

RÉPONSES DES OISEAUX DE STEPPE AUX DIFFÉRENTS NIVEAUX  
DE MISE EN CULTURE ET D'INTENSIFICATION DU PAYSAGE AGRICOLE :  
ANALYSE COMPARATIVE DE LEURS EFFETS SUR LA DENSITÉ  
DE POPULATION ET LA SÉLECTION DE L'HABITAT CHEZ L'OUTARDE  
CANEPETIÈRE *TETRAX TETRAX* ET L'OUTARDE BARBUE *OTIS TARDA*

Manuel B. MORALES<sup>1\*</sup>, Francisco SUÁREZ<sup>1</sup> & Eladio L. GARCÍA DE LA MORENA<sup>1</sup>

**SUMMARY.** — *Response of steppe birds to various levels of farming intensity and of modification of the agricultural landscape: a comparative analysis of their effects on population density and habitat selection in the Little and Great Bustards (Tetrax tetrax and Otis tarda).* — We review the main studies on habitat selection at the scale of agrarian substrate by two non-passerine birds typical of Iberian and Mediterranean cereal farmland, the Little Bustard *Tetrax tetrax* and the Great Bustard *Otis tarda*. For each species and at each study site, we analyse the influence of landscape composition and degree of agrarian intensification on population density and pattern of agrarian substrate selection. Neither landscape composition nor intensification level showed any significant effect on population density, although landscape diversity was positively co-related with little bustard population density. The pattern of agrarian substrate selection was unaffected by landscape composition or agrarian intensification in either species, while the type of substrate itself was the only variable affecting such pattern in both of them. We discuss the implications of these results for the conservation of both species.

**RÉSUMÉ.** — Nous présentons ici une synthèse des principaux travaux sur la sélection de l'habitat en plaine cultivée par l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* et l'Outarde barbue *Otis tarda*, oiseaux non passeriformes inféodés aux paysages agricoles céréaliers ibériques et méditerranéens. Pour chacune de ces deux espèces et pour chaque site d'étude, nous analysons l'influence de la composition du paysage agricole ainsi que celle du degré d'intensification de l'agriculture sur les densités de population et le patron de sélection de couverture agraire. La composition et le degré d'intensification du paysage agricole, mesurés respectivement par des indices de culture et d'intensification, ne montrent aucun effet significatif sur les densités de population de ces deux espèces, bien que, pour l'Outarde canepetière, il existe une relation positive significative entre la densité de population et la diversité des cultures. Chez les deux espèces étudiées, ni la composition du paysage, ni le degré d'intensification rencontré sur les différents sites d'étude n'ont d'effet significatif sur le patron de sélection de couverture agraire. Les causes possibles des résultats observés et leurs implications pour la conservation sont discutées.

---

Les cultures extensives de céréales non irriguées qui constituent les plaines steppiques céréalnières (Suárez *et al.*, 1992, 1997), occupent une grande partie des plateaux et des grandes dépressions fluviales de la péninsule Ibérique. En raison de leur relative simplicité

---

<sup>1</sup> Département Interuniversitaire d'Écologie, Université Autonome de Madrid, Faculté des Sciences (Édifice de Biologie). Rue Darwin 2, 28049 Madrid, Espagne.

\* Auteur pour correspondance : Manuel B. Morales. Depto. de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid. Edificio de Biología. C/ Darwin 2, 28049 Madrid. Espagne. E-mail : manuel.morales@uam.es

structurale (physiographique, de la végétation, etc.) par rapport à d'autres milieux plus complexes (forestiers, de montagne, etc.), elles se prêtent bien aux études de sélection de l'habitat à différentes échelles. Cela, joint au fait qu'elles hébergent les plus grandes populations de quelques espèces aviennes de grand intérêt pour la conservation au niveau européen (Suárez *et al.*, 1997 ; Suárez, 2004), a généré une production notable d'études traitant de la sélection et de l'utilisation de l'habitat par les différentes espèces d'oiseaux de steppe. En outre, ces paysages, produits et modelés de façon continue par l'activité humaine, se prêtent facilement, en principe, à une gestion agricole et territoriale qui, notamment si elle s'appuie sur le type d'études mentionnées ci-dessus, favorise la conservation de ces espèces.

Bien que concordant dans leurs conclusions générales (par exemple la préférence de paysages ouverts et de systèmes agraires extensifs qui favorisent la mosaïque paysagère et la présence de milieux à haute valeur trophique) et compte tenu du fait que le patron de sélection des espèces peut grandement varier selon leur phénologie de reproduction, les études de sélection de l'habitat dans ces milieux présentent une nette diversité de résultats. Ceci est particulièrement évident en ce qui concerne les études de la sélection de couverture agraire en fonction des disponibilités du milieu et de la phénologie des espèces étudiées sur un territoire défini. Même si une grande partie de cette disparité paraît directement imputable aux différences de disponibilité des divers types de culture sur chacune des zones d'étude, peu de travaux ont synthétisé tous ces résultats pour évaluer l'impact de la composition du paysage agricole et de ses divers niveaux d'intensification agraire sur les patrons de sélection de l'habitat des espèces et l'abondance ou la densité de leurs populations. En ce qui concerne ce dernier point, il faut mentionner le travail de Wolff *et al.* (2001) qui proposent différents modèles en fonction de la réponse populationnelle au degré de mise en culture et au niveau d'intensification du paysage agricole. Cette réponse apparaît en effet dépendante du milieu de prédilection des espèces, selon qu'il s'agit d'espèces clairement dépendantes des steppes naturelles, d'espèces favorisées par les niveaux intermédiaires de mise en culture et une faible intensification (cas de l'Outarde canepetière en Crau, France), ou d'espèces tolérantes à de hauts niveaux de mise en culture et d'intensification (exemple des espèces nicheuses dans les céréales comme le Busard cendré *Circus pygargus*).

