des oiseaux : le pâturage et la fauche

Le développement temporel et spatial des couverts prairiaux est intimement lié au pâturage ou à la fauche. Par le biais du prélèvement de biomasse, ces usages modifient la structure du couvert végétal c'est-à-dire sa hauteur et son hétérogénéité. Ces deux variables définissent la qualité de l'habitat de nombreuses espèces d'oiseaux. Elles ont une forte influence sur le choix du site de reproduction (Milsom et al., 2000), l'alimentation (Buckingham et al., 2006) ou les risques de prédation (Whittingham and Evans, 2004) et affectent fortement les dynamiques des populations d'oiseaux prairiaux. De nombreuses études corrélatives ont quantifié les préférences des oiseaux prairiaux en relation avec l'état des couverts prairiaux. Elles montrent que les exigences des oiseaux concernent deux caractéristiques principales du couvert : sa hauteur moyenne et son hétérogénéité. Sur le cas des limicoles par exemple, les différentes espèces ont des préférences variées allant d'un couvert ras (<15 cm) et homogène pour le Vanneau huppé *Vanellus vanellus* à des couverts plus hauts (> 25cm) présentant une forte hétérogénéité pour la Bécassine des marais *Gallinago gallinago* (revue dans Durant et al. 2008b). On notera d'ailleurs que ce rôle central de l'état du couvert végétal n'est pas spécifique aux oiseaux prairiaux ; comme le souligne la synthèse de Rook et al. (2004), la création et le maintien d'une hétérogénéité structurelle du couvert prairial est le principal mécanisme par lequel les herbivores au pâturage favorisent la biodiversité des prairies.

2.2.1 Pâturage et fauche : des effets contrastés sur la qualité d'habitat

Les parcelles destinées à la fauche ont d'abord une phase continue de développement du couvert qui peut assez rapidement devenir haut et dense lorsque les parcelles sont fertilisées. Elles subissent au cours du printemps des changements d'états brusques se traduisant par une réduction instantanée de la hauteur et une homogénéisation de la structure du couvert végétal. Au contraire, le pâturage ne se fait pas de manière homogène sur la prairie et différentes synthèses pointent le rôle majeur du pâturage pour créer des communautés végétales hétérogènes du point de vue de leur structure et de leur composition, susceptibles d'accueillir un grand nombre d'espèces animales et végétales (Pykala, 2000; Rook et Tallowin, 2003; Rook, et al., 2004; Tallowin, et al., 2005a; Tallowin, et al., 2005b). Comme l'ont montré Rook et al. (2004), l'effet du pâturage sur l'état du couvert végétal est fortement dépendant de l'espèce pâturant. Ainsi, les bovins tendent à pâturer préférentiellement les zones où le couvert végétal est moins développé (Hirata et al., 2002). Les ovins préfèrent des patchs plus faiblement pâturés (Garcia, 2003). Les effets du pâturage sur la structure et la hauteur du couvert sont également fonction des modes d'exploitation, c'est-à-dire des périodes et des niveaux de prélèvement (Béranger et Micol 1981). Le pâturage a également d'importants effets sur la dynamique temporelle de croissance du couvert, pendant et après la période de séjour des animaux dans les parcelles (Voisin, 1957), de ce fait la hauteur d'herbe avant et après pâturage est un indicateur important pour le pilotage de la ressources alimentaire pour les troupeaux (Duru et al. 2008). Les pratiques de pâturage et de fauche en orientant la dynamique et l'état du couvert prairial constituent donc un déterminant majeur de la qualité de l'habitat pour les oiseaux prairiaux.

2.2.2 *Impact sur les ressources alimentaires*

L'intensification des modes de gestion des prairies est couplée à une baisse de diversité et d'abondance des invertébrés, pouvant être à l'origine de la baisse récente des effectifs d'oiseaux inféodés aux milieux agricoles (Benton et al., 2002). Un grand nombre d'études a quantifié les effets des modes de gestion sur les populations d'arthropodes (insectes et d'arachnides) des prairies pâturées (Tab 1). La majeure partie de ces études s'est intéressée à l'impact d'une hausse du chargement sur ces populations. Des traits communs ont été observés selon les différents taxons étudiés. Le pâturage, en favorisant l'hétérogénéité du couvert entraine à faible chargement une hausse de la diversité en arthropodes. Lorsque le chargement est plus important, le couvert s'homogénéise et la diversité diminue. Concernant les effets sur l'abondance, les résultats sont moins clairs mais il semble qu'un fort chargement ait également un effet négatif (Dennis et al., 2008). Un deuxième effet du pâturage sur les arthropodes est lié au piétinement, qui entraine un compactage du sol limitant l'abondance des arthropodes telluriques (Cole et al., 2008). Globalement un fort pâturage conduit à une simplification des communautés d'insectes. Il s'avère bénéfique pour les espèces d'arthropodes fréquentant préférentiellement les couverts d'herbe rase, alors que pour d'autres espèces les niveaux maximaux d'abondance et de diversité sont atteints dans des végétations plus développées caractéristiques de prairies faiblement pâturées (revue dans Swengel, 2001 ; Van Wieren, 1998; Wallis De Vries, 1998; Suominen & Danell, 2006).

Tab 1. Réponse de la richesse spécifique et de l'abondance de différentes communautés d'arthropodes à une hausse de chargement dans les prairies pâturées

Groupe taxonomique	Richesse spécifique	Abondance	Chargement	Auteurs
Arachnides	Baisse	Stable	Chargements variables pour maintenir différentes hauteurs d'herbe	(Dennis et al., 2001)
Coléoptères	Baisse	Baisse	Chargements variables pour maintenir différentes hauteurs d'herbe	(Dennis et al., 2002)
Coléoptères	Baisse	Baisse	1.5 UGB/ha contre 5.5 UGB/ha	(Kruess and Tscharntke, 2002)
Diptères	Baisse	Baisse	0.76UGB/ha, 0.67UGB/ha, 0.01 UGB/ha	(Ryder et al., 2005)
Hémiptères	Baisse	Baisse	Présence contre absence de pâturage	(Hartley et al., 2003)
Hétéroptères	Baisse	Stable	1.5 UGB/ha contre 5.5 UGB/ha	(Kruess and Tscharntke, 2002)
Homoptères	Baisse	Stable	1.5 UGB/ha contre 5.5 UGB/ha	(Kruess and Tscharntke, 2002)
Hyménoptères	Baisse	Stable	1.5 UGB/ha contre 5.5 UGB/ha	(Kruess and Tscharntke, 2002)
Lépidoptères	Hausse	?	Hauteurs d'herbe utilisées comme indicateurs de la pression de pâturage	(Poyry et al., 2006)

Du point de vue des oiseaux, si un couvert végétal peu développé entraine une plus faible abondance en ressources alimentaires, il facilite en revanche la recherche et l'accès à la nourriture. Etudiant le pipit farlouse (*Anthus pratensis*), Vandenberghe et al. (2009) ont montré que l'accessibilité des ressources jouait un plus grand rôle dans le choix du site de nidification que l'abondance des ressources alimentaires. Une prairie favorable du point de vue alimentaire est donc celle qui présente un bon compromis entre quantité d'arthropodes et facilité d'accès à ces arthropodes (Buckingham et al., 2006).

Les modes de gestion des prairies jouent aussi un rôle important sur la disponibilité alimentaire pour les oiseaux s'alimentant de graines. La gestion intensive des prairies entraine une perte de biodiversité floristique qui réduit la disponibilité en graines au cours de l'année (Wilson et al., 1999). Evans et al. (2005) montrent qu'aux fortes intensités de pâturage tout comme en l'absence de pâturage, les œufs de pipit farlouse sont plus petits qu'au niveau intermédiaire de pâturage. Ces résultats suggèrent une disponibilité maximale des ressources alimentaires aux intensités intermédiaires de pâturage. La fauche quant à elle est souvent pratiquée trop tôt pour permettre l'égrainage des plantes (McCracken et Tallowin, 2004).

2.2.3 *Effet sur le risque de prédation*

L'impact de la prédation sur les populations d'oiseaux de milieux agricoles est un sujet très discuté et des travaux récents soulignent que certaines pratiques pourraient faciliter la prédation. Ottvall (2005) la décrit comme la première cause de mortalité chez les limicoles en prairie humide. Newton (2004), pour sa part, estime que la prédation n'est qu'un facteur secondaire de la diminution de population de ces oiseaux, dont l'intensification des pratiques reste la cause principale. Ces deux hypothèses ne sont toutefois pas exclusives, il est en effet probable, comme l'indiquent Wittingham et Evans (2004), que l'intensification des pratiques agricoles, en modifiant les caractéristiques d'habitats facilite la prédation et défavorise les populations d'oiseaux. En situation de forte densité de prédateurs et de fort pâturage, Van der Wal et Palmer (2008) constatent un changement de comportement territorial des

oiseaux limicoles pouvant être lié une baisse de succès reproducteur. Ils avancent l'hypothèse d'une interaction entre intensité pâturage et densité de prédateurs. Shekkerman (2008) montre un fort effet de l'interaction entre fauche et pression de prédation dans le cas de la Barge à queue noire. La fauche, en modifiant la hauteur d'herbe et la structure du couvert rend les poussins très vulnérables à la prédation avec une augmentation de 40% de leur mortalité.

Un couvert végétal homogène et bas offre aux oiseaux et à leurs prédateurs une meilleure visibilité. Selon l'espèce prise en compte et sa stratégie de défense, cela peut être un avantage ou un inconvénient (Durant et al., 2008b). En effet, une bonne visibilité permet de voir les prédateurs mais aussi d'être vu par eux. En termes de hauteur d'herbe, 15 espèces parmi les 20 prises en compte dans le Farmland Bird Index recherchent un habitat avec une hauteur d'herbe plutôt faible dans les prairies où ils se nourrissent (Whittingham and Evans, 2004). Les différences de préférences en termes de hauteur d'herbe ont été reliées à la taille des oiseaux. Ainsi, Söderström et al. (2001) montrent que les petits oiseaux (<30g) sélectionnent préférentiellement les prairies fortement pâturées alors que les gros oiseaux (>30g) préfèrent des prairies plus modérément pâturées. Concernant la structure, un couvert hétérogène permettant une bonne visibilité et offrant ponctuellement des abris est préféré par les oiseaux limicoles à un couvert homogène (Vickery et al., 2001).

2.3 *Intégration des deux types d'effets et implication pour la gestion*

Les effets directs et indirects que nous avons présentés ici illustrent bien les difficultés relatives à la conservation des oiseaux dans les agroécosystèmes prairiaux. Les activités d'élevage et plus particulièrement le pâturage sont indispensables pour générer les hauteurs d'herbe et les niveaux d'hétérogénéité de couvert favorables aux oiseaux. Toutefois, le pâturage peut avoir aussi des effets directs fortement délétères sur les populations d'oiseaux.

Peu d'études se sont intéressées conjointement aux effets directs et indirects du pâturage sur les oiseaux prairiaux. Par une approche de modélisation Sabatier et al. (2010) montrent que les séquences de pâturage les plus favorables aux oiseaux limicoles sont celles d'intensités intermédiaires. Elles permettent de générer un couvert adapté aux exigences de ces oiseaux tout en évitant le piétinement des nids et donc des impacts négatifs sur la fécondité. Il est possible de concilier des effets indirect positif et des effets directs négatifs en jouant sur la temporalité et sur l'intensité des séquences de pâturage (Figure 2). Un pâturage d'automne entrainant un démarrage tardif de la pousse de l'herbe au printemps suivant permet de retarder la mise à l'herbe et limite ainsi le risque de piétinement des nids. Un pâturage de fin de printemps et début d'été consomme le stock de biomasse non pâturée au printemps et peut alors compenser une partie des pertes pour l'élevage liées au faible pâturage de printemps. La gestion des intensités et des périodes de pâturage est donc un levier majeur de la conservation des oiseaux limicoles. Les stratégies de pâturage générant des hauteurs d'herbe favorables à l'alimentation et la protection des poussins en fin de printemps tout en limitant le piétinement des nids en début de printemps sont cependant peu nombreuses. Elles peuvent exiger des ajustements de la conduite des prairies difficiles à mettre en place dans un contexte de production donné. Dans les prairies permanentes du marais Poitevin par exemple, les éleveurs utilisent principalement les prairies pour un pâturage de printemps et seulement 2% des parcelles assurent à la

fois un couvert suffisamment ras et un faible piétinement pour être favorables au Vanneau huppé (Sabatier et al., 2010). Dans ce contexte, généraliser des modes de gestion des prairies favorables aux limicoles demande bien plus que des ajustements à la marge de la conduite des prairies et implique de repenser la place de ces prairies dans les systèmes de production.

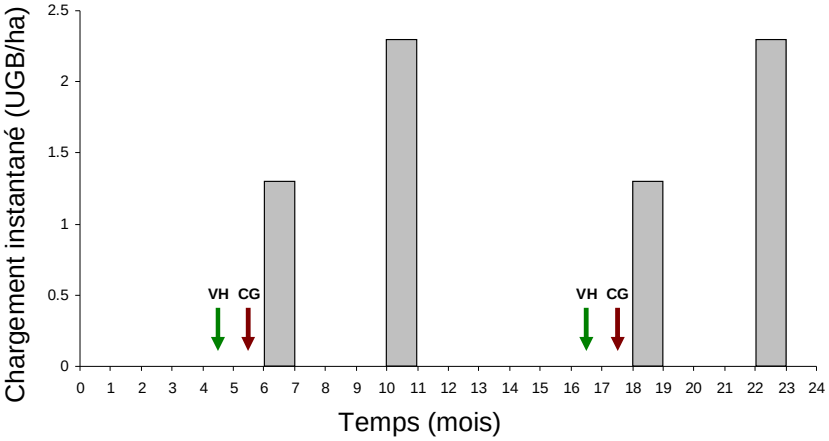


Figure 2. Exemple de séquence de pâturage (sur deux ans) permettant de générer des hauteurs d'herbe favorables à deux limicoles tout en limitant le piétinement des nids (d'après Sabatier et al. 2010). Les périodes de nidification du Vanneau huppé sont indiquées par une flèche verte, celles du Chevalier gambette, par une flèche rouge.

