THÈSE DE DOCTORAT D'AVIGNON UNIVERSITÉ

École Doctorale N° 536
Agrosciences & Sciences

Spécialité / Discipline de doctorat :
Ecologie des paysages

ENGREF AgroParisTech
Institut de recherche pour la conservation des zones humides Tour du Valat
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale
UMR Dynafor

Présentée par
Pierre Mallet

Rôle des infrastructures et des pratiques agroécologiques pour la conservation de la biodiversité dans les systèmes de grandes cultures en Camargue

---

Soutenue publiquement le 21/10/2022 devant le jury composé de :

Dr Cécile Albert, CR, IMBE **Rapporteure**
Dr Sandrine Petit-Michaut, DR, INRAE **Rapporteure**
Dr Thierry Dutoit, DR, IMBE **Examinateur**
Dr Florence Matutini, CR, OFB **Examinatrice**
Dr François Mesléard, PR, IMBE **Co-directeur de thèse**
Dr Arnaud Béchet, DR, Tour du Valat **Co-directeur de thèse**
Dr Thomas Galewski, CR, Tour du Valat **Co-encadrant**
Dr Clélia Sirami, CR, UMR Dynafor **Co-encadrante**



Résumé

L'intensification de l'agriculture est une menace majeure pour la biodiversité. L'homogénéisation des paysages et les changements de pratiques réduisent la quantité et la qualité des habitats disponibles. Dans ce contexte, l'écologie des paysages peut être utilisée dans le but de proposer des modes de gestion agroécologique favorables à la biodiversité.

Dans cette thèse j'ai étudié les effets des interactions entre les bordures de parcelles et les pratiques agricoles ainsi qu'entre les bordures de parcelles et les milieux semi-naturels. J'ai pris pour modèle d'étude les paysages rizicoles du delta du Rhône en Camargue. Les paysages camarguais se caractérisent par de grands espaces de zones humides protégés en réserve, des zones de pâturage extensif et de marais à vocation cynégétique et des parcelles de grande culture. Selon leur localisation, ces cultures sont entourées de milieux semi-naturels ou dans des paysages d'openfields. En tant que zone humide majeure du bassin méditerranéen, il existe dans le delta du Rhône des enjeux de conservation de la biodiversité très importants. La Camargue est donc une zone d'étude intéressante pour travailler sur des modes de gestion agroécologique qui permettent de concilier la production alimentaire et la conservation de la biodiversité.

En étudiant l'effet de l'hétérogénéité du paysage le long d'un gradient d'intensité d'utilisation de pesticides, je montre que la présence de milieux semi-naturels surfaciques et de bordures de parcelles a un effet positif plus important pour la biodiversité dans les paysages agricoles intensifs. Ces milieux sont utilisés comme des zones refuges par différentes espèces. J'ai ensuite étudié l'effet des surfaces de bordures de parcelles le long d'un gradient de surface de milieux semi-naturels dans des paysages en agriculture biologique. J'ai ainsi mis en évidence le rôle d'habitat de substitution que peuvent avoir les bordures de parcelles pour les oiseaux nicheurs ainsi que leur utilisation comme habitat complémentaire pour les oiseaux hivernants. Cependant, la diversité des niches des espèces rencontrées dans les milieux agricoles camarguais induit des réponses contrastées aux variations de la quantité des différents types d'infrastructures agroécologiques. Afin de prendre en compte ces variations, j'ai modélisé l'effet de la plantation de haies dans le but d'optimiser la conservation de la biodiversité et la fourniture de services écosystémiques.

En conclusion, l'intensification agricole est une menace majeure pour la biodiversité, mais l'adoption de pratiques agroécologiques peut permettre de réduire ces impacts et même offrir des milieux favorables aux espèces. La prise en compte des milieux agricoles dans les programmes de conservation de la biodiversité en Europe est donc nécessaire.