Cette étude synthétise les principaux travaux menés dans le sud-ouest de l'Europe (France et péninsule Ibérique) sur la sélection de l'habitat en fonction du paysage agricole pour deux espèces d'oiseaux non passeriformes typiquement dépendantes des paysages agricoles céréaliers, l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* et l'Outarde barbue *Otis tarda*. Plus précisément nous examinons le rôle de la composition du paysage agricole et de son degré d'intensification sur la densité des populations et les patrons de sélection de l'habitat de chaque espèce en période de reproduction. En ce qui concerne la densité, nous évaluons les prédictions suivantes, dérivées des modèles de Wolff *et al.* (2001) mentionnés plus haut : (i) les plus fortes densités d'Outarde canepetière devraient se trouver dans les zones caractérisées par des niveaux intermédiaires à hauts de mise en culture et des valeurs faibles d'intensification, et (ii) il est possible de trouver des fortes densités reproductrices d'Outarde barbue, espèce nichant fréquemment dans les céréales (Morales & Martín, 2002), dans les paysages caractérisés par un haut degré de mise en culture, et ce, même si le niveau d'intensification est élevé, n'excluant pas leur présence dans les paysages moins cultivés et moins intensifiés. En ce qui concerne le patron de sélection de couverture agraire, nous évaluons dans quelle mesure les types de couverture choisis par ces espèces se maintiennent dans l'ensemble des zones considérées ou varient selon les niveaux de mise en culture et d'intensification existants dans chacune d'elles. Enfin nous discutons les causes possibles des différences trouvées et leurs implications pour la conservation.

## MÉTHODOLOGIE

### SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

Nous avons compilé tous les travaux disponibles sur la sélection et l'utilisation de l'habitat à l'échelle de la couverture agraire chez l'Outarde canepetière et l'Outarde barbue en saison de reproduction. Nous avons examiné à la fois les publications scientifiques, les livres et les actes de congrès, et les rapports techniques disponibles dans les

administrations (Tab. I). Suivant les critères déjà utilisés par Suárez (2004), nous avons considéré comme étant des études à l'échelle du milieu agricole celles focalisées sur les préférences des espèces pour des milieux déterminés en relation avec leur disponibilité. Comme on pouvait s'y attendre, de nombreux travaux considèrent aussi d'autres échelles d'étude comme celles du paysage et du microhabitat (voir Suárez, 2004). Les travaux sélectionnés incluent des informations sur le pourcentage de couverture de chaque type de couverture agraire (Tab. I) dans le site d'étude et par ailleurs, certains travaux couvrent plus d'une période de reproduction.

TABLEAU I

*Types et description brève des couvertures agraires considérées dans la présente étude*

Céréales	Culture céréalière (blé, orge, avoine)
Friche	Terrain non cultivé et couvert par une végétation naturelle courte et ligneuse
Labour	Parcelle labourée
Légumineuses	Culture de légumineuses, soit annuelles (pois, etc.) ou pluri-annuelles (luzerne)
Jachère courte durée	Champ non-cultivé et laissé en repousse pendant un an (de faible à moyenne couverture végétale herbacée)
Jachère longue durée	Champ non-cultivé et laissé en repousse depuis plus d'un an (de moyenne à forte couverture végétale herbacée)
Pâturage	Terrain pâturé, normalement par bétail ovin
Tournesol	Culture de tournesol

#### COMPOSITION DU PAYSAGE, DEGRÉ D'INTENSIFICATION AGRICOLE ET DENSITÉ DE POPULATION

Pour chacune des études, nous avons calculé un *indice de mise en culture* et un *indice d'intensification*. L'indice de mise en culture (ou surface cultivée) s'obtient en soustrayant de la superficie totale de chaque zone la proportion de terrain non cultivé. Nous avons considéré comme terrains non cultivés les pâturages, les terrains en friche et, en général, toute aire de végétation naturelle exclue du cycle de rotation agricole (Tab. I). Les jachères de longue durée (plus de 2 ans) sont incluses dans la surface cultivée, étant donné que, bien que présentant habituellement une couverture de végétation spontanée significative, elles sont tôt ou tard remises en culture (Tab. I). Cet indice de culture fournit une idée de la composition du paysage en termes de prédominance relative du milieu agraire, ce qui a été déjà utilisé dans d'autres études (*e.g.* Wolff *et al.*, 2001). Afin d'obtenir une mesure de l'intensification de ce type de milieu pour chaque zone d'étude, nous avons calculé un indice d'intensification en soustrayant de la partie cultivée la proportion de terrain en jachère, de courte ou longue durée, ainsi que celle occupée par les bordures et lisières. Tant les superficies en jachère que la quantité de bordures ont été abondamment utilisées dans les différents études comme indicateurs du niveau d'intensification agraire (Peco *et al.*, 1999 ; Wolff *et al.*, 2001).