3 Des échelles supra-parcellaires disjointes pour les processus productifs et écologiques

Aux niveaux supra-parcellaires, il n'existe pas d'échelle commune aux processus écologiques et productifs. Du point de vue des oiseaux prairiaux, différentes échelles peuvent être considérées. Il s'agit d'un emboîtement concentrique d'espaces de plus en plus grands depuis la parcelle et ses bordures jusqu'au paysage. Le paysage est ici considéré dans le sens qui lui est donné par l'écologie du paysage, une entité spatiale continue et cohérente sur le plan écologique (Burel et Baudry, 1999) ou encore une vision spatialisée de l'écosystème (Richard, 1975). Du point de vue de la production, l'entité cohérente est l'exploitation agricole. Son territoire est généralement discontinu. Les structures paysagères aux différentes échelles supra parcellaires sont pilotées par l'interaction de facteurs naturels et de contraintes propres à chaque exploitation agricole. C'est donc l'interaction entre des décisions de gestion prises au niveau d'un ensemble d'exploitations parties prenantes d'un territoire agricole qui détermine la composition et la structure du paysage et donc l'interaction entre production et conservation.

3.1 Echelle écologique continue : le paysage

Les échelles paysagères sont considérées comme des déterminants majeurs des dynamiques de population des espèces à fortes mobilité telles que les oiseaux. Les études soulignent les difficultés pour saisir et tester les multiples interactions entre agriculture et oiseaux prairiaux. Pour l'instant, ces études ont pour la plupart consisté en des corrélations entre différentes métriques d'habitats et des abondances ou des richesses spécifiques (e.g. Gunnarson et al. 2006, Moreira et al. 2005). A l'échelle du paysage dans son intégralité, trois variables clefs sont souvent mesurées pour expliquer l'abondance et la richesse spécifique des populations d'oiseaux : la proportion des différents usages, la taille des patchs d'habitat et l'hétérogénéité des paysages.

La proportion d'habitats favorables est le premier levier qui vienne à l'esprit lorsque l'on parle de conservation à l'échelle du paysage. Les études quantitatives ayant trait à la proportion d'habitats sont peu nombreuses et illustrent logiquement le caractère attractif des prairies pour les oiseaux prairiaux. Berg et al. (1992) étudient la proportion des différents habitats dans des territoires de courlis cendrés (Eurasian Curlew, *Numenius arquata*) et mettent en évidence une plus grande proportion de prairies dans les zones fréquentées par les courlis que dans les zones témoins. Atkinson et al. (2002), étudiant les compositions des paysages sélectionnés par différentes espèces d'oiseaux agricoles en fonction de la saison, montrent un gradient de préférences dans la proportion de prairies selon les espèces.

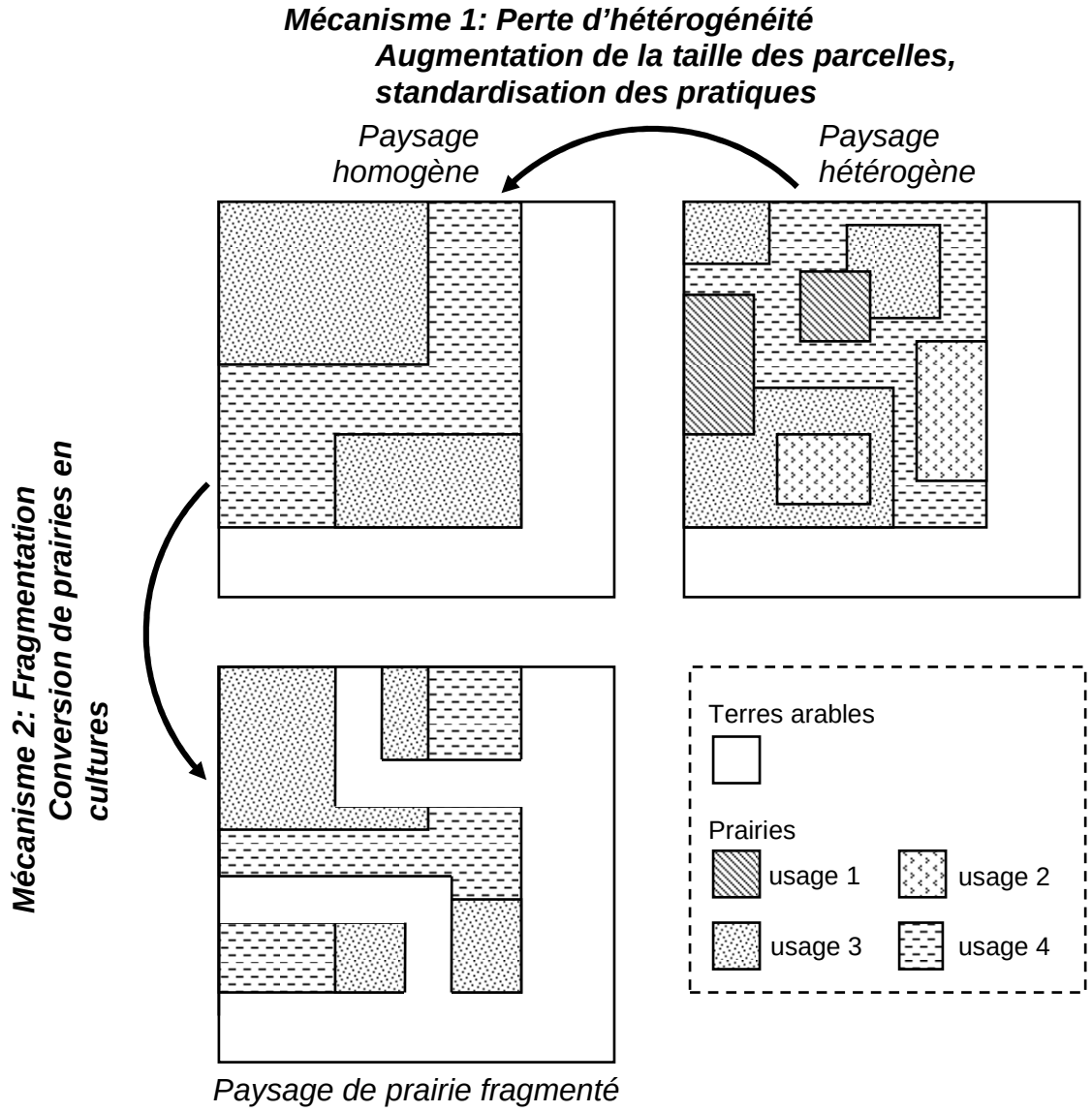


Fig 4. Différents mécanismes spatiaux liés à l'intensification de l'agriculture en paysages de prairies. Le mécanisme 1, la perte d'hétérogénéité correspond à une réduction de la complexité de leur agencement spatial. Le mécanisme 2, la fragmentation correspond à une augmentation de la complexité spatiale entre usages générant des habitats favorables (prairies) et usages générant des habitats défavorables (terres arables).

Au-delà de la proportion des usages, deux mécanismes principaux liés à la structure du paysage pilotent également les processus écologiques : la fragmentation et l'hétérogénéité des paysages (Figure 4). Fragmentation et hétérogénéité des paysages sont deux concepts se référant à la complexité de la structure des paysages. Le terme de fragmentation est utilisé dans le cas schématique de paysages composés d'habitats favorables au sein d'une matrice d'habitats défavorables. Ce concept se réfère à la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur and Wilson, 1967) et aux approches de métapopulations (Hanski, 1998). Le terme d'hétérogénéité quant à lui, est utilisé dans le cas de paysages complexes dans lesquels tous les habitats contribuent de façon variable, aux dynamiques écologiques. Ce concept est mobilisé dans des approches de type écologie du paysage (Forman, 1995).

Deux explications aux effets négatifs de la fragmentation sont généralement avancés (Fahrig, 2003). La première est liée à la taille des patchs qui est fortement corrélée à la densité d'une espèce (Connor et al., 2000). Dans le cas des oiseaux limicoles de prairies européennes, Gunnarson et al. (2006) ont confirmé cette dépendance à la taille du patch, en montrant la corrélation des densités de 16 espèces d'oiseaux Charadriiformes à des métriques de paysages. Toutefois, ils n'apportent pas d'explication sur les mécanismes impliqués dans ces corrélations. Dans le cas d'autres oiseaux coloniaux, en Amérique du nord, il a pu être montré expérimentalement que la plus forte attractivité des grands patchs était due à la présence de congénères qui attirent les nouveaux arrivants (Fletcher, 2009). La deuxième explication est liée aux effets de bord, les zones en périphérie des patchs offrant généralement des habitats de moins bonne qualité. Au-delà de la taille proprement dite, la forme du patch revêt une importance capitale dans la sélection des sites par les oiseaux prairiaux (Helzer and Jelinski, 1999). Ces auteurs montrent une forte corrélation négative entre la richesse spécifique, l'abondance et le ratio périmètre/surface des patchs.

L'hétérogénéité des paysages est souvent présentée comme une variable clef de la diversité des communautés d'oiseaux en milieux agricoles (Benton et al., 2003). Cependant peu d'études se sont intéressées à ce phénomène dans le cas spécifique des oiseaux prairiaux. Tichit et al. (2005), à partir de mesures d'abondance de 3 espèces de limicoles et de mesures d'intensité du pâturage dans 500 parcelles, montrent qu'il est nécessaire de maintenir une diversité de mode de gestion dans un paysage pour répondre à la multiplicité des exigences des différentes espèces d'oiseaux. Bien qu'ils n'aillent pas jusqu'à une quantification des gammes d'hétérogénéité favorables, ces auteurs signalent l'importance de la prise en compte de la structure du paysage et de l'agencement spatial des usages dans une politique de conservation axée sur une communauté d'oiseaux. Une diversité de modes de gestion a également un intérêt pour fournir les ressources nécessaires aux différentes étapes du cycle de vie d'une même espèce. Ainsi dans le cas d'espèces nidifuges comme les oiseaux limicoles, les jeunes quittent le nid dès la naissance pour se nourrir par leurs propres moyens. Cette étape du cycle de vie peut s'accompagner de mouvements importants, de l'ordre de plusieurs centaines de mètres (Redfern, 1982; Johansson et Blomqvist, 1996; Kruk et al., 1997). A cette échelle peuvent alors émerger des phénomènes de complémentarité entre des habitats générés par différents usages agricoles. Des habitats sont dits complémentaires au sens donné par Dunning et al (1992) si chaque usage fournit une partie des ressources indispensables à une espèce donnée. Dans le cas présent, il peut par exemple

s'agir d'un site de nidification et d'un site d'élevage des poussins. La disponibilité d'habitat favorable pour l'élevage des poussins à proximité du site de nidification revêt une grande importance. Une forte hétérogénéité du paysage et donc la disponibilité d'une diversité de ressources à proximité du site de nidification est alors un atout majeur pour les oiseaux.

D'autres mécanismes, liés plus indirectement aux activités agricoles impactent aussi les populations d'oiseaux aux échelles supra-parcellaires. C'est le cas des structures d'origine anthropiques pouvant servir de perchoirs aux prédateurs tels que les murs de pierres, les clôtures ou les bâtiments qui influent sur les choix des sites de nidifications des oiseaux (Milsom et al., 2000; Wallander et al., 2006). De la même manière, le choix du site de nidification est également impacté par la présence de haies (Milsom et al., 2000), d'arbres isolées (Galbraith, 1989) ou encore par la proximité de route plus ou moins fréquentées (Durant et al. 2008a). Au-delà de l'effet des pratiques agricoles proprement dites l'effet de telles structures sur les oiseaux peut être fort. Ces risques sont cependant très peu pris en compte à ce jour dans le choix des sites où implanter prioritairement les mesures de conservation (Melman et al., 2008).

3.2 Echelle productive discontinue : le territoire d'exploitation

L'interaction entre les objectifs stratégiques de l'éleveur, les contraintes physiques de son parcellaire et les variations de son environnement définit l'allocation des usages aux différentes parcelles du territoire d'une exploitation. Selon son projet de production, l'agriculteur planifie l'usage de chaque parcelle sur la base de ses caractéristiques propres et de sa place dans le système d'élevage (Coleno et Duru, 1998). La planification initiale doit toutefois s'adapter aux conditions exogènes (e.g. climat mais aussi marché ou évolutions réglementaires). En cours d'année, il est fréquent que l'éleveur modifie les usages de certaines parcelles ou ait recours à des parcelles n'ayant pas fait l'objet de pré-affectation. Cette phase d'ajustement en temps réel des usages est appelée pilotage (Coléno et Duru, 2005). C'est par le pilotage que les usages finaux et les modes de gestion des différentes parcelles sont déterminés.
L'allocation des usages aux différentes parcelles est très dépendante des contraintes propres au parcellaire de l'exploitation. Morlon et Benoit (1990) distinguent deux types de contraintes orientant le choix des usages alloués aux parcelles. Les premières sont liées au terrain en lui-même. Elles peuvent soit être d'ordre physique (type de sol, topographie,…) soit d'ordre contractuel ou juridique. Les deuxièmes sont liées à la structure du territoire. Elles comprennent des contraintes telles que l'éloignement des parcelles au siège de l'exploitation ou les difficultés d'accès pour le matériel agricole. Au sein de cet ensemble de contraintes il existe un certain espace de liberté pour l'agriculteur induisant des risques et des coûts plus ou moins grands (Havet et al., 2005). C'est en jouant sur ces marges de manœuvres que des politiques de conservation peuvent être mises en place.