Mots clés : agroécologie, biodiversité, bandes enherbées, conservation, écologie des paysages, haies, linéaire de roseaux, zones humides

Abstract

Agricultural intensification is a major threat to biodiversity. The homogenization of landscapes and the changes of practices reduce the quantity and quality of available habitats. In this context, landscape ecology can be used to propose agroecological management methods that are favorable to biodiversity.

In this thesis, I studied the effects of interactions between field margins and agricultural practices and between field margins and semi-natural habitats. I used the rice paddy landscapes of the Rhone delta in the Camargue as a study model. The Camargue landscapes are characterized by large protected areas (wetlands mostly), extensive grazing areas and marshes for hunting purposes and crop fields surrounded by semi-natural habitats or, on the contrary, in open fields. Depending on their location, these crops are surrounded by semi-natural habitats or, on the contrary, in open fields. As a major wetland area of the Mediterranean basin, the Rhône delta has very important biodiversity conservation issues. The Camargue is therefore an interesting study area for working on agroecological management methods that reconcile food production and biodiversity conservation.

By studying the effect of landscape heterogeneity along a gradient of pesticide use intensity, I show that the presence of semi-natural habitats and field margins has a greater positive effect on biodiversity in intensive agricultural landscapes. These habitats are used as refuges by different species. I then studied the effect of field margins area along a gradient of semi-natural habitat surfaces in organic farming landscapes. I highlighted the role of field margins as substitute habitat for breeding birds and their use as complementary habitat for wintering birds. However, the diversity of niches of species found in the agricultural landscapes of the Camargue induces contrasting responses to variations in the quantity of the different types of agroecological infrastructure. In order to take these variations into account, I modeled the effect of hedgerow planting in order to optimize biodiversity conservation and the provision of ecosystem services.

In conclusion, agricultural intensification is a major threat to biodiversity, but the adoption of agroecological practices can reduce these impacts and even provide favorable habitats for species. It is therefore necessary to take into account agricultural landscapes in biodiversity conservation programs in Europe.

Keywords: agroecology, biodiversity, conservation, grass strips, hedgerows, landscape ecology, reed strips, wetlands

Remerciements

Un immense merci à mes encadrants **Arnaud Béchet**, **Thomas Galewski**, **François Mesléard** et **Clélia Sirami**, qui ont été extraordinaires du début à la fin. Merci **Arnaud** pour ton investissement et pour tes convictions que tu mets au service de ton travail. On se recroisera au détour d'une ZAD. Merci **Tomtom** pour ta vision et tes connaissances naturalistes largement mises à profit au cours de cette thèse. Merci **François** pour tes conseils pleins de sagesse, profite de ta future retraite bien méritée. Merci **Clélia** pour ta rigueur et ta bienveillance que tu as parfaitement dosées tout au long de la thèse et qui m'ont permis de garder moral et motivation. Vous avez formé une équipe extraordinaire, je n'aurais pas pu rêver mieux. Grâce à vous j'ai pu pleinement profiter de ces années passées en Camargue.

Merci aux membres de mon jury **Cécile Albert**, **Thierry Dutoit**, **Florence Matutini** et **Sandrine Petit-Michaut**, d'avoir accepté d'évaluer mes travaux et aux membres de mon comité **Stéphanie Aviron** et **Thierry Dutoit**, pour leurs conseils.

Merci à **Alpina-Savoie** d'avoir soutenu ce projet et de contribuer au développement de l'agroécologie en Camargue. Merci à **Biosud** et **l'ensemble des agriculteurs** qui m'ont accordé du temps et qui ont accepté de participer à ce projet.

Merci **Henrik Pärn** et **Brett Sandercock**, de m'avoir accompagné lors de ma première expérience de recherche. Merci à **Jean-Philippe Guillemin**, **Jérôme Marcel** et **Dominique Rollin**, pour votre aide et votre soutien au cours du processus de sélection FCPR. Merci à **Charlotte Francesiaz** et **Claire Pernollet** pour vos conseils en début de thèse.

Merci à **Jean Jalbert**, directeur général de l'institut de recherche de la Tour du Valat, **Patrick Grillas** et **Raphaël Billé,** directeurs des programmes pour votre accueil au sein de la Tour du Valat.