Afin de déterminer, dans l'échantillon d'études sélectionnées pour chaque espèce, l'existence de corrélations entre les densités des populations reproductrices et les indices de culture et d'intensification, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (MLG) avec ajustement polynomial (Statsoft, 2002) qui permettent de chercher des relations linéaires et non-linéaires entre une variable dépendante et une ou plusieurs variables indépendantes continues. La densité de population est mesurée en mâles/km<sup>2</sup> dans le cas de l'Outarde canepetière et en individus/km<sup>2</sup> dans le cas de l'Outarde barbue. Nous avons pris en compte 9 études pour l'Outarde canepetière et 11 pour l'Outarde barbue (Tab. II, Fig. 1). Dans les deux cas, nous n'avons considéré que les travaux utilisant la même méthodologie de recensement (la cartographie intensive de mâles dans le cas de l'Outarde canepetière et le recensement total d'individus dans le cas de l'Outarde barbue, tous les deux recommandés par les différents experts sur chaque espèce, voir Alonso & Alonso, 1990 ; Bota *et al.*, 2002). Les indices de culture et d'intensification ne présentent pas entre eux de corrélation significative, ni pour les études de l'Outarde canepetière ( $r = 0,52$ ,  $p > 0,05$ ,  $n = 9$ ), ni pour celles de l'Outarde barbue ( $r = -0,53$ ,  $p > 0,05$ ,  $n = 11$ ), ce qui permet d'exclure des relations de colinéarité entre ces variables. Dans le cas de l'Outarde canepetière, nous avons en outre analysé la relation entre densité et diversité des usages du sol, variable descriptive de la structure du paysage. Pour les travaux où cette variable est mesurée, nous avons utilisé l'indice de Shannon-Wiener, et au vu du nombre réduit d'études ( $N = 6$ ), nous avons appliqué un test de corrélation non paramétrique de Spearman. Ce type d'information n'existe pas dans la majorité des travaux sur l'Outarde barbue, ce qui ne nous a pas permis de réaliser l'analyse pour cette espèce.

TABLEAU II

Travaux scientifiques et rapports techniques contenant des données sur la sélection de l'habitat au niveau de la couverture agraire par l'Outarde canepetière et l'Outarde barbue, utilisés dans cette étude

Référence	Type d'étude	Site	Pays
Outarde canepetière			
Wolff <i>et al.</i> , 2001	Article scientifique	La Crau 1	France
Wolff <i>et al.</i> , 2001	Article scientifique	La Crau 2	France
Wolff <i>et al.</i> , 2001	Article scientifique	La Crau 3	France
Etxeberria & Astraín, 1998	Article scientifique	Navarre	Espagne
García de la Morena <i>et al.</i> , 2001	Rapport technique	Madrid	Espagne
Salamolard & Moreau, 1999	Article scientifique	Deux-Sèvres	France
Campos & López, 1996	Actes de congrès	Campo de Montiel	Espagne
Mañosa <i>et al.</i> , 1996	Actes de congrès	Lérida	Espagne
Nuñez & Ballesteros, 1998	Article scientifique	Murcia	Espagne
Outarde barbue			
Hellmich, 1990	Chapitre de monographie	Sierra de Fuentes	Espagne
Alonso <i>et al.</i> , 1990	Chapitre de monographie	Villafáfila	Espagne
Martín & Martín, 1997	Article scientifique	La Moraña	Espagne
Lucio & Purroy, 1990	Chapitre de monographie	León	Espagne
Lane <i>et al.</i> , 2001	Article scientifique	Madrid	Espagne
Moreira <i>et al.</i> , 2004	Article scientifique	Entradas	Portugal
Moreira <i>et al.</i> , 2004	Article scientifique	Sao Marcos	Portugal
Hellmich, 1990	Chapitre de monographie	Torreillas de la Tiesa	Espagne
Onrubia <i>et al.</i> , 1998	Rapport technique	Miranda de Arga	Espagne
Onrubia <i>et al.</i> , 1998	Rapport technique	Lerín	Espagne
Pescador & Peris, 1996	Article scientifique	Salamanca	Espagne

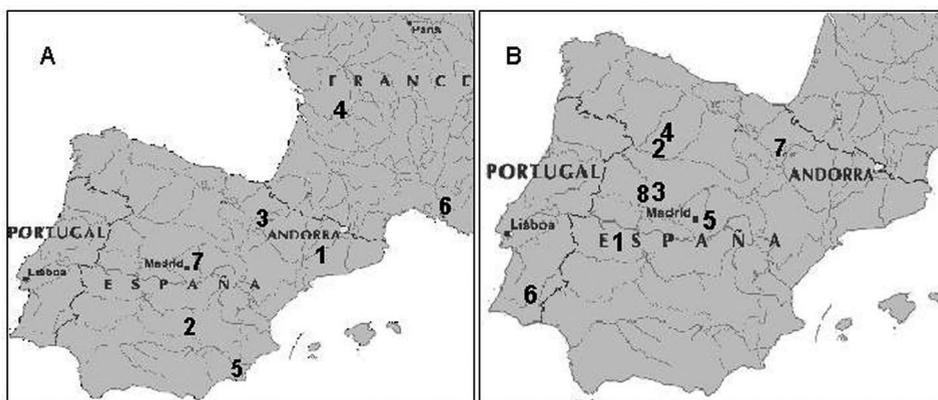


Figure 1. — Localisation géographique des sites d'étude des différents travaux utilisés dans l'analyse de la sélection de l'habitat au niveau de la couverture agraire chez l'Outarde canepetière et l'Outarde barbue dans le sud-ouest de l'Europe (voir le tableau I pour les auteurs). A, sites d'étude pour l'Outarde canepetière : 1, Lérida ; 2, Campo de Montiel ; 3, Navarre ; 4, Deux-Sèvres ; 5, Murcia ; 6, La Crau 1, 2, et 3 ; 7, Madrid. B, sites d'étude pour l'Outarde barbue : 1, Torreillas de la Tiesa, Sierra de Fuentes ; 2, Villafáfila ; 3, La Moraña ; 4, León ; 5, Madrid ; 6, Sao Marcos, Entradas ; 7, Lerín, Miranda de Arga.