4. Concilier production et conservation aux échelles supra-parcellaires

Les politiques de conservation aux échelles supra parcellaires demandent de prendre en compte ces interactions entre parcelles dont les déterminants sont multi-niveaux. La plupart des mesures de conservation s'attachent à l'échelle de la parcelle mais certaines ont pris en compte la totalité du système d'exploitation. C'est le cas par exemple des Opérations Locales Agri-Environnementales

(OLAE) mises en place dans le Marais Poitevin en France à la fin des années 80. Ces mesures étaient contractées au niveau de l'exploitation dans son ensemble et concernaient l'ensemble de l'atelier de prairies de marais (Léger et al., 1996). Ce type de mesure à été un premier pas vers des mesures de conservation à l'échelle territoriale.

Les territoires d'exploitation sont généralement discontinus et fragmentés et l'échelle du territoire d'exploitation n'est pas suffisamment englobante pour inclure pleinement les différentes échelles propres aux processus écologiques. C'est bien à l'échelle d'une somme de territoires d'exploitations que doivent être pensées les mesures de conservation aux échelles supra-parcellaires.

Les premières mesures agro-environnementales développées à l'échelle du territoire ont été mises en place aux Pays-Bas dans le cadre de la conservation de la barge à queue noire (*Limosa limosa*) au milieu des années 2000. Ces mesures de gestions, appelées mesures de gestion des mosaïques d'habitats (« mosaic management ») sont ciblées sur l'augmentation de l'hétérogénéité des paysages agricoles. Les gestionnaires se coordonnent pour générer des paysages offrant des conditions favorables aux différentes étapes de la phase de reproduction de la Barge à queue noire. Ce type de mesure peut par exemple permettre de contourner l'antagonisme entre piétinement et hauteur d'herbe évoqué en première partie de cet article en séparant dans l'espace les sites favorables aux différentes étapes du cycle de vie des oiseaux. Penser des mesures de conservation incluant plusieurs exploitations agricoles a également un autre avantage. En s'appuyant sur plusieurs territoires d'exploitations différents, les marges de manœuvres propres à chaque exploitation se cumulent et rendent plus facile la mise en place des niveaux d'hétérogénéité recherchés. La première évaluation écologique de ce type de mesure (Schekkerman et al., 2008) a montré qu'il permettait l'augmentation de la productivité des barges à queue noires mais n'était pas encore suffisant pour assurer le maintien à long terme des populations. La principale limite à ce type de mesures de conservation est la coordination entre les différents acteurs. Dans le cadre de cette mesure, elle se fait via un système d'information géographique qui couplé à un modèle de population de Barges à queue noire permet d'évaluer l'impact des modes de gestion et de leur agencement sur l'habitat de ces oiseaux (Melman, 2010). Au-delà de l'exactitude de la prédiction des effets des usages sur les populations d'oiseaux, c'est la capacité à fédérer les acteurs autour d'un projet de gestion collectif qui importe le plus dans ce type de démarche.

La prise en compte de l'ensemble du paysage nécessite toutefois des interactions entre les agriculteurs et les autres acteurs du territoire allant au-delà des simples règles de marché ou de l'application de mesures réglementaires (Papy et Torre, 2003). La coordination entre ces acteurs dépend fortement de leur implication dans le projet agro-environnemental local et des interactions qu'ils entretiennent au-delà de celui-ci. Dans un autre contexte, induisant un fort intérêt commun, les agriculteurs fédérés dans des coopératives agricoles ont géré de manière efficace des questions similaires d'allocation spatiale d'usages agricoles (Hannachi et al. 2009). Cependant, un cadre réglementaire qui imposerait des coordinations techniques a de grandes chances d'être inopérant, en l'absence d'une construction territoriale englobante partagée par les acteurs, qui intègre et revendique une dimension agro-environnementale (Léger et al., 2006).

5. Conclusion

Les effets des pratiques d'élevage sur les oiseaux prairiaux sont fondamentalement des processus multi-échelles. Les mécanismes sous-jacents sont relativement bien connus à l'échelle parcellaire mais l'intégration des effets directs et indirects est assez récente et fait apparaître des contradictions entre ces deux effets. Un changement d'échelle permet d'envisager une séparation spatiale de ces deux types d'effets et d'inclure des mécanismes supra parcellaires dans la réflexion sur les modalités de la conciliation. Ces mécanismes supra parcellaires sont encore méconnus mais certaines pistes se dessinent. Les paysages les plus favorables aux oiseaux prairiaux semblent être des paysages de prairie peu fragmentés et relativement hétérogènes. De tels paysages ne peuvent qu'être le fruit de mesures de conservation ciblées sur un ensemble d'exploitations agricoles et incluant les autres acteurs du territoire. La mesure de gestion des mosaïques d'habitats est un exemple prometteur d'une telle mesure définie à l'échelle du territoire qui valorise les complémentarités entre exploitations et entre usages.

Un plus grand développement d'outils d'aide à la coordination nous semble cependant nécessaire pour trouver, en conditions réelles de terrain, les niveaux d'hétérogénéité des paysages qui maintiennent des performances écologiques tout en assurant de bonnes performances productives aux exploitations. Les dimensions écologiques et techniques inhérentes à cet objectif de conciliation production agricole-conservation de la biodiversité sont, nous l'avons vu, difficiles à appréhender. Elles se trouvent de ce fait paradoxalement marginalisées, au profit souvent de dimensions politiques ou économiques plus générales. De tels outils permettraient de replacer au cœur du débat entre acteurs les objets naturels et techniques, dont « l'oubli » devient parfois un facteur de blocage (Callon, 1986).

Bibliographie

Andren, H., Delin, A. & Seiler, A. (1997) *Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements*. *Oikos,* **80,** 193-196.

Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Vickery, J. A. (2002) *Large-scale patterns of summer and winter bird distribution in relation to farmland type in England and Wales*. *Ecography,* **25,** 466-480.

Beintema, A. J., G.J.D.M, Muskens (1987) *Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grassland*. *Journal of Applied Ecology,* **24,** 743-758.

Benton, T. G., Bryant, D. M., Cole, L. & Crick, H. Q. P. (2002) *Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades*. *Journal of Applied Ecology,* **39,** 673-687.

Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. (2003) *Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology & Evolution,* **18,** 182-188.

Beranger, C. & Micol, D. (1981) *Use of grass by cattle at pasture. Importance of stocking rate and grazing system*. *Fourrages***,** 73-93, 122.

Berg, A. & Gustafson, T. (2007) *Meadow management and occurrence of corncrake Crex crex*. *Agriculture Ecosystems & Environment,* **120,** 139-144.

Berg, A., Lindberg, T. & Kallebrink, K. G. (1992) *Hatching success of lapwings on farmland – differences between habitats and colonies of different size*. *Journal of Animal Ecology,* **61,** 469-476.

Buckingham, D. L., Peach, W. J. & Fox, D. S. (2006) *Effects of agricultural management on the use of lowland grassland by foraging birds*. *Agriculture Ecosystems & Environment,* **112,** 21-40.

Burel, F. & Baudry, J. (1999) *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc, Paris.

Callon, M. (1986) *Some elements of Sociology of translation – domestication of the scallops and the fishermen of St-Brieuc Bay*. *Sociological Review Monograph***,** 196-233.

Cole, L. J., Morton, R., Harrison, W., McCracken, D. I. & Robertson, D. (2008) *The influence of riparian buffer strips on carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblage structure and diversity in intensively managed grassland fields*. *Biodiversity and Conservation,* **17,** 2233-2245.

Coleno, F. C. & Duru, M. (1998) *Gestion de production en systèmes d'élevage utilisateurs d'herbe : une approche par atelier*. *Etudes et recherches sur les systèmes agraires et le développement,* **31,** 45-61.

Coléno, F. & Duru, M. (2005) *L'apport de la gestion de production aux sciences agronomiques. Le cas des ressources fourragères Nature Sciences Sociétés,* **13,** 247-257.

Connor, E. F., Courtney, A. C. & Yoder, J. M. (2000) *Individuals-area relationships: The relationship between animal population density and area*. *Ecology,* **81,** 734-748.

Dennis, P., Aspinall, R. J. & Gordon, I. J. (2002) *Spatial distribution of upland beetles in relation to landform, vegetation and grazing management*. *Basic and Applied Ecology,* **3,** 183-193.

Dennis, P., Skartveit, J., McCracken, D. I., Pakeman, R. J., Beaton, K., Kunaver, A. & Evans, D. M. (2008) *The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland*. *Journal of Applied Ecology,* **45,** 279-287.

Dennis, P., Young, M. R. & Bentley, C. (2001) *The effects of varied grazing management on epigeal spiders, harvestmen and pseudoscorpions of Nardus stricta grassland in upland Scotland. Agriculture Ecosystems & Environment,* **86,** 39-57.

Donald, P. F., Green, R. E. & Heath, M. F. (2001) *Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences,* **268,** 25-29.

Donald, P. F., Sanderson, F. J., Burfield, I. J. & van Bommel, F. P. J. (2006) *Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. Agriculture Ecosystems & Environment,* **116,** 189-196.

Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. (1992) *Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos,* **65,** 169-175.

Durant, D., Tichit, M., Fritz, H. & Kerneis, E. (2008a) *Field occupancy by breeding lapwings Vanellus vanellus and redshanks Tringa totanus in agricultural wet grasslands. Agriculture Ecosystems & Environment,* **128,** 146-150.

Durant, D., Tichit, M., Kerneis, E. & Fritz, H. (2008b) *Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. Biodiversity and Conservation,* **17,** 2275-2295.

Duru, M., Cruz, P. & Magda, D. (2008) La conduite des couverts prairiaux, source de flexibilité. *Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires* (B. Dedieu, E. Chia, C. H. Moulin, B. Leclerc & M. Tichit), pp. 57-71. Editions Quae, Paris.

Evans, D. M., Redpath, S. M., Evans, S. A., Elston, D. A. & Dennis, P. (2005) *Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. Biology Letters,* **1,** 322-325.

Fahrig, L. (2003) *Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics,* **34,** 487-515.

Fletcher, R. J. (2009) *Does attraction to conspecifics explain the patch-size effect? An experimental test. Oikos,* **118,** 1139-1147.

Forman, R. T. T. (1995) Some general principles of landscape and regional ecology *Landscape Ecology,* **10,** 133-142.

Galbraith, H. (1989) *Arrival and habitat use by Lapwings Vanellus vanellus in the early breeding season. Ibis,* **131,** 377-388.

Garcia, F. (2003) Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie pâturée par des ovins. Th. de 3° cycle, INA P-G.

Green, R. E., Tyler, G. A., Stowe, T. J. & Newton, A. V. (1997) *A simulation model of the effect of mowing of agricultural grassland on the breeding success of the corncrake (Crex crex). Journal of Zoology,* **243,** 81-115.

Gunnarsson, T. G., Gill, J. A., Appleton, G. F., Gíslason, H., Gardarsson, A., Watkinson, A. R. & Sutherland, W. J. (2006) *Large-scale habitat associations of birds in lowland Iceland: Implications for conservation. Biological Conservation,* **128,** 265-275.

Hannachi, M., Coleno, F. C. & Assens, C. (2009) Collective strategies and coordination for the management of coexistence: the case studies of Alsace and western South of France. *4th*

International conference on coexistence between genetically modified (GM) and non-GM based agricultural supply chains, pp. 13. Melbourne, Australia.

Hanski, I. (1998) *Metapopulation dynamics. Nature,* **396,** 41-49.

Hart, J. D., Milsom, T. P., Baxter, A., Kelly, P. F. & Parkin, W. K. (2002) *The impact of livestock on Lapwing Vanellus vanellus breeding densities and performance on coastal grazing marsh. Bird Study,* **49,** 67-78.

Hartley, S. E., Gardner, S. M. & Mitchell, R. J. (2003) *Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. Journal of Applied Ecology,* **40,** 793-803.

Havet, A., Pons, Y. & Kerneis, E. (2005) *Evaluer les contraintes spatiales à l'utilisation des prairies et les marges de manoeuvres des exploitationsface à des demandes environnementales. Un exemple d'OLAE en Vendée. Les Cahiers de la multifonctionnalité,* **5,** 43-55.

Helzer, C. J. & Jelinski, D. E. (1999) *The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. Ecological Applications,* **9,** 1448-1458.

Hirata, M., Sato, R. & Ogura, S. (2002) *Effects of progressive grazing of a pasture on the spatial distributions of herbage mass and utilization by cattle: A preliminary study. Ecological Research,* **17,** 381-393.

Johansson, O. C. & Blomqvist, D. (1996) *Habitat selection and diet of lapwing Vanellus vanellus chicks on coastal farmland in SW Sweden. Journal of Applied Ecology,* **33,** 1030-1040.

Kleijn, D., Baquero, R. A., Clough, Y., Diaz, M., De Esteban, J., Fernandez, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Johl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E. J. P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T. M. & Yela, J. L. (2006) *Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. Ecology Letters,* **9,** 243-254.

Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R. & Gilissen, N. (2001) *Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. Nature,* **413,** 723-725.

Kruess, A. & Tscharntke, T. (2002) *Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. Biological Conservation,* **106,** 293-302.

Kruk, M., Noordervliet, M. A. W. & terKeurs, W. J. (1996) *Hatching dates of waders and mowing dates in intensively exploited grassland areas in different years. Biological Conservation,* **77,** 213-218.