Que serait la Tour sans son équipe extraordinaire ? Merci à tous de faire vivre ce lieu unique. **Antho**, un grand merci pour les échanges et les sorties naturalistes. Faute d'avoir pu changer le monde ensemble sur le Larzac il y a vingt ans, on pourra continuer de le changer autour de bonnes bières. Merci à **Katia**, **Giulia** et **Maël**, pour ces moments partagés au rendez-

vous. Merci au célèbre trio **Antoine**, **Sam** et **Tom**, vous êtes fous ne changer rien ! Merci à **Clémence**, **Columba**, **Emilie**, **Jocelyn**, **Lorena**, **Marie**, **Marion** et **Phillipe**, pour ces moments partagés au labo et à l'école. Merci **Marc** de m'avoir un peu emmené en Albanie. Merci et bonne chance à **Damien** et **Nico**, qui vont continuer à porter la bonne parole de l'agroécologie à travers la Camargue. Merci **Flo**, pour m'avoir assuré un nid douillet à l'école et **Arnaud** pour m'avoir nourri. Merci **Jean-Claude**, **Marie Antoinette, Laura** et **Roberta** pour votre aide, gentillesse et votre écoute. Merci à l'équipe de l'OFB **Betty**, **Jean-Yves**, **Julien**, **Matthieu** et **Pierre**, vos rires et sifflements vont me manquer.

Merci à tous les doctorants, stagiaires, services civiques et volontaires européens avec qui j'ai pu partager la vie de l'école. **Poulet**, heureusement que tu étais là. Tu connais la place que tu as dans mon cœur. **Hugo**, moi aussi je t'aime ! Hâte de venir te voir dans ton pays. **Fabien**, le meilleur éleveur de Camargue et d'ailleurs ! C'était un plaisir de rire, échanger et bosser avec toi. Bon courage pour la fin, tu vas gérer. Merci **Elie**, pour ta bienveillance hors du commun, ton aide et ta folie. A bientôt pour aller faire des listes en terre inconnues ! **Dilara**, you can be proud of you! see you soon in Turkey. **Cécile** qui va toujours de l'avant et **Leslie** la reine des cistudes, bon courage à toutes les deux pour la suite. Merci à **Xabi,** l'homme qui sait tout faire et **Nico**, alias le fifon, vlad, l'homme en kilt et j'en passe ! La bise aux **confinis** avec qui j'ai traversé cette épreuve. Merci à **Arthur** pour ces échanges naturalistes, je t'attends en Franche-Comté pour aller voir le lynx ! Merci à **Dago** et **Nico**, pour avoir été des stagiaires extraordinaires autant au boulot qu'en soirée. Merci à la super équipe de l'hiver 2020 : **Céline**, **Lucia**, **Maud**, **Nono**, **Raquel** et **Sandra**. Merci au gang des filles de la cave 2021-22 **Alice**, **Amélie**, **Fany**, **Klervi,** et **Louise** pour votre folie et enthousiasme. Merci à **Blanchon**, **Sylvain**, **Tinet** et **Tati** pour cette session de baguage inoubliable à Porquerolles et pour tous ces moments partagés à la Tour et sur le terrain. **Olivier**, c'était un vrai plaisir de partager tant de moments avec toi autour de chips, bières et rhum ! Merci pour toutes tes histoires qui font vivre la mémoire de la Tour. Et évidemment merci à **Carole** qui à illuminée ma vie à la Tour.

Merci au **Crew** pour tous les moments avec vous qui ont été de vraies bouffées d'oxygènes. **Lise**, merci pour tout, et à notre nouvelle vie ! Merci à **Marion**, **Fred**, **Christophe**, **Joëlle** et **Nina.** On ne s'est pas assez vu à mon goût depuis mon exil en Camargue, mais on va rattraper ça ! Merci à mes parents de m'avoir toujours encouragé et permis de faire ce que je voulais. Je vous aime.