## COMPOSITION DU PAYSAGE, DEGRÉ D'INTENSIFICATION AGRICOLE ET PATRON DE SÉLECTION

Nous avons utilisé les études à l'échelle de la couverture agraire pour évaluer si le patron de sélection de couverture variait selon l'espèce et la localité en fonction des indices de culture et d'intensification. La réponse de chaque espèce aux différents types de couverture a été traitée comme variable binomiale où la sélection positive de la couverture prend la valeur 1 (« sélection »), alors que l'indifférence ou le rejet prennent la valeur 0 (« pas de sélection »). Cette variable indépendante a été analysée en fonction des indices d'intensification et de culture, pris comme variables prédictives quantitatives, et du type de couverture pris comme variable catégorielle, dans un modèle linéaire généralisé (MLS) ajusté par le biais d'une régression logistique. Dans toutes les analyses, nous avons utilisé le logiciel statistique STATISTICA 6.0 (Statsoft, INC. 2002).

### RÉSULTATS

Le tableau II liste les 9 études sur l'Outarde canepetière et les 11 sur l'Outarde barbue utilisées dans les analyses, et la figure 1 montre leur localisation géographique. L'analyse d'un possible effet de la composition et du degré d'intensification du paysage agricole, mesurés respectivement à partir des indices de culture et d'intensification, sur la densité de population n'a pas donné de résultats significatifs pour l'Outarde canepetière (indice de mise en culture, *Wald statistique* = 2.12, *dl* = 1, *P* = 0.14, et indice de mise en culture<sup>2</sup>, *Wald statistique* = 2.12, *dl* = 1, *P* = 0.14 ; et indice d'intensification : *Wald statistique* = 0.94, *dl* = 1, *P* = 0.33, et indice d'intensification<sup>2</sup>, *Wald statistique* = 0.98, *dl* = 1, *P* = 0.32 ; *N* = 9). En revanche la relation entre densité de population et indice d'intensification a montré un ajustement polynomial très significatif pour l'Outarde barbue (indice d'intensification : *Wald statistique* = 11.2, *dl* = 1, *P* < 0.001, et indice d'intensification<sup>2</sup>, *Wald statistique* = 11.13, *dl* = 1 *P* < 0.001 ; *N* = 11). La figure 2 montre la dispersion des valeurs de densité pour les deux espèces en fonction des indices utilisés et la figure 3 montre la réponse optimale de l'Outarde barbue à l'indice d'intensification. En revanche la corrélation entre l'indice de diversité de Shannon-Wiener (*H*) et la densité de population de l'Outarde canepetière (mâles/km<sup>2</sup>) s'est avérée statistiquement significative (*r<sub>s</sub>* = 0.89, *p* < 0.05). Les résultats de l'analyse de la régression logistique du patron de sélection de couverture agraire en fonction de l'indice de culture et de l'indice d'intensification dans les différentes localités d'étude, ont été les mêmes pour les deux espèces (Tab. III). Seule la variable type de couverture a donné lieu à des résultats significatifs. Cependant les interactions entre type de couverture et indice de culture puis indice d'intensification sont significatives. La figure 4 montre les différents degrés de diversification dans la sélection du type de couverture agraire par l'Outarde canepetière et l'Outarde barbue, d'après les résultats des différents études compilées.

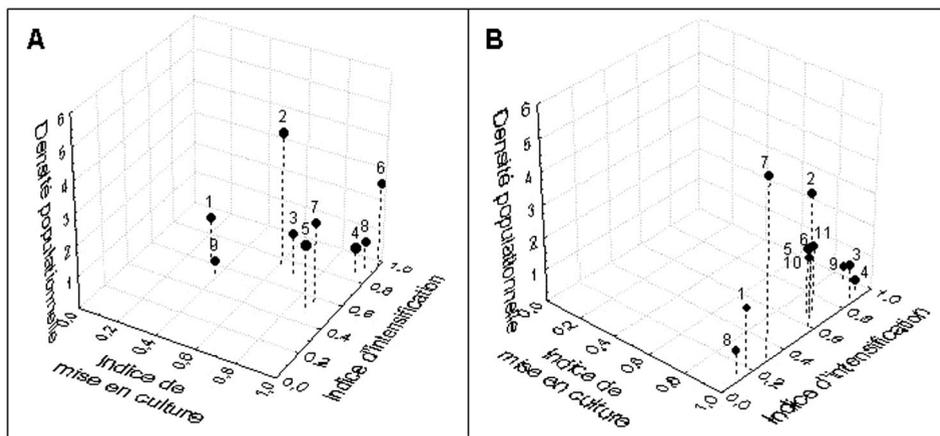


Figure 2. — Variation des densités populationnelles de l'Outarde canepetière et de l'Outarde barbue en fonction des indices de mise en culture et d'intensification agricole. A, études de l'Outarde canepetière : 1, La Crau 1 ; 2, La Crau 2 ; 3, La Crau 3 ; 4, Navarre ; 5, Madrid ; 6, Deux-Sèvres ; 7, Campo de Montiel ; 8, Lérida ; 9, Murcia. B, études de l'Outarde barbue : 1, Sierra de Fuentes ; 2, Villafáfila ; 3, La Moraña ; 4, León ; 5, Madrid ; 6, Entradas ; 7, Sao Marcos ; 8, Torrecillas de la Tiesa ; 9, Miranda de Arga ; 10, Lerín ; 11, Salamanca. Voir le tableau II et la figure 1 pour les détails de chaque étude.