Kruk, M., Noordervliet, M. A. W. & terKeurs, W. J. (1997) *Survival of black-tailed godwit chicks Limosa limosa in intensively exploited grassland areas in The Netherlands. Biological Conservation,* **80,** 127-133.

Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Estrade, J. R., Sarthou, J. P. & Trommetter, M. (2008) Agriculture et biodiversité, valoriser les synergies. pp. 116. INRA.

Léger, F., Meuret, M., Bellon, S., J-P., C. & G., G. (1996) Elevage et territoire : quelques enseignements des opérations locales agri-environnementales dans le sud-est de la France. *Rencontres Recherche Ruminants*, pp. 13-20. Paris.

Léger, F., Vollet, D. & G., U. (2006) *The difficult match between a territorial policy instrument and the industry-centered tradition of French agricultural policy: the Land Management Contract. International review of administrative sciences,* **72,** 405-420.

MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

McCracken, D. I. & Tallowin, J. R. (2004) *Swards and structure: the interactions between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. Ibis,* **146,** 108-114.

Melman, T. C. P. (2010) A web-based tool for tailor made management for meadow birds. *Agri-environment schemes - what have they achieved and where do we go from here?* A. o. a. biologists. Leicester.

Melman, T. C. P., Schotman, A. G. M., Hunink, S. & de Snoo, G. R. (2008) *Evaluation of meadow bird management, especially black-tailed godwit (Limosa limosa L.), in the Netherlands. Journal for Nature Conservation,* **16,** 88-95.

Milsom, T. P., Langton, S. D., Parkin, W. K., Peel, S., Bishop, J. D., Hart, J. D. & Moore, N. P. (2000) *Habitat models of bird species' distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes. Journal of Applied Ecology,* **37,** 706-727.

Moreira, F., Beja, P., Morgado, R., Reino, L., Gordinho, L., Delgado, A. & Borralho, R. (2005) *Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. Multifunctional agriculture,* **109,** 59-74.

Morlon, P. & Benoit, M. (1990) *Methodology for farm field pattern study Agronomie,* **10,** 499-508.

Newton, I. (2004) *The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. Ibis,* **146,** 579-600.

Noel, F., Deceuninck, B., Mourgaud, G. & Broyer, J. (2004) Plan national de restauration du Râle des genets pp. 63. LPO.

Norris, K., Cook, T., Odowd, B. & Durdin, C. (1997) *The density of redshank Tringa totanus breeding on the salt-marshes of the Wash in relation to habitat and its grazing management. Journal of Applied Ecology,* **34,** 999-1013.

Ottvall, R. (2005) *Boöverlevnad hos strandängshäckande vadare: den relativa betydelsen av predation och trampskador av betesdjur. Ornis Svecica,* **15,** 89-96.

Paine, L., Undersander, D. J., Sample, D. W., Bartelt, G. A. & Schatteman, T. A. (1996) *Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. Journal of Range Management,* **49,** 294-300.

Papy, F. & Torre, A. (2003) *Quelles organisations territoriales pour concilier production agricole et gestion des ressources naturelles ? Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement,* **33,** 151-169.

Poyry, J., Luoto, M., Paukkunen, J., Pykala, J., Raatikainen, K. & Kuussaari, M. (2006) *Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. Oikos,* **115,** 401-412.

Pykala, J. (2000) *Mitigating human effects on European biodiversity through traditional animal husbandry. Conservation Biology,* **14,** 705-712.

Redfern, C. P. F. (1982) *Lapwing nest sites and chick mobility in relation to habitat. Bird Study,* **29,** 201-208.

Richard, J. F. (1975) *Paysages, écosystèmes, environnement : une approche géographique. L'Espace Géographique,* **2,** 81-92.

Robinson, R. A. & Sutherland, W. J. (2002) *Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology,* **39,** 157-176.

Rook, A. J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M. F., Parente, G. & Mills, J. (2004) *Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review. Biological Conservation,* **119,** 137-150.

Rook, A. J. & Tallowin, J. R. B. (2003) *Grazing and pasture management for biodiversity benefit. Animal Research,* **52,** 181-189.

Sabatier, R., Doyen, L. & Tichit, M. (2010) *Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. Ecological Modelling,* **221,** 1292-1300.

Schekkerman, H. (2008) Precocial problems: Shorebird chick performance in relation to weather, farming and predation. PhD, University of Wageningen.

Schekkerman, H., Teunissen, W. & Oosterveld, E. (2008) *The effect of 'mosaic management' on the demography of black-tailed godwit Limosa limosa on farmland. Journal of Applied Ecology,* **45,** 1067-1075.

Soderstrom, B., Part, T. & Linnarsson, E. (2001) *Grazing effects on between-year variation of farmland bird communities. Ecological Applications,* **11,** 1141-1150.

Stoate, C., Boatman, N. D., Borralho, R. J., Carvalho, C. R., de Snoo, G. R. & Eden, P. (2001) *Ecological impacts of arable intensification in Europe. Journal of Environmental Management,* **63,** 337-365.

Suominen, O. & Danell, K. (2006) Effects of large herbivores on other fauna. *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (K. Danell, R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor), pp. 383-412. Cambridge University Press.

Swengel, A. B. (2001) *A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. Biodiversity and Conservation,* **10,** 1141-1169.

Tallowin, J. R. B., Rook, A. J. & Rutter, S. M. (2005a) *Impact of grazing management on biodiversity of grasslands. Animal Science,* **81,** 193-198.

Tallowin, J. R. B., Smith, R. E. N., Goodyear, J. & Vickery, J. A. (2005b) *Spatial and structural uniformity of lowland agricultural grassland in England: a context for low biodiversity. Grass & Forage Science,* **60,** 225-236.

Tichit, M., Durant, D. & Kerneis, E. (2005) *The role of grazing in creating suitable sward structures for breeding waders in agricultural landscapes Livestock production science,* **96,** 119-128.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) *Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. Ecology Letters,* **8,** 857-874.

van der Wal, R. & Palmer, S. C. F. (2008) *Is breeding of farmland wading birds depressed by a combination of predator abundance and grazing? Biology Letters,* **4,** 256-258.

van Wieren, S. E. (1998) Effects of large herbivores upon the animal community. *Grazing and conservation management* (M. F. Wallis De Vries, J. P. Bakker & S. E. Van Wieren), pp. 185-214. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.

Vandenberghe, C., Prior, G., Littlewood, N. A., Brooker, R. & Pakeman, R. (2009) *Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland. Basic and Applied Ecology,* **10,** 662-670.

Vickery, J. A., Tallowin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Brown, V. K. (2001) *The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. Journal of Applied Ecology,* **38,** 647-664.

Voisin, A. (1957) *Productivité de l'herbe,* Flammarion edn.

Wallander, J., Isaksson, D. & Lenberg, T. (2006) *Wader nest distribution and predation in relation to man-made structures on coastal pastures. Biological Conservation,* **132,** 343-350.

Wallis de Vries, M. F. (1998) Large herbivores as key factors for nature conservation. *Grazing and conservation management* (M. F. Wallis De Vries, J. P. Bakker & S. E. Van Wieren), pp. 1-20. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Watson, M., Wilson, J. M., Koshkin, M., Sherbakov, B., Karpov, F., Gavrilov, A., Schielzeth, H., Brombacher, M., Collar, N. J. & Cresswell, W. (2006) *Nest survival and productivity of the critically endangered Sociable Lapwing Vanellus gregarius. Ibis,* **148,** 489-502.

Whittingham, M. J. & Evans, K. L. (2004) *The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. Ibis,* **146,** 210-220.

Wilson, J. D., Morris, A. J., Arroyo, B. E., Clark, S. C. & Bradbury, R. B. (1999) *A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agriculture Ecosystems & Environment,* **75,** 13-30.

ANNEXE 2: Designing grassland landscapes for economic or ecological priorities: application to livestock farming and birds

Rodolphe Sabatier, INRA UMR 1048 SAD APT, AgroParisTech 16 rue Claude Bernard 75231 Paris cedex 05, France, (rodolphe.sabatier@agroparistech.fr)
Eric Kernéïs, INRA UE 57 SAD, Domaine de Saint Laurent de la Prée, 17450 Fouras, France, (eric.kerneis@stlaurent.lusignan.inra.fr)
Muriel Tichit, INRA UMR 1048 SAD APT, AgroParisTech 16 rue Claude Bernard 75231 Paris cedex 05, France, (muriel.tichit@agroparistech.fr)

Abstract

Grassland birds are facing increasing threats due to the intensification of agricultural practices. Grazing or mowing can have negative and positive effects on wader dynamics at field scale and land use distribution influences these dynamics at landscape scale. The aim of this study was to assess the ecological and economic performances of several agricultural landscapes composed by different farm types. Based on a database from the Marais Poitevin (France), farm types were characterised using several indicators of management intensity and were used to generate several hypothetical landscapes which were compared to the current landscape according to their ecological and economic performances. A stage structured stochastic model was developed to asses the long term effects of grazing and mowing practices on ground nesting birds on contrasted landscapes. A simplified version of the meta-population model made it possible to asses the importance of the mowing/grazing ratio on bird dynamics in a grassland landscape. Stocking rate per hectare of main fodder area proved itself to be a good indicator of farm management intensity and four farm types were identified. Landscapes comprising either large or small extensive farms were the most efficient on an ecological viewpoint but small extensive farms had on average the poorest economic performances. From these results it was inferred that landscapes made off large extensive farms were more likely to reconcile economic and ecological priorities. However, accounting for the social aspects of farming calls attention to the potential role of small extensive farms in sustainable management of grassland landscapes.

Keywords *Grassland birds, Grazing, Landscape, Mowing, Sustainable farming*

Introduction

Recent changes in European agriculture have led to increasing threats on farmland biodiversity (Donald et al., 2006). Decline is particularly obvious concerning specialized farmland birds (Julliard, 2003). Grassland birds have also undergone severe population decline mainly due to the loss of grassland areas through conversion to arable land (Duncan et al., 1999) and the degradation of grassland habitats through intensification of agricultural practices (Vickery et al., 2001). Assuring suitable habitat quality for remaining grasslands in agricultural landscapes is of key concern in order to counteract biodiversity decline.

In grasslands, grazing and mowing practices implemented by livestock farms are important drivers of habitat quality for grassland birds at field scale (Tichit et al., 2005a). Although grazing can have negative direct effects on ground nesting birds through nest trampling (Watson et al., 2006), it is however necessary in order to generate suitable grass height for the long term maintenance of bird populations (Tichit et al., 2007). Connectivity between fields with suitable habitat quality is also important as it can facilitate or impede movement of birds among resource patches during chick rearing (Redfern, 1982). At a landscape scale, connectivity varies with the level of intensification of farming systems (Baudry et al., 2003) and factors such as land cover distribution and internal farm rules of land allocation play an essential role in determining connectivity. In grassland areas, the share of mowing in the landscape affects the spatial configuration of a habitat mosaic and the proportion of different habitats (suitable and unsuitable) determining the carrying capacity for several species. Several kinds of data suggest that the link between management and habitat quality at field scale is driven by factors acting at upper scale (Durant et al., 2008). For instance, farm characteristics, such as size and intensity of main fodder area, are likely to be important drivers of habitat quality, notably if small or large farms do not implement the same management intensity at field scale and do not generate at landscape scale the same types of habitat mosaics (Tichit et al., 2006). Ecological performance of a landscape is thus driven by complex interactions between agricultural practices at the field scale and agronomical and economic constraints at the farm scale (Durant et al., 2008). However, the question whether biodiversity may benefit from a few large versus several small farms is still unclear.

In a grassland landscape, with high priority for bird species conservation, we tackle this question in a long term perspective by developing a dynamic modeling framework to predict viable strategies for the management of two ground nesting bird species (lapwings and redshanks) on a grassland landscape. This model should help us to predict how biodiversity friendly livestock farming is likely to shape an agricultural landscape and to asses to what extend economic and ecological priorities can be conciliated.

Material and methods

Using several indicators, we qualified the degree of management intensity in the main four farm types found in a marshland area (marais Poitevin, France). We generated different hypothetical landscapes based on different proportions of these farm types. These landscapes were used to compare contrasted scenarios of landscape change over time reflecting a specialisation of the landscape with each farm type. We added a reference scenario (denoted "marshland") where each farm type kept its present share in the landscape so as to test a landscape that would not evolve from current situation. For each landscape, economic and ecological performances were assessed. Economic performance was qualified by the economic size of the farm and ecological performances were based on a model of population dynamic of ground nesting birds.

Farm types

We used a database comprising 893 fields belonging to 46 farms involved in agri-environmental schemes, 687 of which were located in a marshland area. This database included several descriptors at the farm scale and data on grazing and mowing practices at field scale. In a former study Tichit et al.(2006) classified these farms in four different types on the basis of two criteria. The first one traduced the level of intensity of main fodder area (MFA), it is expressed by the ratio between average stocking rate (expressed in livestock units, LU) and main fodder area (expressed in ha). It made it possible to classified farms in extensive (<1.4 LU/ha MFA) and intensive ones (>1.4 LU/ha MFA). The second one corresponded to useable farm area (UFA), with three levels of farm size (100, 170 and 220 ha of UFA respectively). Combining both criteria led to four types of farms referred to as "*small intensive*", "*small extensive*", "*medium extensive*" and "*large extensive*".

In addition to previous criteria, five additional criteria were defined in order to qualify the degree of management intensity on the different farm types. They corresponded to the following ratios: maize silage area / main fodder area (MS/MFA), temporary grassland area / main fodder area (TG/MFA), permanent grassland area / main fodder area (PG/MFA), main fodder area / useable farm area (MFA/UFA), livestock units / area of permanent grasslands (LU/PG). These ratios gave a more accurate distinction between farm types in terms of management intensity of the different components of the fodder system. For each ratio, we ranked farm types from the most extensive to the most intensive one. Then we calculated the average ranking value for each farm type so as to classify them according to an intensity gradient.