Table des matières

Résumé **4**
Abstract **5**
Remerciements **6**
Table des matières **8**
1 Introduction **10**
1.1 La biodiversité des milieux agricoles 10
1.2 Combiner production agricole et protection de la biodiversité 16
1.3 Préserver la biodiversité au niveau des paysages agricoles 18
2 Les grandes cultures de Camargue, un exemple d'agriculture de zone humide méditerranéenne **24**
2.1 Relations entre agriculture et biodiversité dans les zones humides méditerranéennes 24
2.2 Evolution de l'agriculture en Camargue 28
3 Objectifs de la thèse et questions de recherche **32**
3.1 Interactions entre utilisation des pesticides et hétérogénéité du paysage 32
3.2 Compensation de la perte d'habitats semi-naturels 33
3.3 Gestion des intercultures 34
3.4 La plantation de haies comme pratique agroécologique à adapter 34
Chapitre 1 : Interaction entre les pratiques culturales et l'hétérogénéité du paysage **37**
1 Introduction **42**
2 Material and methods **44**
2.1 Study area 44
2.2 Landscape and site selection 44
2.3 Multi-taxa sampling 45
2.4 Landscape and field variables 46
2.5 Data analysis 47
3 Results **48**
4 Discussion **51**
5 Conclusion, and conservation implications and future directions for cultivation in wetland areas **53**
Supplementary material **56**
Chapitre 2 : Importance des bordures de parcelles pour la conservation des oiseaux nicheurs **85**
Abstract **88**
1 Introduction **89**
2 Material and methods **91**
2.1 Study area 91
2.2 Study design 91
2.3 Bird monitoring and traits 93
2.4 Data analysis 94
3 Results **95**
4 Discussion **100**
Supplementary material **104**

Chapitre 3 : Effets des bordures de parcelles et des couverts d'interculture sur les oiseaux hivernants 108
Abstract 111
1 Introduction 112
2 Material and methods 114
2.1 Study area and sampled field selection 114
2.2 Landscape description 115
2.3 Winter bird surveys 116
2.4 Data analysis 117
3 Results 119
4 Discussion 121
4.1 Insectivorous wintering passerines 122
4.2 Granivorous wintering passerines 123
4.3 Synthesis and application 124
Supplementary material 126
Chapitre 4 : Optimisation spatiale de l'aménagement des bordures pour la conservation de la biodiversité et les services/disservices associés 127
Abstract 130
1 Introduction 131
2 Material and methods 133
2.1 Study area 133
2.2 Greater flamingo incursion probability model and its evaluation 135
2.3 Greater horseshoe habitat connectivity model and its evaluation 135
2.4 Optimization of hedgerow planting 136
3 Results 139
3.1 Incursion probability modeling 139
3.2 Connectivity modeling 141
4 Discussion 144
4.1 Greater flamingo incursion probability 145
4.2 Greater horseshoe habitat connectivity 145
4.3 Optimize hedgerow planting 146
4.4 Involvement of stakeholders in landscape planning 146
Supplementary materials 149
5 Discussion 153
5.1 Synthèse des principaux résultats 153
5.2 Réponse de la biodiversité des systèmes de grandes cultures de Camargue à l'hétérogénéité des paysages et aux pratiques agricoles 155
5.3 Vers des systèmes agricoles riches en biodiversité 174
Références 184

1 Introduction

1.1 La biodiversité des milieux agricoles

1.1.1 Déclin de la biodiversité et rôle des milieux agricoles pour la biodiversité

Le déclin actuel de la biodiversité est considéré comme une sixième extinction de masse (Ceballos et al., 2017). Selon un récent rapport de l'IPBES (International Panel on Biodiversity and Ecosystem Services), sur une estimation de 8 millions d'espèces vivantes sur Terre, un million seraient menacées d'extinction (Díaz et al., 2019). Le Living Planet Index, un indice multispécifique qui synthétise les tendances des populations de vertébrés, montre quant à lui que ces espèces ont décliné rapidement depuis 1970, avec des réductions de 40 % de l'abondance des vertébrés terrestres, de 84 % de celle des vertébrés d'eau douce et de 35 % pour les vertébrés marins (WWF, 2020). Cette crise de la biodiversité menace notre capacité à atteindre 80 % des objectifs de développement durable, notamment sur les thématiques clés de la sécurité alimentaire, la santé, l'eau, le climat, les océans et les sols (Díaz et al., 2019).