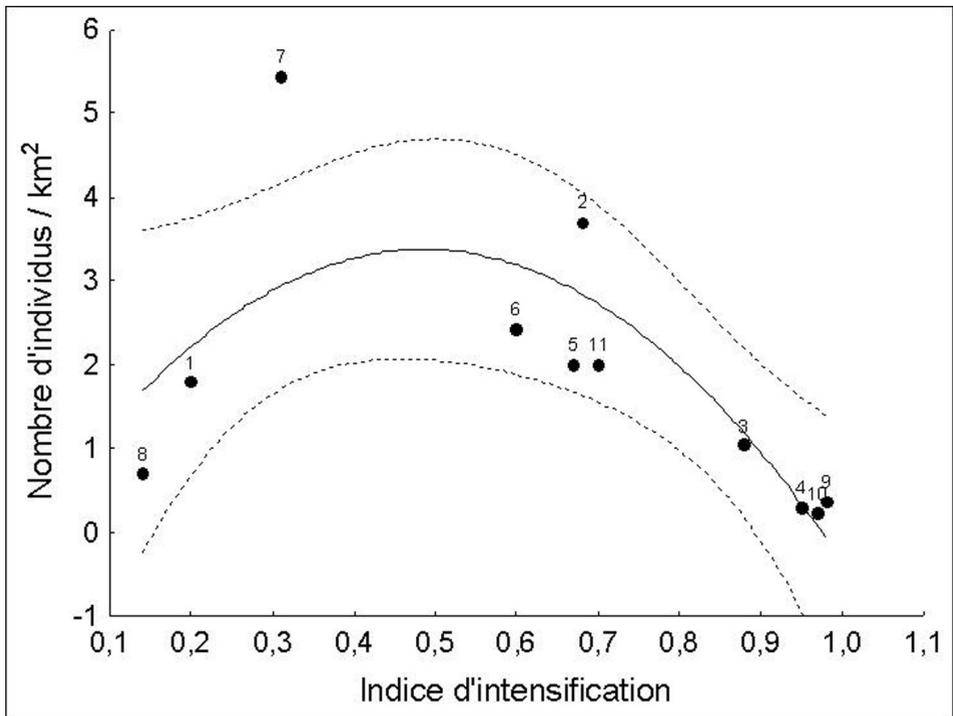


Figure 3. — Variation des densités populationnelles de l'Outarde barbue en fonction de l'indice d'intensification agricole. Les lignes discontinues marquent les limites de l'intervalle de confiance à 95 %. 1, Sierra de Fuentes ; 2, Villafáfila ; 3, La Moraña ; 4, León ; 5, Madrid ; 6, Entradas ; 7, Sao Marcos ; 8, Torrecillas de la Tiesa ; 9, Miranda de Arga ; 10, Lerín ; 11, Salamanca. Voir le tableau II et la figure 1 pour les détails de chaque étude.

TABLEAU III

*Modèles de régression logistique binomiale analysant l'intensité de la sélection de couverture agraire chez l'Outarde canepetière et l'Outarde barbue en fonction de l'indice de culture et de l'indice d'intensification dans différentes localités*

	dl	Log-likelihood	$\chi^2$	P
Outarde canepetière				
Indice de mise en culture	1	-39,88	0,012	0,9
Indice d'intensification	1	-39,75	0,27	0,6
Couverture	7	-28,13	23,22	0,002
Indice de mise en culture * Couverture		74,39	23,39	0,003
Indice d'intensification * Couverture		74,51	23,27	0,003
Outarde barbue				
Indice de mise en culture	1	-54,44	27,27	0,1
Indice d'intensification	1	-54,53	0,043	0,84
Couverture	7	-44,29	20,25	0,005
Indice de mise en culture * Couverture	8	88,62	22,97	0,003
Indice d'intensification * Couverture	8	90,82	20,97	0,007

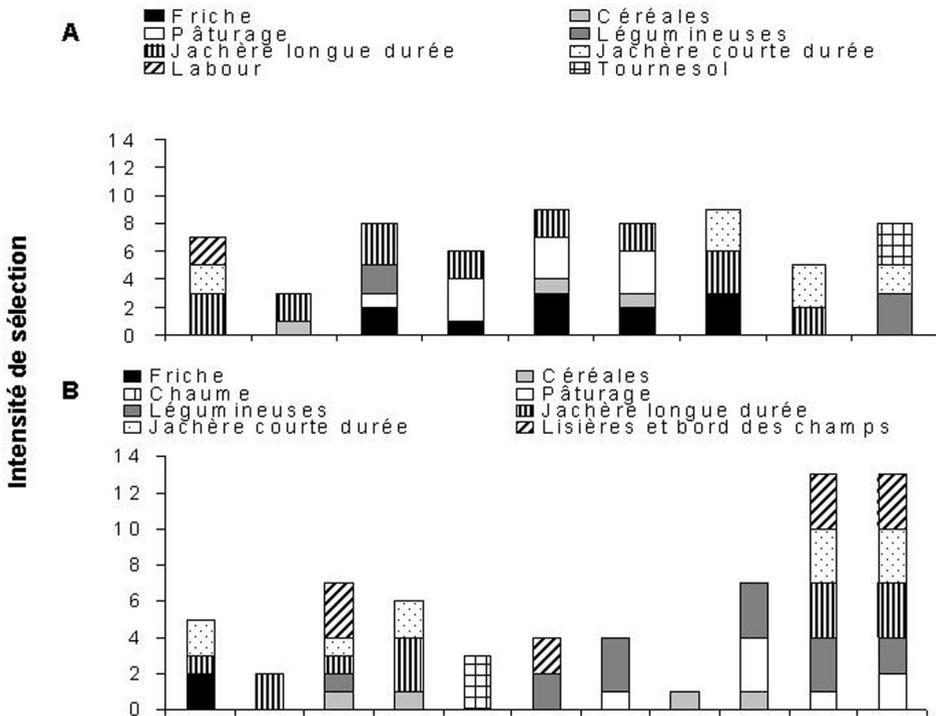


Figure 4. — Intensité de sélection des différents types de couverture agricole par l’Outarde canepetière (A) et l’Outarde barbue (B) selon les résultats des différentes études compilées.