In a second step, we used economic data to assess the economic performance of the four types of farms. We relied on the economic size (ES) which is a good indicator of the farm gross margin. Combined with ecological performance (see below), this enabled us to discus potential changes over time of landscapes under ecologic or economic priorities.

Suitability of marshland fields for birds

We qualified all fields on the basis of grazing and mowing impacts on the dynamic of the two wader species. For each bird species, we distinguished suitable and unsuitable fields on the basis of the status of its population after 15 years. A given field was qualified as unsuitable if the population probability of quasi-extinction (population reduced by 80% after 15 years) exceeded 0.05 on an homogeneous landscape composed of this type of field only. We relied on a stage structured stochastic population model previously developed by Tichit et al. (2007) to assess bird dynamics. We used a Population Viability Analysis (Ferriere et al., 1996) to assess the effects of grassland management on each wader population. On this basis mown fields could be qualified as unsuitable. To qualify grazed fields, we incorporated the effect of nest trampling by cattle on wader fecundity in Tichit et al. (2007) model. High stocking densities during nesting month have negative effects on ground nesting birds. Beintema et al. (1987) predicted the effect of one livestock unit on the daily survival rate of eggs for four waders species including lapwings and redshanks. Bareiss et al. (1986) modelled the relationship linking stocking density, grazing duration and nest trampling. Based on both studies, we assessed the effect of stocking density on the fecundity of lapwings and redshanks. The suitability of grazed fields was therefore defined by stocking density during nesting months. We computed the fecundity threshold leading to a probability of quasi extinction of 0.05. These thresholds were then linked to the corresponding cattle density to define maximal cattle density ensuring the suitability of grazed fields for each wader species. Combining the effects on each wader, fields were then classified in five types: mowed (M), grazed and unsuitable for both waders (G), grazed and suitable for lapwings (GL), grazed and suitable for redshanks (GR) and grazed and suitable for both waders (GLR).

Ecological performance of marshland landscape

To assess ecological performances of marshland landscape, we built a meta-population model of redshanks and lapwings (*Fig 1*). For each wader species, three populations corresponding to three habitats (mown, grazed suitable and grazed unsuitable) were defined. Demographic parameters of each wader were defined in relation with grazing and mowing practices in these habitats. Fecundity was assumed to be higher in mown grassland as nests are not affected by cattle trampling and mowing operation occurs after egg hatching. On grazed fields, juvenile survival was assumed to be higher than that in mown grassland so as to reflect the positive effects of grazing on habitat structure (grass height and sward heterogeneity). In suitable grazed grassland, reduction in fecundity was defined by the effect on wader fecundity of a cattle density equal to the threshold of suitability. In unsuitable grazed grassland, fecundity took the value defined by the average cattle density of these fields (*Tab 1*).

Population dynamic was defined by the following relationship

$$N_i(t+1) = L_i N_i(t)$$

Where L_i is the stochastic matrix of bird dynamics and N_i the population size of species i. This matrix includes adult survival, reproduction (fecundity and juvenile survival) and movements among habitats.

Philopatry of waders is not well known. It seems that waders usually come back to the same area to breed each year (Thompson et al., 1994). But at a smaller scale (field scale), philopatry of waders is still poorly understood. Several hypotheses about the movement patterns of waders among habitats were therefore examined

- No movement for both adults and chicks
- Philopatry: chicks can move during rearing period but adult always breed on their birth place
- No philopatry: chicks can move during rearing period and adults breed on a random site

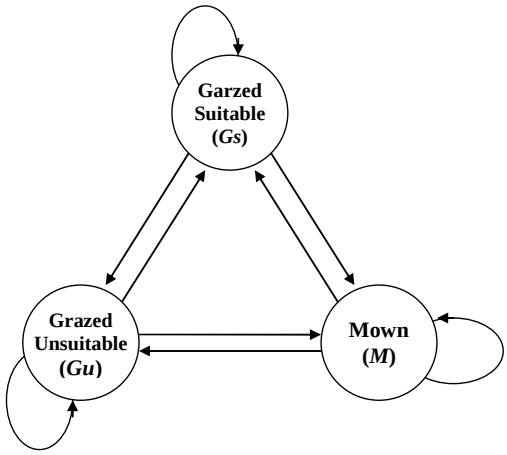


Fig 1. Schematic representation of the meta-population model. Circles stand for sub-populations corresponding to the habitat mentioned; arrows correspond to transitions between two sub-populations or within a same sub-population from year n to year n+1. Each arrow stands for adult transitions (probability of movement and survival) and reproduction (fecundity, chick survival and probability of movement of chicks).

Tab 1. Values of demographic parameters depending on wader species and type of field (f_i being the optimal clutch size of species i, with $f_{lapwings} = 4.2$ and $f_{redshanks} = 4.2$

		Lapwing		Redshank	
Type of field	**Code**	**Fecondity**	**Juv. survival**	**Fecondity**	**Juv. survival**
Mown	MG	f i	0.1	f i	0.1
Grazed unsuitable	G	0.4 * f i	0.45	0.15 * f i	0.35
Grazed suitable for Lapwings	GL	0.7 * f i	0.45	0.15 * f i	0.35
Grazed suitable for Redshanks	GR	0.4 * f i	0.45	0.5 * f i	0.35
Grazed suitable for both waders	GLR	0.7 * f i	0.45	0.5 * f i	0.35

Influence of the proportion of mown grassland

Both grazing and mowing can have negative effects on the demography of birds. Grazing affects fecundity through nest trampling and mowing affects juvenile survival because in such habitat the continuous development of vegetation height throughout spring generates tall vegetation cover impeding chick movements and increasing foraging costs (Devereux et al., 2004). As rearing areas differ from nesting ones, juvenile survival depends on the proportion of habitats in the whole landscape and not only in the nesting habitat. To asses the effect of the proportion of mowed fields in the landscape on wader populations, we used a simplified version of the meta-population model including two habitats only: mown and suitable grazed fields. We considered juvenile movement and reproduction on the site of birth i.e. philopatry hypothesis.

Results

Description of farm types

The five new indicators of management intensity showed a positive correlation with LU/MFA in all farm types excepted in medium extensive ones (Fig 2.a). Medium extensive farms showed a less obvious correlation and seemed to be farmed in a different way than the others. Indeed, the low proportion of maize silage tended to indicate an extensive management but stocking rate was quite high and livestock feeding system was highly dependent on grassland resources (both temporary and permanent). Consequently, permanent grasslands were managed more intensively than in large extensive farms. However the average ranking value of each farm type still classified them in the same order as the ranking based on the LU/MFA indicator only (Fig 2.b). Consequently, the previous classification of farms seemed to be a good assessment of management intensity.

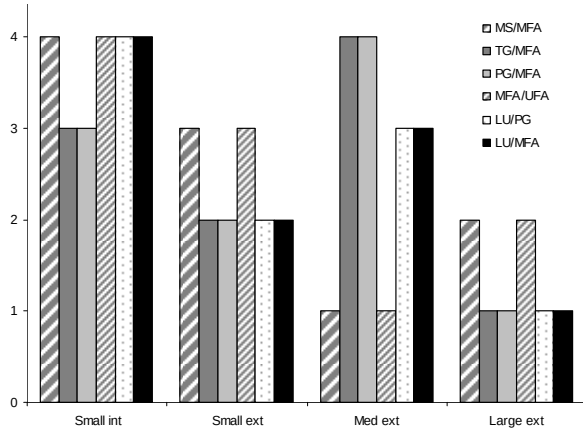


Fig 2.a. Ranking of the four farm types according to different indicators of management intensity of the fodder system. For each indicator a ranking value of one stands for the most extensive

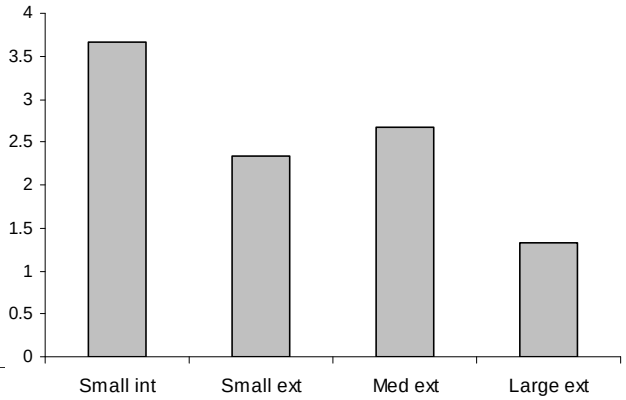


Fig 2.b. Average ranking of the four farm types according to different indicators of management intensity of the fodder system

Economic performances of defined farm types

The database allowed us to compute the economic performance of each farm type (*Fig 3*). Small intensive farms were still close to medium extensive ones but the economic performance of large extensive farms was higher than that of small intensive ones. Small intensive farms had a large variability between maximal and minimal economic performances. They had the highest maximal economic performance. On average, large extensive farms had the best economic performances whereas small extensive ones only reached poor performances, with the highest variability.

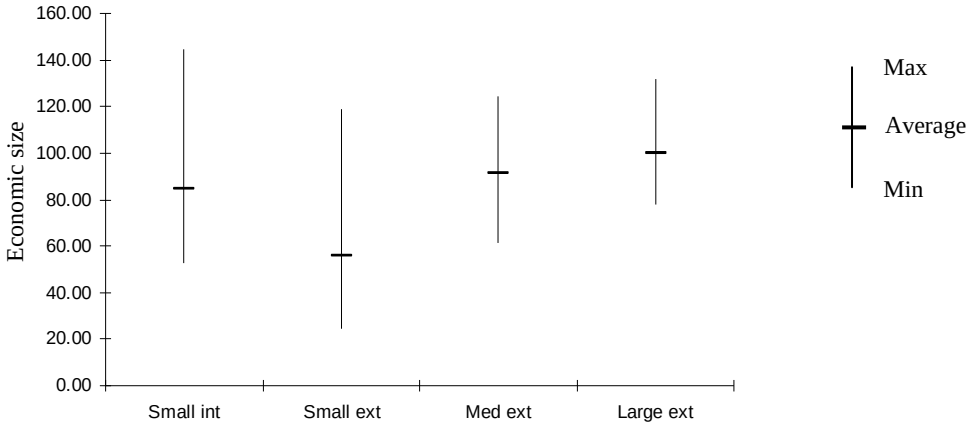


Fig 3. Economic sizes of the four farm types.

Comparison of different landscapes involving varying proportion of farm types

The actual marshland landscape included one third of suitable fields (Tab 2.). More fields were suitable for lapwings than for redshanks whatever the landscape. Landscapes composed of only one type of farm could be divided in two categories. Landscapes of small extensive and large extensive farms seemed to be more suitable for both waders species while landscapes composed of small intensive and medium extensive farms appeared to be less favourable. Landscape composed of small and large extensive farms showed similar proportions of suitable and unsuitable fields. Small intensive and medium extensive farms differed in the composition of unsuitable grasslands. Landscape with small intensive farms had a high proportion of mown pastures and half of their grazed grasslands were suitable for waders. Those with medium extensive farms had a lower proportion of mown grasslands but most of their grazed grasslands were not suitable for waders. Landscapes with medium extensive farms only were the less suitable ones. This situation was likely to be linked with the general intensive use of permanent grasslands.

Tab 2. Share of the five grassland fields in different landscapes composed of different farm types and in the actual marshland landscape

	Small int	Small ext	Med ext	Large ext	Unclas. farms	Marshland
Grazed (Lapwing)	19.35	20.73	12.66	25.57	10.94	19.94
Grazed (Redshank)	4.30	2.91	0.00	5.11	0.00	3.06
Grazed (Lap. Red).	5.38	18.18	10.13	12.50	15.63	13.83
Total suitable	***29.03***	***41.82***	***22.78***	***43.18***	***26.56***	***36.83***
Grazed	23.66	25.09	37.97	22.73	9.38	24.31
Mown	47.31	33.09	39.24	34.09	64.06	38.86
Total unsuitable	***70.97***	***58.18***	***77.22***	***56.82***	***73.44***	***63.17***

Ecological performances of landscapes types

The actual marshland landscape showed relatively good ecological performances (Tab 3). If the hypothesis chosen for the movement of birds had an influence on the absolute population sizes, it had little impact on the relative abundance of waders. As expected, the ecological performance of landscapes was mainly driven by the proportion of suitable and unsuitable grasslands. Landscapes could be grouped in two types. The first one was composed of large and small extensive farms reaching the best ecological performances. Their ecological performances were close to that of the marshland landscape. The second group was composed of small intensive and medium extensive farms with lower ecological performances.

Tab 3.a. Lapwing population size after 15 years for the five scenarios and for three movement patterns of bird

	Small int	Small ext	Med ext	Large ext	Marshland
No movement	34	39	33	39	38
Philopatry	28	35	32	34	32
No philopatry	25	31	26	31	29

Tab 3.b *Redshank population size after 15 years for the five scenarios and for three movement patterns of bird*

	Small int	Small ext	Med ext	Large ext	Marshland
No movement	18	21	17	20	20
Philopatry	41	46	44	45	44
No philopatry	27	26	25	26	27

Influence of the proportion of mown grasslands

The effect of the proportion of mown grassland on wader population sizes at 15 years did not show a linear relationship with bird population sizes at 15 years (*Fig 4*). On the ecologic viewpoint, there was an optimal proportion of mown grassland in the landscape which differed between lapwings and redshanks. This optimum was reached with 10% of mown pastures in the landscape for lapwings and 20% for redshanks. This was due to differences in waders' demographic parameters. Under the philopatric hypothesis, juvenile survival was the same for every chick, independently from their birth place. Movement of chicks made the juvenile survival only dependant of the proportion of different habitats at the landscape scale. Waders nesting on mown grasslands had thus an optimal fecundity and their juvenile survival took an average value between grazed and mown grassland survival whereas waders nesting on grazed grassland had a lower fecundity but the same average survival. The optimum proportion of mown parcels in the landscape illustrates the trade off between a large carrying capacity for waders on mown grasslands and a good average juvenile survival (penalized by a too high proportion of mown grasslands). To define the trade-off between conservation of redshanks and lapwings, we defined the proportion of mown grasslands leading for each wader to a population of 95% of their maximal population. The best strategies for the conservation of both waders were those with a proportion of mown grasslands varying between 10% and 20%.