Aujourd'hui, les milieux agricoles représentent 40 % des terres émergées en Europe (DataBank, 2018). La moitié des espèces terrestres se sont adaptées à ces milieux (Herzog et al., 2013). D'après Jeanneret et al., (2021b) en Europe, un quart des espèces de plantes, de vers de terre, d'araignées et d'insectes pollinisateurs sont observés uniquement dans les milieux agricoles au printemps et un autre quart sont observés à la fois dans ces milieux et les milieux semi-naturels. Les milieux agricoles jouent aussi un rôle prépondérant en hiver, car certaines espèces comme les passereaux granivores y trouvent la majorité de leur alimentation (Morales et al., 2015). Cette disponibilité et abondance de ressource influence la survie hivernale de ces espèces, mais aussi la tendance des populations nicheuses (Gillings et al., 2005; Siriwardena et al., 2008). En Europe, la biodiversité des milieux agricoles décline encore plus vite que celle des autres écosystèmes terrestres. La richesse spécifique médiane des plantes messicoles rencontrées sur les parcelles agricoles a diminué de 71 % depuis les années 1950 en Allemagne (Meyer et al., 2013) et l'abondance des papillons des prairies d'Europe a diminué de 39 % depuis 1990 (Warren et al., 2021). En France, l'abondance des oiseaux des milieux agricoles a diminué de 38 % depuis 1990 tandis que l'abondance des espèces d'oiseaux généralistes a diminué de 24 % et celle des oiseaux forestiers n'a diminuée que de 1 % (ONB, 2019). L'intensification des pratiques agricoles et l'homogénéisation des paysages agricoles sont les facteurs principaux à l'origine de ce déclin (Kleijn et al., 2011; Tscharntke et al., 2005).

1.1.2 Effet de l'évolution de l'agriculture sur le déclin de la biodiversité

1.1.2.1 Effet de l'intensification des pratiques agricoles

En moyenne dans le monde, on estime que l'utilisation d'intrants de synthèse (engrais et pesticides) diminue la richesse en espèces de 34 % et leur abondance de 50 % au sein des parcelles agricoles (Bengtsson et al., 2005; O. M. Smith et al., 2020; Tuck et al., 2014). Un grand nombre d'études mettent en évidence un impact négatif des pesticides sur la biodiversité, soit par une action directe (contamination des individus), soit par une action indirecte (par perturbation trophique; e.g. Bengtsson et al., 2005; Hole et al., 2005). Une méta-analyse de l'effet de ces produits sur la biodiversité a montré que 68 % des 148 études conduites entre 1981 et 2009 en Europe concluent à un effet négatif de l'utilisation de pesticides sur l'abondance et/ou la richesse spécifique des espèces non ciblées par ces traitements (Tuomisto et al., 2012). L'existence d'interactions entre l'utilisation de pesticides et l'hétérogénéité du paysage pourrait expliquer la variabilité observée entre ces différentes études (Batáry et al., 2011). Tscharntke et al., (2012b) émettent l'hypothèse ('complexité intermédiaire du paysage', Fig. 1) que l'arrêt de l'utilisation de pesticides a un effet plus important dans des paysages composés entre 1 % et 20 % d'habitat semi-naturel, que dans des paysages très simplifiés (< 1 % de milieux semi-naturels) ou très complexes (> 20 % de milieux semi-naturels).