## DISCUSSION

### COMPOSITION DU PAYSAGE, DEGRÉ D’INTENSIFICATION ET DENSITÉ DE POPULATION

Divers travaux insistent sur le rôle de l’agriculture céréalière extensive dans le maintien à des niveaux appropriés des populations de différentes espèces d’oiseaux de steppe (Suárez *et al.* 1997, Suárez 2004). Ainsi Wolff *et al.* (2001) proposent différents modèles théoriques qui prédisent le niveau de population de plusieurs groupes d’espèces en fonction des indices de culture et d’intensification du milieu. Selon ces auteurs, l’Outarde canepetière devrait présenter le maximum populationnel pour des valeurs moyennes de l’indice de culture et pour des valeurs faibles de l’indice d’intensification, alors que les espèces plus tolérantes à l’agriculture comme la Grande Outarde présenteraient ce maximum pour des valeurs plus grandes du premier indice mais jamais pour des valeurs très élevées du second. L’analyse de la densité des différentes populations d’Outarde canepetière et d’Outarde barbue en fonction des indices de culture et d’intensification qui sont présentés ici ne détecte néanmoins aucune réponse significative de cette variable chez l’Outarde canepetière, qui s’éloigne ainsi des patrons théoriques (Fig. 2). En revanche le patron trouvé pour l’Outarde barbue montre que cette espèce utilise toujours des paysages avec un haut niveau de mise en culture, alors qu’elle présente une réponse optimale par rapport à l’intensification, telle que la densité devient faible pour des niveaux trop hauts ou trop bas d’intensification agricole du paysage (Fig. 3). Même si cette analyse reste exploratoire, avec de faibles échantillons et une importante disparité des critères entre les auteurs dans leur définition des différents types de terrains, et avec les effets que cela entraîne sur le calcul des divers indices, les résultats exposés ici suggèrent que le niveau de mise en culture du paysage et le degré d’intensification agricole, mesuré comme la valeur complémentaire du pourcentage de couverture de jachère dans le territoire, n’expliquent pas par eux-mêmes un important pourcen-

tage de la variabilité de la densité de population observée dans le cas de l'Outarde canepetière. Cela est en accord avec ce qui a été trouvé par d'autres auteurs qui confèrent à la dynamique sociale et populationnelle des deux espèces une importance explicative de leur abondance, au moins comparable à celle des variables d'habitat (Lane *et al.*, 2001 ; Morales *et al.*, 2005a). Les deux espèces présentent une tendance évidente à l'agrégation pendant la reproduction, conséquence de leurs systèmes d'accouplement de type *lek* éclaté (Jiguet *et al.*, 2000 ; Morales *et al.*, 2001 ; Morales & Martín, 2002), résultant ainsi en une attraction conspécifique qui peut donner une densité de population élevée dans des zones où l'habitat ne diffère pas substantiellement de celui de zones où la densité est nulle (Lane *et al.*, 2001 pour l'Outarde barbue). Cependant la réponse de type optimal de la densité d'Outarde barbue (qui reste toujours liée à des valeurs assez hautes de mise en culture) au niveau d'intensification suggère que les populations de cette espèce pourraient souffrir dans des paysages où la couverture de jachère serait trop grande (faible intensification) ou trop faible (forte intensification). D'autre part, dans le cas de l'Outarde canepetière, la variable densité doit être utilisée avec prudence car, comme nous l'avons déjà mentionné, il s'agit d'une densité de mâles, ce qui n'est pas un bon indicateur de la santé populationnelle pour des espèces polygynes, comme cela a été démontré pour des populations françaises (Morales *et al.*, 2005b).

Dans ce contexte, il faut tenir en compte que les études considérées ici ne concernent que les populations d'outardes qui subsistent en Europe en dépit d'un processus d'extinction qui se poursuit depuis des siècles (Cramp & Simmons, 1980 ; Morales & Martín, 2002). En conséquence, la perte d'habitat n'est qu'un facteur dans ce processus et, probablement, la structure du paysage ne peut pas expliquer à elle seule les différences de densité entre les populations survivantes.