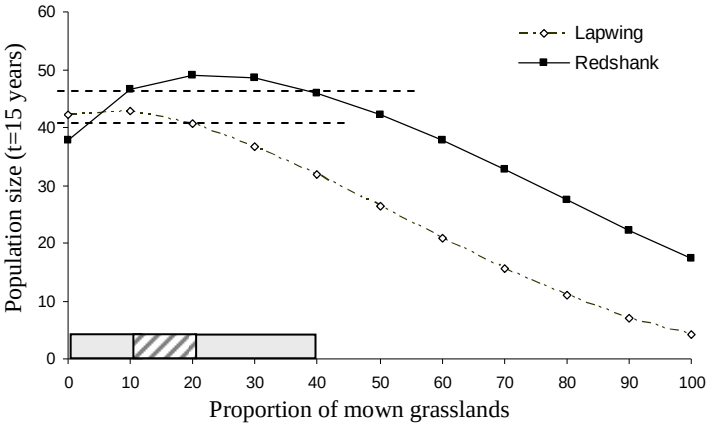


Fig 4. Effects of the proportion of mown grasslands in landscape on the population size of lapwings and redshanks after 15 years. Strategies leading to 95% or more of the maximal population of each wader are shown with dotted lines. The hatched box corresponds to the proportion of mown grasslands leading at least to 95% of the maximal population of both waders, grey boxes to this proportion concerning one wader species only

This results explained why under the philopatry hypothesis, medium extensive farms (with 39% of mown grasslands) had better ecological performances than small intensive farms (47% of mown fields). Although ecological performances of both farm types were similar under the *No philopatry* or *No movement* hypothesis, differences in proportions of the two unsuitable grassland types (mown and unsuitable grazed) led to differences in ecological performances.

Discussion

Low ecological performances?

Ecological performances indicated a general decline in wader populations (*Tab 3*). This result suggests that landscapes were not fully optimal for waders. Wader dynamics was calibrated in order to maintain each population to 100 individual in an hypothetical optimal habitat. However agricultural landscapes are not fully optimal as they are shaped by production constraints. It is therefore normal to observe such a declining trend. Such a population size is however likely to be important in a meta-population context where small populations can play a major role in recolonisation dynamics.

Moreover, reduction in fecundity in suitable grazed fields was set to the value of the maximum cattle density observed on these fields. This means that the effect of trampling by cattle is likely to be over valued, leading to a pessimistic view of population trends. This is coherent with a conservation approach, which aim is to avoid extinction of the studied population and therefore pays more attention to worst case situation.

Model limitations

Effects of agricultural practices on wader demography were assessed through their impact on juvenile survival and adult fecundity. We did not take into account their effects on nest site selection. Indeed a too high grass height early in spring can also be unfavourable during nest site selection. However, empirical data on grazing regimes in this area showed that grass height at this time mainly depends on late autumn grazing (Tichit et al., 2005b) and spring mowing is often associated with a few days of grazing in previous autumn. We therefore hypothesized that nest site selection is not under the influence of any factor. This point should be studied more precisely, notably when mowed fields are heavily fertilised, a situation which is likely to accelerate early spring grass growth and therefore generate unfavourable tall swards.

As for many PVA, the main weakness of this model still remains its lack of validation. Its strength lies in the qualitative results showing that the effect of cattle trampling on bird breeding success seems to be properly assessed as the predicted impacts are very similar to those predicted by (Green, 1986). Furthermore, the declining trend for both species in the marshland landscape is qualitatively congruent with trends reported for both species in France and the United Kingdom. It should be kept in mind that like with any model, results should be seen as a starting point for reflecting on complex trade-offs and not as an absolute truth.

Farm size and sustainable development

Large extensive and small extensive farms seem to be the most efficient on the ecological viewpoint. Large farms are the most efficient on the economic viewpoint. From this result, we argue that they are more able to reconcile economic and ecologic performances. Moreover large farms present several advantages in a conservation perspective. Farm size is often correlated with farmer participation to agri-environmental schemes (Wilson, 1997). This situation seems to be true in our case study as studied farms were all involved in agri-environmental schemes and had a higher UFA than that measured in national and regional statistics (Agreste, 2005). This correlation can be explained by several factors. First, transaction costs seem to be major drivers of agri-environmental scheme participation (Falconer, 2000) and large farms induce lower transaction costs. As each farm represents a wider total farmed area, a conservation policy focussing on large farms would imply fewer interlocutors, and therefore a better efficiency through a reduction in transaction costs. Secondly, farmers reaching the best economic performances are often better linked to professional networks and are more likely to take advantage of new regulations thanks to their better level of information. Conversely, farmers that do not follow the average behaviour (pluri-activity, small farms,…) are often cut from technical networks (Mundler et al., 2004). These different accesses to technical information are also leading to lower transaction costs with large farms. Finally, in large extensive farms low stocking rates and larger fodder area give more degrees of freedom and more flexibility in the management of grasslands. Such farms are likely to be less constrained to adopt management prescriptions. This situation may explain why farmers of large farms have been reported to accept changes more likely and to be often “happy” with agri-environmental schemes (Falconer, 2000). Therefore, environmental friendly policies seem to be more cost-effective in large farms.

Conclusion

Sustainability of an activity is defined by its ecological, economic and social performances. We studied here the ecological and economic aspects and showed that large extensive farms were the most efficient ones. On the social viewpoint, the situation shows a slightly different pattern. Small farms play an important part in integrating their owners in social networks. Farmers of small farms are often the poorest ones and would be cut from society without their activity. Farming allows them to share a common activity with other farmers and build links with them through trading and labour force exchange (Laurent et al., 1998). On our study, large extensive farms seem to be more likely to reach both ecological and economic priorities but they may not be efficient on a social aspect. Considering that economic function is not always a priority for farmers (Laurent et al., 1998) and that small extensive farms have good ecological performances and are expected to have better social performances, the role of small extensive farms in conservation policies should not be under valued.

References

Agreste. (2005). Online data.2007 http://agreste.maapar.lbn.fr/ReportFolders/ReportFolders.aspx

Bareiss, L.J., P. Schulz and F. Cuthery, 1986. Effects of short-duration and contunuous grazing on Bob-white and Wild Turkey nesting. *Journal of Range Management*, 39,3, 259-60.

Baudry, J., Burel, F., Aviron, S., Martin, M., Ouin, A., Pain, G. & Thenail, C., 2003. Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecology*, 18,3, 303-14.

Beintema, A.J., G.J.D.M, Muskens, 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grassland. *Journal of Applied Ecology*, 24,3, 743-58.

Devereux, C.L., McKeever, C.U., Benton, T.G. & Whittingham, M.J., 2004. The effect of sward height and drainage on Common Starlings Sturnus vulgaris and Northern Lapwings Vanellus vanellus foraging in grassland habitats. *Ibis*, 146, 115-22.

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J. & van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 116,3-4, 189-96.

Duncan, P., Hewison, A.J.M., Houte, S., Rosoux, R., Tournebize, T., Dubs, F., Burel, F. & Bretagnolle, V., 1999. Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. *Journal of Applied Ecology*, 36,1, 11-23.

Durant, D., Tichit, M., Kernéïs, E. & Fritz, H., 2008. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. *Biodiversity and Conservation*.

Falconer, K., 2000. Farm-level constraints on agri-environmental scheme participation: a transactional perspective. *Journal of Rural Studies*, 16,3, 379-94.

Ferriere, R., Sarrazin, F., Legendre, S. & Baron, J.P., 1996. Matrix population models applied to viability analysis and conservation: Theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 17,6, 629-56.

Green, R.E., 1986. *The management of lowland wet grassland for birds*.

Julliard, R., F, Jiguet and D, Couvet 2003. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, 10, 148-54.

Laurent, C., Cartier, S., Fabre, C., Mundler, P., Ponchelet, D. & Remy, J., 1998. L'activité agricole des ménages ruraux et la cohésion économique et sociale. *Economie Rurale*, 244, 12-20.

Mundler, P., Labarthe, P. & Laurent, C. (2004). Les disparités d'accèes au conseil agricole. Le cas de la région Rhône-Alpes. In *Les systèmes de production agricole : performances, évolutions, perspectives*.

Redfern, C.P.F., 1982. Lapwing nest sites and chick mobility in relation to habitat. *Bird Study*, 29, 201-08.

Thompson, P.S., Baines, D., Coulson, J.C. & Longrigg, G., 1994. Age at first breeding, philopatry and breeding site fidelity in the Lapwing Vanellus vanellus. *Ibis*, 136,4, 474-84.

Tichit, M., Crené P & F, L. (2006). Management intensity and biodiversity : is farm size the key? . In *57 th meeting of the European Animal Production Association*, Antalya.

Tichit, M., Doyen, L., Lemel, J.Y., Renault, O. & Durant, D., 2007. A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. *Ecological Modelling*, 206,3-4, 277-93.

Tichit, M., Durant, D. & Kerneis, E., 2005a. The role of grazing in creating suitable sward structures for breeding waders in agricultural landscapes. *Livestock Production Science*, 96,1, 119-28.

Tichit, M., Renault, O. & Potter, T., 2005b. Grazing regime as a tool to assess positive side effects of livestock farming systems on wading birds. *Livestock Production Science*, 96,1, 109-17.

Vickery, J.A., Tallowin, J.R., Feber, R.E., Asteraki, E.J., Atkinson, P.W., Fuller, R.J. & Brown, V.K., 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology*, 38,3, 647-64.

Watson, M., Wilson, J.M., Koshkin, M., Sherbakov, B., Karpov, F., Gavrilov, A., Schielzeth, H., Brombacher, M., Collar, N.J. & Cresswell, W., 2006. Nest survival and productivity of the critically endangered Sociable Lapwing Vanellus gregarius. *Ibis*, 148,3, 489-502.

Wilson, G.A., 1997. Factors influencing farmer participation in the environmentally sensitive areas scheme. *Journal of Environmental Management*, 50,1, 67-93.

ANNEXE 3: Concilier à long terme performances productive et écologique : un modèle de co-viabilité pâturage – oiseaux prairiaux en marais

Résultats des recherches du département INRA - SAD
n°2010/30

Concilier à long terme performances productive et écologique

Un modèle de co-viabilité pâturage – oiseaux prairiaux en marais

Les modes de gestion des prairies sont reconnus comme les moteurs essentiels de la qualité des habitats et donc du devenir d'un grand nombre d'espèces animales et végétales des agroécosystèmes prairiaux européens. A ce jour, les recherches ont surtout abordé les impacts à court terme de ces modes de gestion.
L'UMR SADAPT propose un modèle dynamique prédisant les stratégies de pâturage qui concilient à long terme production fourragère et conservation de l'avifaune dans les prairies de marais.
Ce modèle est appliqué à deux petits échassiers limicoles, le Vanneau Huppé et le Chevalier Gambette, dont les cycles de vie sont liés aux modes de gestion des prairies.

Rodolphe Sabatier, Patricia Grené, François Léger, Luc Doyen, Muriel Tichit

De nombreux travaux ont montré que l'intensité du pâturage influence l'abondance des oiseaux prairiaux. Des études récentes en ont quantifié les impacts sur leurs traits de vie, c'est-à-dire sur la fécondité des adultes et la survie des poussins, deux paramètres clés des dynamiques des populations.

Les limicoles, comme la plupart des oiseaux prairiaux, nichent au sol. La destruction des nids par le piétinement des troupeaux a un impact direct, qui peut être fort, sur la fécondité des oiseaux. Le pâturage est cependant nécessaire. En effet, les poussins quittent le nid dès la naissance pour rechercher leur nourriture. Une herbe haute et dense représente donc un frein important à leur mobilité. Le pâturage, en modifiant la hauteur et la structure du couvert végétal, affecte indirectement la survie des poussins. Les relations entre pâturage et traits de vie sont ainsi marquées par un paradoxe entre un effet direct du pâturage défavorable aux oiseaux et un effet indirect qui leur est potentiellement favorable (figure 1).

Bien que leurs effets cumulatifs combinés agissent au cours du temps sur la démographie des oiseaux, ces deux types d'effets n'ont été jusqu'à présent étudiés que séparément et à court terme. Ces études ont débouché sur des préconisations limitant le chargement en bétail des prairies, voire même interdisant le pâturage pendant la saison de reproduction des oiseaux. Or celle-ci se déroule au printemps, période essentielle de l'exploitation des prairies pour l'élevage. De plus, l'exclusion du pâturage au printemps limite la possibilité d'obtenir un couvert prairial favorable aux poussins.

Pour identifier des modes de gestion susceptibles d'enrayer le déclin de l'avifaune, il est nécessaire d'étudier conjointement les deux effets sur le long terme. Ceci revient à identifier les stratégies de pâturage permettant de maintenir durablement l'agroécosystème dans une gamme d'états compatibles avec la production prairiale et avec la conservation de l'avifaune.