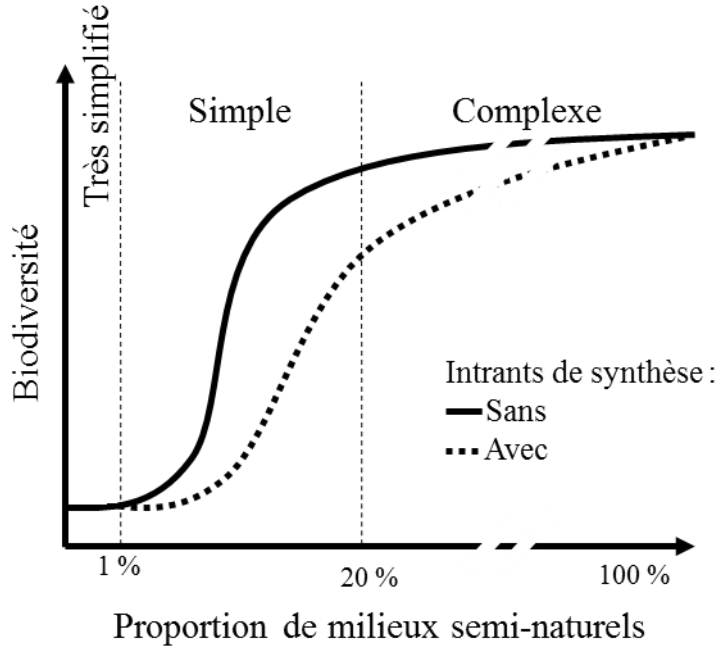


Figure 1 : Biodiversité des paysages agricoles en fonction de la proportion de milieux semi-naturels selon les pratiques culturales avec ou sans intrants de synthèses. L'arrêt de l'utilisation d'intrants de synthèses a un effet plus important dans les paysages simples que dans les paysages très simples ou complexes (adapté de Tscharntke et al., 2012b).

La valeur des milieux semi-naturels comme zones de refuge peut être particulièrement élevée pour les espèces confrontées à un niveau élevé de pesticides au sein des parcelles agricoles (Klaus et al., 2021; Ricci et al., 2019; Smith et al., 2020). À l'inverse, les champs gérés de manière extensive peuvent fournir des ressources suffisantes pour un large éventail d'espèces agricoles, qui peuvent donc être peu affectées par une augmentation de la quantité de zones semi-naturelles (Fig. 2 ; Carrié et al., 2017). Plusieurs études corroborent cette hypothèse pour les oiseaux (Batáry et al., 2010; Dänhardt et al., 2010; Smith et al. , 2010), les pollinisateurs (Nicholson et al., 2017; Park et al., 2015; Rundlöf et al., 2008), les araignées (Djoudi et al., 2018), les plantes (Rader et al., 2014) et les rongeurs (Fischer et al., 2011a).