#### COMPOSITION DU PAYSAGE, DEGRÉ D'INTENSIFICATION AGRICOLE ET PATRON DE SÉLECTION

L'analyse exploratoire présentée ici montre les différences et les similitudes entre les deux espèces dans leurs patrons de sélection de couverture agraire. Pour les deux espèces, le seul facteur qui semble influencer significativement la réponse de sélection est la nature même de la couverture, ce qui suggère que les Outardes canepetières et les Outardes barbues ont tendance à sélectionner les mêmes types d'habitat (ou habitats à caractéristiques similaires : jachères enherbées, terrains en friche, pâturages, certaines légumineuses) sur des terrains avec des mises en culture et des intensifications très diverses. Ces types de couverture agraire présentent d'habitude des similitudes au niveau microhabitat : couverture végétale au sol importante mais souvent de faible hauteur voire rase s'il y a du pâturage, ce qui reste fréquent dans les zones étudiées, abondance et richesse significative en plantes adventices, ce qui implique généralement une forte disponibilité en arthropodes (Clere & Bretagnolle, 2001). Ces caractéristiques font de ces milieux des habitats appropriés, tant pour l'exhibition des mâles que pour la nidification des femelles (visibilité suffisante pour détecter les prédateurs et être vu pendant les parades, couverture face aux prédateurs, ressources trophiques, Wolff *et al.*, 2001 ; Clere & Bretagnolle, 2001 ; Morales *et al.*, 2005). Enfin certaines études présentent une sélection pour des cultures peu fréquentes : les légumineuses et le tournesol. Quel que soit le site d'étude, les légumineuses occupent une surface réduite, parfois nulle, ce qui pourrait expliquer en partie pourquoi on n'observe pas une sélection importante de ces cultures en principe très attractives pour les oiseaux des zones cultivées (toutefois n'oublions pas que le terme « légumineuses » englobe de nombreuses cultures, dont les caractéristiques spécifiques peuvent influencer la réponse de l'espèce). Les patrons de sélection discutés se réfèrent exclusivement aux mâles adultes, ce qui nous oblige à être prudents si l'on généralise les résultats et conclusions à l'ensemble de l'espèce. Ainsi à l'échelle du microhabitat, les femelles d'Outarde canepetière choisissent des végétations plus hautes que les mâles car elles y trouvent une couverture et une protection plus importantes durant l'incubation (Martínez, 1998 ; Salamolard & Moreau 1999 ; Delgado & Moreira, 2000), ce qui est reflété par la sélection de parcelles présentant une végétation herbacée naturelle non pâturée ou des céréales de faibles hauteur et densité.

Pour l'Outarde barbue, le patron de sélection dans l'ensemble de l'échantillon semble plus diversifié. Cette plus grande diversification dans le choix de la couverture agraire, et

donc dans la sélection de l'habitat, observée chez l'Outarde barbue (Fig. 4) suggère une plus grande influence des caractéristiques de la nature des cultures. Ces choix sont probablement orientés selon la dynamique sociale de cette espèce et son usage traditionnel de certaines zones, en particulier pendant la reproduction, quand ces populations montrent un patron d'agrégation spatiale de type lek (Morales *et al.*, 2001 ; Alonso *et al.*, 2004).

## CONCLUSION

L'Outarde canepetière et l'Outarde barbue sont clairement liées à la prédominance d'un habitat cultivé au niveau du paysage. L'Outarde barbue semble tolérer des niveaux plus élevés de mise en culture et montre une réponse populationnelle de type optimal à l'intensification agricole, avec des densités plus faibles dans les sites dont le niveau d'intensification est soit trop haut soit trop bas. Les densités de mâles d'Outarde canepetière ne montrent pas de réponse claire aux niveaux d'intensification, alors que l'espèce semble tolérer une variation plus large du niveau de mise en culture du paysage. Ces résultats suggèrent que la gestion de ces espèces devrait incorporer d'autres mesures que le seul maintien des usages agricoles et d'un niveau déterminé de surface en jachère (*e. g.* des mesures incidentes sur l'amélioration du microhabitat). Dans le cas de l'Outarde canepetière, le développement de la diversité du paysage agraire (création de zones à cultures variées) semble être une mesure fondamentale, comme l'indiquent les études antérieures.

L'Outarde canepetière semble préférer des types de couverture structurellement très similaires dans la majorité de ses populations (jachère ancienne, herbage, pâturage), alors que le patron de sélection est plus variable chez l'Outarde barbue, même si l'on observe une répétition dans la sélection de la jachère ancienne et de la luzerne. En conséquence, les mesures de conservation destinées à favoriser certaines couvertures agraires semblent plus généralisables dans le cas de l'Outarde canepetière que dans celui de l'Outarde barbue, laquelle nécessite probablement une gestion plus individualisée de chaque population, ainsi qu'une plus grande considération de la dynamique sociale de l'espèce. Le maintien de paysages agricoles avec une dominance de couvertures agraires diversifiées semble, en tous cas, une recommandation critique pour la conservation de ces deux espèces en Europe.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions Mario Díaz pour son invitation à préparer une communication à la session scientifique « Oiseaux et agriculture » du XVIIème Congrès Espagnol d'Ornithologie, ce qui constitua finalement l'embryon de cet article. Driss Ezzine a traduit en français le texte original espagnol et Carole Attié a révisé la deuxième version française. Paula Delgado et María Romero-Dutheil ont aussi contribué à la version française. Nous remercions également Christian Erard pour son grand effort de révision comme éditeur de la revue. Ce travail est une contribution au projet REN 2000-0765 de la Commission Interministérielle de Science et Technologie (CICYT).

## RÉFÉRENCES

- ALONSO, J.C., MARTÍN, C.A., ALONSO, J.A., PALACÍN, C., MAGAÑA, M. & LANE, S. (2004). — Distribution dynamics of a Great Bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiv. and Cons.*, 13: 1659-1674.
- ALONSO, J.C. & ALONSO, J.A. (1990). — *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Madrid.
- ALONSO, J.C., ALONSO, J.A. & NAVESO, M.A. (1990). — Selección de hábitat de la Avutarda en la Reserva de las Lagunas de Villafáfila, Zamora. Pp. 25-53, in: J.C. Alonso, & J.A. Alonso (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Madrid.
- BOTA, G., DE JUANA, E., GARCÍA DE LA MORENA, E.L., MORALES, M.B., MOREIRA, F. & VIÑUELA, J. (2002). — *Metodología para el censo de Sisón común Tetrax tetrax*. Rapport inédit. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- CAMPOS, B. & LÓPEZ, M. (1996). — Densidad y selección de hábitat del Sisón (*Tetrax tetrax*) en el Campo de Montiel (Castilla-La Mancha, España). Pp. 201-209, in: J. Fernández Gutiérrez & J. Sanz-Zuasti (eds.). *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- CLERE, E. & BRETAGNOLLE, V. (2001). — Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieu agricole : biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 56: 275-297.