Pour répondre à cet objectif de conciliation, l'Unité Mixte de Recherche SADAPT, en collaboration avec l'Unité Expérimentale de Saint-Laurent-de-la-Prée et le Muséum National d'Histoire Naturelle, a mis au point un modèle dynamique qui intègre ces deux types d'effets.

Institut National de la Recherche Agronomique

INRA Sciences pour l'Action et le Développement (SAD)

Encadré 1

Un modèle développé pour les conditions du Marais Poitevin

Le Marais Poitevin, site pilote pour les mesures agro-environnementales depuis le début des années 90, joue un rôle important pour la conservation des limicoles. En 2004, l'Unité Expérimentale de Saint-Laurent-de-la-Prée a mis en place un dispositif de suivi de 252 parcelles appartenant à 67 exploitations agricoles et exploitées en pâturage ou fauche pour alimenter des bovins allaitants. Les mesures *in situ* réalisées pendant deux années consécutives concernaient : i) la présence/absence de deux espèces d'oiseaux inféodées aux prairies humides, le Vanneau Huppé et le Chevalier Gambette, ii) la qualité d'habitat mesurée notamment par la hauteur d'herbe, iii) l'intensité de pâturage mesurée par le chargement en bovins des prairies.

Ces données ont permis :

- de définir les seuils de hauteur d'herbe favorables aux oiseaux aux deux périodes clés de leur cycle de vie (l'incubation, puis l'élevage des poussins) ;
- de calibrer la dynamique du couvert prairial aux conditions locales.

Dans le cadre du projet de recherche FARMBIRD "*Modèles de co-viabilité entre agriculture et biodiversité des oiseaux*", l'UMR SADAPT a développé un modèle dynamique qui intègre les effets directs et indirects du pâturage sur la fécondité des adultes et la survie des poussins des deux espèces d'oiseaux.

Le modèle prédit les stratégies de pâturage (périodes et intensité de pâturage) et les hauteurs d'herbe associées. Il simule sur quinze ans les évolutions des populations d'oiseaux.

Prédire des stratégies de pâturage viables

Le modèle a été développé pour les conditions du Marais Poitevin, site d'importance nationale pour la conservation des limicoles (encadré 1). Agroécosystème prairial exploité par le pâturage de bovins allaitants, il est l'habitat de deux espèces d'oiseaux emblématiques des prairies de la façade atlantique, le Vanneau Huppé et le Chevalier Gambette.

Appuyé sur la théorie mathématique de la viabilité (encadré 2), le modèle couple les dynamiques des populations d'oiseaux et du couvert prairial *via* les effets du pâturage sur les traits de vie des oiseaux (figure 1). Il met l'accent sur la diversité des évolutions possibles de l'agroécosystème et s'intéresse aux décisions compatibles avec les objectifs visés, qui définissent les contraintes fixées au système.

L'approche de viabilité permet de révéler les stratégies de pâturage dites "viables", correspondant aux combinaisons de périodes et d'intensités de pâturage qui réalisent tout au cours du temps un double objectif de performances écologique et productive. Autrement dit, ces stratégies viables sont celles qui respectent les seuils qu'impose la réalisation de ces deux objectifs, sans que n'apparaissent de situations d'irréversibilité. Un premier seuil est lié au fait que les besoins du lot d'animaux au pâturage doivent toujours être satisfaits : il induit une limite sur le chargement puisque le prélèvement de biomasse herbagère, proportionnel à la taille du lot d'animaux, doit toujours être inférieur à la biomasse disponible. La limitation des effets directs détermine, quant à elle, un deuxième seuil sur le chargement maximal pendant la nidification des oiseaux.

Enfin un troisième seuil, relatif à la qualité d'habitat et conditionnant la survie des poussins, définit les gammes de hauteurs d'herbe à générer par le pâturage après l'éclosion de chaque espèce d'oiseau.

Pour chaque stratégie, le modèle simule les dynamiques d'évolution du couvert prairial et des populations d'oiseaux sur quinze ans et calcule les deux types de performances.

La performance productive est le nombre de jours pâturés, exprimé en journées unité gros bovin par hectare (UGB) et par an. La performance écologique est la taille de population d'oiseaux à 15 ans, exprimée en nombre d'individus adultes.

Trouver un compromis entre production et conservation

Créer des habitats favorables : un minimum de pâturage nécessaire

Le modèle de co-viabilité permet de tracer la relation liant les deux performances (figure 2). Les niveaux intermédiaires de performance productive correspondent aux meilleurs niveaux de performance écologique. Ce résultat n'est pas spécifique aux deux espèces étudiées. Comme l'ont déjà montré différents travaux, les niveaux élevés de biodiversité sont observés aux niveaux intermédiaires d'intensité de pâturage. Tant que celle-ci reste modérée, il est possible d'améliorer la performance productive sans pénaliser la performance écologique.

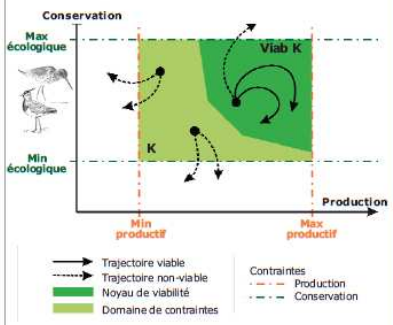
Partant de la situation sans pâturage, l'utilisation de la prairie entraîne dans un premier temps une situation gagnant-gagnant où les deux performances sont améliorées : il faut un minimum de pâturage pour générer des hauteurs d'herbe favorables aux poussins. Une frontière apparaît ensuite, à partir de laquelle il n'est plus possible d'améliorer l'une des deux performances sans nuire à la seconde. A l'autre extrême, un fort pâturage de printemps correspond à une performance productive élevée, aux dépens de la performance écologique.

Moduler l'intensité de pâturage : un facteur déterminant du compromis

Le modèle prédit que les stratégies impliquant un fort pâturage maximisent la performance productive mais ne sont pas viables, puisqu'elles ne garantissent pas le maintien à long terme des populations. Elles valorisent au mieux la pousse de l'herbe très saisonnée des prairies de marais mais occasionnent un fort piétinement des nids. A l'inverse, les stratégies de pâturage viables limitent fortement le chargement en début de printemps. Elles correspondent à un pâturage différé, basé sur un report d'herbe sur pied en fin de printemps et sur la repousse d'automne. Elles entraînent donc une baisse de performance productive, le pâturage étant décalé sur des périodes où la biomasse disponible est moindre. Le pâturage d'automne peut toutefois

Encadré 2

Co-viabilité



La viabilité est un outil mathématique d'analyse de systèmes dynamiques. Cet outil permet de rechercher des ensembles de trajectoires compatibles, au cours du temps, avec des objectifs définis sous la forme de contraintes. Il réalise une évaluation multicritères, sans hiérarchie *a priori* entre les critères, particulièrement intéressante pour aborder cette "conciliation". C'est là une caractéristique originale par rapport à la plupart des modèles qui considèrent les objectifs de biodiversité comme des contraintes exogènes auxquelles sont soumis les objectifs de production.

Dans l'exemple présenté ici, les contraintes correspondent à des *maxima* et des *minima* pour les performances écologique et productive d'un agroécosystème prairial. Elles définissent le domaine de contraintes (K) au sein duquel le système doit se maintenir pour rester viable. Il inclut un sous-ensemble, appelé noyau de viabilité (Viab K), ensemble des états à partir desquels il existe au moins une trajectoire qui maintienne le système à long terme dans le domaine de contraintes. La co-viabilité est la viabilité jointe des deux types de performances : production et conservation.

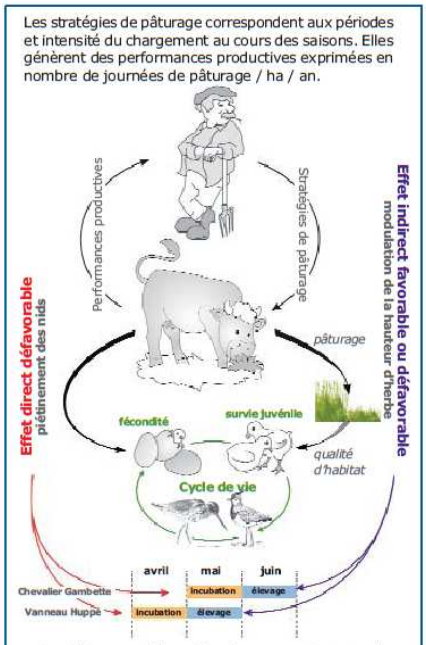


Figure 1 : Effets directs et indirects du pâturage aux étapes clés du cycle de vie des limicoles

générer un fort rabattement du couvert qui aura un effet différé sur le début du printemps suivant, le couvert étant alors plus favorable aux oiseaux. La modulation au cours du temps de l'intensité du pâturage constitue donc le facteur déterminant du compromis entre production et conservation.

Maintenir une diversité de modes de gestion : l'exemple du Marais Poitevin

Les données collectées en Marais Poitevin indiquent que seules 2% des parcelles sont soumises à une gestion favorisant simultanément les deux traits de vie du vanneau. Toutefois, une proportion importante se révèle favorable soit en termes de chargement (50%) ou de hauteur d'herbe (15%). Ce résultat indique que la hauteur du couvert prairial pénalise plus fortement le cycle de vie du vanneau que ne le fait le chargement par ses effets directs. Une telle situation illustre l'antagonisme entre la nécessité de limiter le piétinement et donc le chargement en début de printemps et le besoin d'une faible hauteur d'herbe au milieu du printemps.

En comparant l'attractivité des parcelles pour le vanneau et le chevalier sur ce même critère, on observe que les parcelles ayant un chargement favorable au vanneau (50% des parcelles en avril) sont plus nombreuses que celles favorables au chevalier (20% des parcelles en mai). Dans les conditions actuelles de gestion des prairies, il est donc plus facile de favoriser l'habitat d'une espèce précoce initiant son cycle de reproduction avant le démarrage de la période d'exploitation des prairies.

L'examen des caractéristiques des parcelles des éleveurs montre que différents éléments jouent sur la mise en œuvre de modes de gestion répondant aux exigences des limicoles (figure 3). Les parcelles favorables en termes de chargement ou de hauteur d'herbe sont peu ou pas fertilisées et font l'objet d'une mise à l'herbe tardive, après le 15 avril. Elles sont principalement localisées dans le secteur le plus humide, à l'ouest du marais. Leur faible portance limite de fait les possibilités de fertilisation et implique une mise à l'herbe avec un chargement modéré. A l'inverse, les parcelles défavorables sont localisées dans le secteur est du marais, moins humide et donc plus portant. Elles sont, pour la plupart, exploitées plus précocement et fertilisées.

Le cas des prairies du Marais Poitevin révèle qu'il est difficile de satisfaire simultanément les deux critères pour les oiseaux. Toutefois, le fait qu'une proportion importante de parcelles remplisse au moins l'un des deux critères plaide en faveur du maintien d'une diversité de modes de gestion pour favoriser à long terme les populations d'oiseaux. Cette diversité augmente les degrés de liberté pour assurer la co-viabilité entre production et biodiversité car elle permet de tirer profit de la complémentarité spatiale entre des modes de gestion partiellement favorables à l'un des deux traits de vie des oiseaux.

Elaborer des scénarios…

D'un point de vue générique, le cadre de modélisation proposé est transposable à d'autres espèces lorsque les interactions biologie / modes de gestion sont bien documentées.

Sophistiqué sur le plan mathématique, il n'est pas destiné à produire des outils d'aide à la décision utilisables directement par les acteurs. Il constitue en revanche un outil très intéressant pour asseoir la construction et l'évaluation de scénarios autour desquels peut s'élaborer un point de vue partagé entre les différents acteurs concernés par un problème donné.

En effet, la viabilité synthétise des interactions complexes à partir de critères simples, comme le nombre de

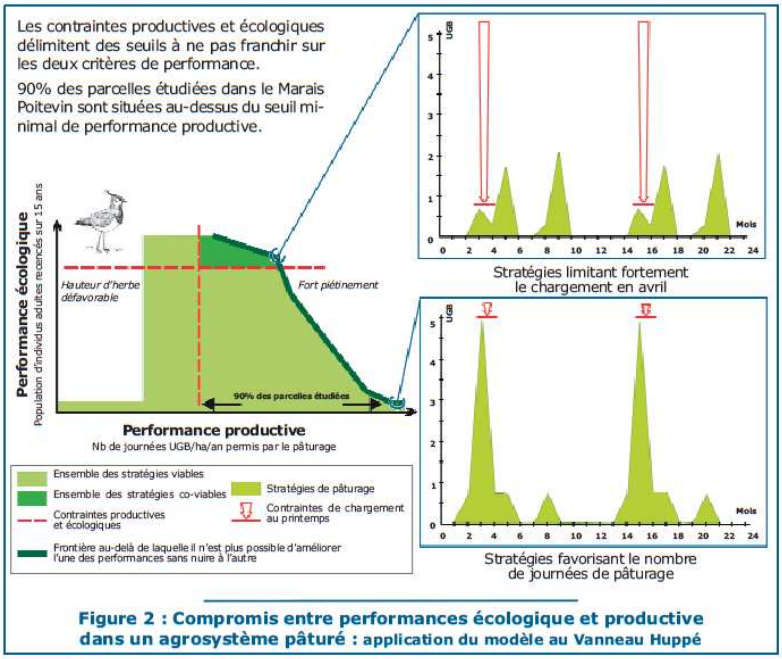


Figure 2 : Compromis entre performances écologique et productive dans un agrosystème pâturé : application du modèle au Vanneau Huppé

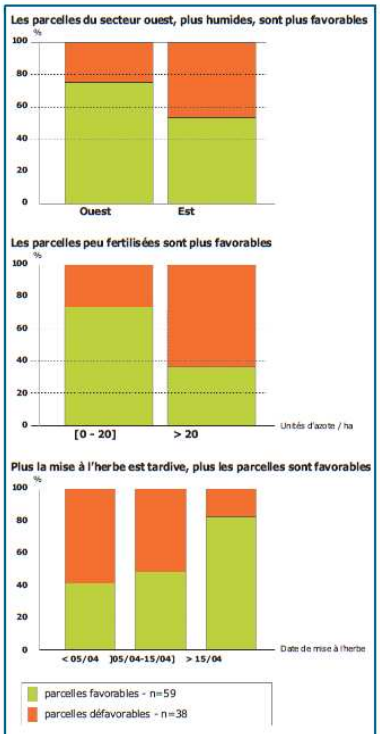
journées de pâturage par hectare et par an et la taille de population d'oiseaux. Ces critères, exprimés dans leur propre unité de grandeur, font sens à la fois pour les agriculteurs et pour les acteurs de la conservation. Ils permettent d'articuler leurs points de vue autour d'une notion commune : la viabilité de l'agroécosystème. On ne cherche pas à déterminer une trajectoire optimale, mais à éliminer celles ne permettant pas au système de se maintenir en bonne santé. Parmi l'ensemble des trajectoires viables identifiées, les différents acteurs ont alors la possibilité de choisir celle(s) qui correspond(ent) le mieux à leurs objectifs et à leur rationalité propres.