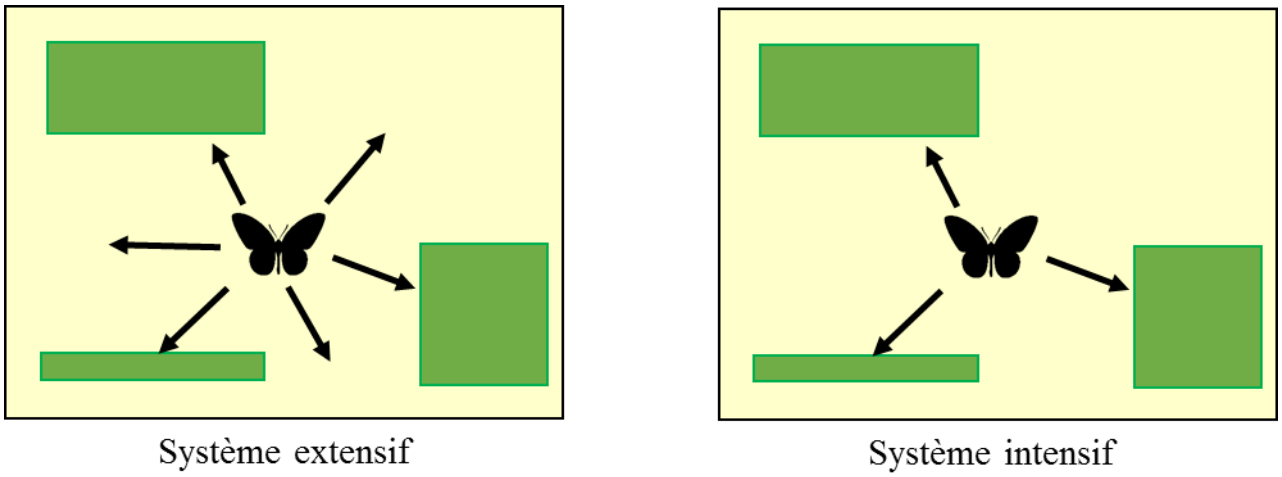


Figure 2 : Dans les systèmes extensifs, les espèces peuvent trouver des ressources dans les parcelles agricoles (jaune, la parcelle est considérée comme un habitat source) et dans les milieux semi-naturels (vert). Dans les systèmes intensifs, les ressources sont disponibles uniquement dans les milieux semi-naturels (la parcelle est considérée comme un habitat puits). Modifié d'après Carrié et al. (2017).

De manière concomitante, le déclin des pratiques agricoles extensives est considéré comme une menace pour la biodiversité en Europe (Queiroz et al., 2014). L'abandon du pâturage extensif dans les pelouses alpines induit par exemple une fermeture de ces milieux qui évoluent en milieux forestiers. On estime que la fermeture d'une pelouse peut provoquer la perte de 57 % des espèces de plantes et une diminution de 53 % de la biomasse d'arthropodes qui lui sont associés (Anthelme et al., 2001). De même, l'abandon de la viticulture en terrasse en Suisse a conduit à une perte de 40 % des espèces végétales dans ces milieux agricoles (Rusterholz et al., 2020). Les pratiques agricoles extensives permettent de préserver des paysages agricoles qui répondent aux critères de l'agriculture à Haute Valeur Naturelle (HVN ; Andersen et al., 2004) du fait de leur importante proportion de milieux semi-naturels, de leur

diversité d'habitats et/ou de la forte proportion d'espèces rares qu'ils abritent (Andersen et al., 2004). Les milieux agricoles extensifs sont maintenant rares, avec seulement 15 % des zones agricoles européennes considérées comme HVN (Andersen et al., 2004).

En hiver, les pratiques interculturales se sont elles aussi intensifiées avec l'utilisation de pesticides post-récolte et l'amélioration des techniques de récolte qui laissent moins de grains dans les parcelles (Moreby and Southway, 1999; Stoate et al., 2009). En outre, la superficie des intercultures riches en ressources, comme les jachères ou les chaumes, diminue pour laisser la place à des cultures plus productives. Les variétés de céréales d'hiver sont par exemple plus productives que les variétés de printemps (Beres et al., 2010; Cuesta-Marcos et al., 2015), mais sont associées à un labourage plus précoce des chaumes (Newton, 2004). L'intensification des pratiques interculturales a des conséquences négatives sur la biodiversité, notamment sur les espèces d'oiseaux granivores en hiver qui ont subi une perte d'abondance de 39 % depuis 1968 en Angleterre (Robinson and Sutherland, 2002).

1.1.2.2 Effet de l'homogénéisation des paysages

Depuis les années 50, la mécanisation et la modernisation de l'agriculture ont entraîné une spécialisation des exploitations agricoles, i.e. des exploitations dont les revenus dépendent d'un unique secteur de production (e.g. viticulture, culture de céréales…), et la création de régions de productions homogènes : grande culture céréalière dans le Bassin parisien, production laitière et l'élevage intensif hors-sol dans l'ouest de la France… (Vaudois, 1985). La spécialisation agricole s'est accompagnée d'une diminution de la diversité des assolements et d'un raccourcissement des rotations (Batáry et al., 2020). L'homogénéisation des paysages induits par la spécialisation des pratiques agricoles affecte négativement la biodiversité (excepté certaines espèces spécialisées ; Aguilera et al., 2020), car une diversité de culture offre de multiples ressources pour un large panel d'espèces (Rosa-Schleich et al., 2019; Sirami et al., 2019).