- DELGADO, A. & MOREIRA, F. (2000). — Bird assemblages of an Iberian cereal steppe. *AGEE*, 78: 65-76.
- ETXEBARRIA, A. & ASTRAIN, C. (1998). — Selección de hábitat del Sisón común *Tetrax tetrax* durante la estación reproductora en el sur de Navarra. *Anuario Ornitológico de Navarra*, 4: 24-30.
- GARCÍA DE LA MORENA, E.L., MORALES, M.B. & GARCÍA, J.T. (2001). — *Análisis de la importancia de la ZEPA nº 139 "Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares para el Sisón Común, en el conjunto de su población en la Comunidad de Madrid"*. Rapport inédit. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- HELLMICH, J. (1990). — La población de Avutarda de las áreas de Sierra de Fuentes y Torrecillas de la Tiesa (Cáceres). Pp. 72-80, in: J.C. Alonso & J.A. Alonso (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Madrid.
- JIGUET, F., ARROYO, B. & BRETAGNOLLE, V. (2000). — Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behav. Proc.*, 51: 63-82.
- LANE, S.J., ALONSO, J.C. & MARTÍN, C.A. (2001). — Habitat preferences of Great Bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *J. Appl. Ecol.*, 38: 193-203.
- LUCIO, A.J. & PURROY, F.J. (1990). — La población de Avutardas de la provincia de León. Pp. 53-58, in: J.C. Alonso & J.A. Alonso (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Madrid.
- MAÑOSA, S., ESTRADA, J., FOLCH, A., ORTA, J., GONZÁLEZ-PRAT, F. & BONFIL, J. (1996). — Bird-habitat relationships in the Catalan steppes. Pp. 201-209, in: J. FERNÁNDEZ GUTIÉRREZ & J. SANZ-ZUASTI (eds.). *Conservación de las Aves esteparias y su hábitat*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- MARTÍN, L.J. & MARTÍN, I. (1997). — Selección de hábitat y gregarismo de la Avutarda en La Moraña. *El Cervunal*, 5: 109, 175.
- MARTÍNEZ, C. (1998). — Selección de microhábitat del Sisón común *Tetrax tetrax* durante la estación reproductiva. *Ardeola*, 45: 73-76.
- MORALES, M.B. & MARTÍN, C.A. (2002). — The Great Bustard *Otis tarda*. 2002. *BWP Update*, 4: 217-232.
- MORALES, M.B., JIGUET, F. & ARROYO, B. (2001). — Exploded leks: what bustards can teach us. *Ardeola*, 48: 85-98.
- MORALES, M.B., GARCÍA, J.T. & ARROYO, B. (2005). — Can landscape composition changes predict spatial and annual variation of Little Bustard male abundance? *Anim. Cons.*, 8: 167-174.
- MORALES, M.B., BRETAGNOLLE, V. & ARROYO, B. (2005). — Viability of the endangered Little Bustard *Tetrax tetrax* population of western France. *Biodiv. and Cons.*, 14: 3135-3150.
- MOREIRA, F., MORGADO, R. & ARTHUR, S. (2004). — Great Bustard *Otis tarda* habitat selection in relation to agricultural use in southern Portugal. *Wildl. Biol.*, 10: 251-260.
- NÚÑEZ, M.A., & BALLESTEROS, G. (1998). — Dinámica poblacional y selección de hábitat del Sisón (*Tetrax tetrax* L.) en los saladares del Guadalentín. *El Naturalista Indómito*, 7: 1-5.
- ONRUBIA, A., SÁEZ DE BURUAGA, M., OSBORNE, P., BALGIONE, V., PURROY, F.J., LUCIO, A.J. & CAMPOS M.A. (1998). — *Viabilidad de la población Navarra de Avutardas*. Rapport inédit. Gobierno de Navarra, Pamplona.
- PECO, B., MALO, J.E., OÑATE, J.J., SUÁREZ, F. & SUMPISI, J.M. (1999). — Agri-environmental indicators for extensive land-use systems in the Iberian Peninsula. Pp.137-156, in: F. Brouwer, & R. Crabtree, (eds.). *Agriculture and environment in Europe: The role of indicators in agricultural policy development*. CAB International, La Haye.
- PESCADOR, M. & PERIS, S. (1996). — Selección del hábitat por la Avutarda (*Otis tarda*) en campos agrícolas del centro-oeste de la península Ibérica. *Ecología*, 10: 471-480.
- SALAMOLARD, M. & MOREAU, C. (1999). Habitat selection by Little Bustard in a cultivated area of France. *Bird Study*, 46: 25-33.
- SUÁREZ, F. (2004). — Aves y Agricultura en España peninsular: una revisión sobre el estado actual de conocimiento y una previsión sobre su futuro. Pp. 223-266, in: J.L. Tellería (ed.). *La Ornitología Hoy: Homenaje al Profesor Francisco Bernis Madrazo*. Editorial Complutense, Madrid.
- SUÁREZ, F., SAINZ OLLERO, H., SANTOS, T. & GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. (1992). — *Las Estepas Ibéricas*. Ediciones MOPT, Madrid.
- SUÁREZ, F., NAVESO, M.A. & DE JUANA E. (1997). — Farming in the drylands of Spain: birds of the pseudosteppes. Pp. 297-330, in: D.J. Pain & M.W. Pienkowsky (eds.). *Farming and Birds in Europe. The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, London.
- WOLFF, A., PAUL, J.P., MARTIN, J.-L. & BRETAGNOLLE, V. (2001). — The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the Little Bustard. *J. Appl. Ecol.*, 38: 963-975.