… pour mettre en œuvre des stratégies de pâturage concertées

Pour chaque stratégie, le modèle calcule les pertes de production (en nombre de journées de pâturage) par rapport à celles maximisant le prélèvement. Il apporte ainsi des éléments pour quantifier les coûts des politiques agro-environnementales, fondées sur le principe d'une compensation des surcoûts ou des pertes occasionné(e)s par l'adoption de pratiques réputées favorables à l'environnement.

Les contraintes de viabilité peuvent être fixées en partant des priorités définies par les acteurs et des connaissances disponibles sur les mécanismes agroécologiques en jeu. La possibilité de jouer sur le niveau des contraintes permet de délimiter les états de l'agroécosystème répondant aux besoins des troupeaux et des oiseaux. Les simulations apportent alors des éléments de discussion autour de la mise en cohérence des séquences de pâturage avec les étapes clés de la reproduction des oiseaux. Les caractéristiques des stratégies non viables se trouvant clairement identifiées, on distingue des seuils à ne pas franchir en termes de chargement, sous peine de pénaliser l'alimentation du troupeau ou la conservation des oiseaux. En l'absence de références, ces seuils sont souvent difficiles à déterminer.

Mettre en discussion les stratégies, du point de vue de leur viabilité, ouvre donc des perspectives pour la négociation agro-environnementale.
L'enjeu porte alors sur l'identification de seuils acceptables au-delà desquels l'un ou l'autre des partenaires considère que le risque est trop important au regard de son propre projet.



Les parcelles classées "favorables" ont un chargement ou une hauteur d'herbe adapté(e) aux exigences du Vanneau Huppé.

Figure 3 : Caractéristiques de 97 parcelles du Marais Poitevin

Les auteurs :

Rodolphe Sabatier, doctorant à l'UMR SADAPT (Science pour l'Action et le Développement, Activités, Produits, Territoire), modélise la conciliation entre production et conservation dans les agroécosystèmes prairiaux. rodolphe.sabatier@agroparistech.fr

Patricia Grené, technicienne à l'unité expérimentale de Saint-Laurent-de-la-Prée, réalise le suivi des exploitations agricoles des marais atlantiques. patricia.grene@st laurent.lusignan.inra.fr

François Léger, enseignant chercheur à AgroParisTech, analyse les dispositifs de politiques publiques à finalité agro-environnementale et anime le programme FARMBIRD. francois.leger@agroparistech.fr

Luc Doyen, mathématicien au CNRS, UMR CERSP (Conservation des Espèces Restauration et Suivi des Populations), est spécialiste de l'application de la théorie de la viabilité à la gestion durable des ressources naturelles. lucdoyen@mnhn.fr

Muriel Tichit, zootechnicienne à l'UMR SADAPT, travaille sur la modélisation multi-échelle des performances environnementales des systèmes d'élevage dans les agroécosystèmes prairiaux. muriel.tichit@agroparistech.fr

Ce travail a été mené avec le support financier de l'Agence Nationale de la Recherche dans le cadre du programme SYSTERRA, projet "ANR-08-STRA-007, FARMBIRD - Coviability models of FARMing and BIRD biodiversity".

Pour en savoir plus :

Sabatier R., Doyen L., Tichit M. (2010). Modelling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. *Ecological Modelling*, 221(9), 1292-1300.

Sabatier R., Doyen L., Tichit M. (2008). *Evaluer l'effet des seuils de chargement sur les performances productives et écologiques de troupeaux valorisant des prairies à forts enjeux de biodiversité.* 15èmes Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Paris, 3-4 décembre 2008, 213-216. http://www.journees3r.fr/spip.php?article2661

Tichit M., Doyen L., Lemel J-Y., Renault O., Durant D. (2007). A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. *Ecological Modelling*, 206(3), 277-293.

Edité par le département Sciences pour l'Action et le Développement
Directeur de la publication : Jean-Marc Meynard
Equipe de rédaction : Annick Audiot, Bernadette Leclerc, Françoise Maxime, Martine Mignote, Elodie Regnier
Secrétariat de rédaction : Martine Mignote - INRA - UPIC/SAD - BP 87999 - 21079 Dijon cedex
Tél : 33 (0)3 80 77 25 92 - Fax : 33 (0)3 80 77 25 74 - e.mail : martine.mignote@dijon.inra.fr
Dépôt légal : septembre 2010 - Impression ICO - Dijon. ***Reproduction partielle autorisée avec mention d'origine***
Publication disponible sur notre site : http://www.inra.fr/sciences_action_developpement/

ANNEXE 4: Recherche des trajectoires les plus flexibles

Au sein d'un ensemble de trajectoires viables, plusieurs critères de sélection des trajectoires peuvent être utilisés, par exemple par maximisation ou minimisation de la biomasse prélevée. Les résultats préliminaires présentés ici correspondent au cas où le critère de sélection vise à identifier les trajectoires les plus flexibles. Plus précisément, la trajectoire affichée correspond à un choix successif de contrôles viables u(t) conduisant à l'état X(u(t)) auquel est associé le plus grand nombre de contrôles viables u(t+1) (Figure 1).

Les simulations montrent que la trajectoire la plus flexible diffère de la trajectoire la plus performante sur le plan productif (Figure 2)

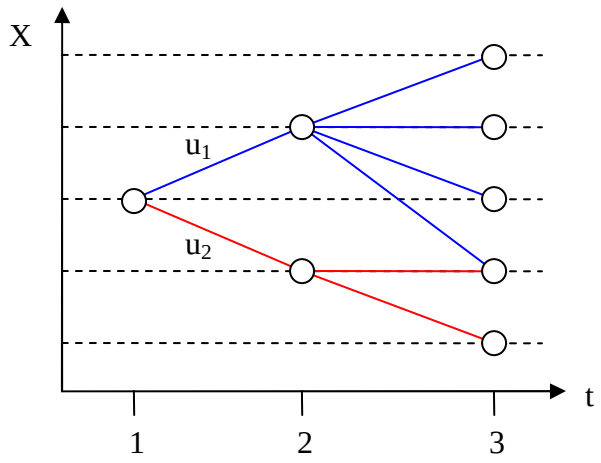


Figure 1. Choix d'une stratégie par maximisation de sa flexibilité. Représentation de l'ensemble des trajectoires viables pour un système état-contrôle théorique. Partant d'une condition initiale X pour laquelle deux contrôles viables (u1 et u2) sont possibles, la trajectoire considérée comme la plus flexible est la trajectoire bleue. C'est la trajectoire pour laquelle le nombre de contrôles viables à t+1 est maximal.

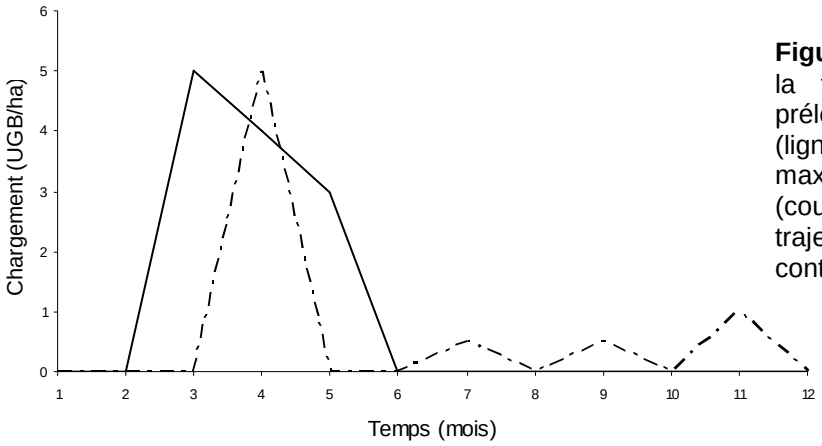


Figure 2. Comparaison entre la trajectoire maximisant le prélèvement de biomasse (ligne continue) et celle maximisant la flexibilité (courbe pointillée). Ces deux trajectoires sont obtenues sans contrainte écologique.

Résumé - Après une vingtaine d'année de mise en œuvre, les mesures agro-environnementales n'ont pas permis d'enrayer le déclin de la biodiversité des paysages agricoles. Des études récentes défendent l'idée que des mesures efficaces demanderaient non seulement de développer des pratiques favorables à la biodiversité à l'échelle de la parcelle mais aussi de favoriser des usages et des agencements spatiaux de ces usages qui accroissent l'hétérogénéité des paysages. Toutefois, on dispose à ce jour de peu de quantifications des relations entre production et conservation de la biodiversité en milieux agricoles. L'objectif de cette thèse est d'analyser à différentes échelles spatiales et temporelles l'arbitrage entre production agricole et conservation d'oiseaux dans un agroécosystème prairial exploité par des élevages bovins viande. La démarche de recherche s'appuie sur le développement de plusieurs modèles basés sur le cadre mathématique de la viabilité. Ces modèles formalisent à trois échelles spatiales emboitées (parcelles, exploitation, paysage) les interactions entre les pratiques de pâturage et de fauche et les dynamiques écologiques de deux espèces d'oiseaux prairiaux. Cette thèse apporte cinq résultats principaux. A l'échelle de la parcelle (1) Les périodes et les intensités de pâturage sont des déterminants majeurs de l'arbitrage entre production et conservation. (2) Les meilleures performances écologiques sont atteintes aux niveaux intermédiaires de performances productives. (3) Des variations interannuelles de modes de gestion permises par des mesures agro-environnementales à objectif de résultat améliorent les performances écologiques tout en augmentant la flexibilité de la gestion des prairies. (4) A l'échelle de l'exploitation agricole, la proportion des différents usages agricoles est un levier majeur de l'arbitrage entre production et conservation mais la conservation des oiseaux a toujours un coût en termes de production. (5) A l'échelle du paysage, l'agencement spatial des usages améliore les conditions de l'arbitrage entre production et conservation. L'ensemble de ces résultats révèle des leviers d'arbitrage spécifiques aux différentes échelles. A chacune de ces échelles, l'interaction entre une diversité de modes d'exploitation est à la base des mécanismes d'arbitrage entre production et conservation. L'importance de l'agencement spatial des modes d'exploitation suggère que la conciliation entre production et conservation pourrait fortement bénéficier de coordinations accrues entre exploitations agricoles.

Mots clefs : Agroécologie, Arbitrage, Biodiversité, Fauche, Pâturage, Paysage, Prairie permanente, Viabilité

Abstract - Over the last two decades, agri-environment schemes have been developed by member states of the European Union. Recent assessments reveal the lack of success of these schemes in stopping biodiversity loss. While initial schemes focused on wildlife-friendly practices at field scale, the agro-landscape scale is increasingly considered as the relevant scale of analysis and intervention. Recent studies argue that efficient schemes require modifying both management practices at field scale and their spatial arrangements at landscape scale, in order to increase the spatial heterogeneity of agro-landscapes. To date however, only a few studies quantified the relationships between agricultural production and biodiversity conservation in farmlands. The objective of this thesis is to asses, at different spatial and temporal scales the trade-offs between production and bird conservation in a grassland agroecosystem used for meat cattle breeding. The research methodology is based on several models, built within the mathematical framework of the viability theory. These models formalize the interactions between grazing and mowing practices and the ecological dynamics of two grassland bird species at three nested spatial scales (field, farm and landscape). The five major findings of this thesis are as follows: at field scale: (1) The timing and intensity of grazing are the major drivers of the trade-off between production and bird conservation. (2) The best ecological performances are obtained for intermediate levels of productive performances. (3) The inter-annual variations of management practices, made possible by result-oriented agri-environment schemes, improve ecological performances while at the same time increase grassland management flexibility. (4) At farm scale, the proportion of management regimes is a major driver of the trade-off between production and conservation, but bird conservation always implies a production cost. (5) At landscape scale, the spatial arrangement of different land uses improves the trade-off between production and conservation. Overall, these results reveal the different drivers of the production / conservation trade-offs at different scales. At each scale, the interactions between the different management regimes are the basis of the trade-off mechanisms between production and conservation. The importance of the spatial arrangement of management regimes suggests that the conciliation between production and conservation could strongly benefit from increased coordination among farms.

Keywords: Agroecology, Trade-off, Biodiversity, Mowing, Grazing, Landscape, Permanent grassland, Viability

2010 Année Internationale de la Diversité Biologique