Les paysages agricoles se sont aussi simplifiés du fait de l'augmentation de la taille moyenne des parcelles, la fusion des parcelles entraînant la disparition des habitats semi-naturels qui les séparaient (Báldi and Batáry, 2011). Les habitats semi-naturels surfaciques, tels que les boisements et les prairies, qui subsistent dans les paysages agricoles peuvent constituer un habitat permanent pour la faune sauvage et peuvent abriter jusqu'à la moitié de la biodiversité des paysages agricoles (Jeanneret et al., 2021b; Toffoli and Rughetti, 2017). Ces

milieux sont de trois types (i) les boisements, qui accueillent des espèces inféodées aux milieux forestiers (Photographie 1) ; (ii) les prairies, qui accueillent des espèces inféodées aux milieux ouverts (Photographie 2) et (iii) les zones humides, qui accueillent des espèces inféodées aux milieux aquatiques (Photographie 3). Cependant, ces habitats semi-naturels surfaciques se raréfient en raison de leur conversion progressive en terres arables. Dans l'Union européenne, ces pressions sont en partie dues aux aides de la Politique Agricole Commune (Pe'er et al., 2014) qui encore aujourd'hui ne prennent pas assez en compte l'importance de ces milieux dans les systèmes agricoles (Pe'er et al., 2022). Ainsi, dans certains paysages agricoles, les bordures de parcelles sont les seuls habitats semi-naturels restants (Marshall and Moonen, 2002). Les bordures de parcelles sont des milieux qui couvrent une faible proportion des paysages agricoles, mais qui peuvent pourtant abriter un nombre important d'individus et d'espèces (e.g. les bordures de champs représentent 6,6 % de la superficie des paysages de grandes cultures en Pologne et accueillent 35,6 % de l'abondance des oiseaux hivernants ; Wuczyński and Wuczyński, 2019). Du point de vue de la biodiversité, les bordures de parcelle telle que les haies peuvent fournir des habitats à un large éventail d'espèces (Hinsley and Bellamy, 2019; Morandin and Kremen, 2013), et augmenter la connectivité des habitats boisés, la connectivité faisant référence dans ce cas à combien un paysage facilite ou entrave le déplacement, la dispersion ou la migration des espèces entre les habitats (Montgomery et al., 2020). Il en est de même pour les autres types de bordures que l'on peut rencontrer dans les paysages agricoles comme les bandes enherbées (Vickery et al., 2009) ou les canaux (Decleer et al., 2015).



(1) Epervier d'Europe (*Accipiter nisus*)



(2) Busard cendré (*Circus pygargus*)



(3) Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*)

Photographies de trois espèces de rapaces diurnes typiques des milieux (1) forestiers ; (2) ouverts et (3) humides.

1.1.3 Rôle de la biodiversité pour l'agriculture et conséquences de son déclin

La production agricole dépend de services écosystémiques indispensables que sont les services de support (formation des sols, cycle de l'eau et des nutriments, biodiversité génétique) et les services de régulation (pollinisation, régulation des ravageurs… ; Zhang et al., 2007). La fourniture de ces services dépend de la biodiversité présente dans les milieux agricoles (Tscharntke et al., 2005). La méta-analyse de Dainese et al. (2019) montre une corrélation positive entre la richesse spécifique des auxiliaires de culture, et la fourniture de services de support.

La résilience des fonctions écologiques qui sous-tendent les services écosystémiques dépend de la diversité des cortèges d'espèces (Oliver et al., 2015). Les milieux agricoles sont des milieux fortement et régulièrement perturbés par les pratiques culturales, et soumis aussi à des aléas climatiques de plus en plus forts (Drobinski et al., 2020). Afin de garantir la résilience des fonctions écologiques au sein de ces systèmes agricoles, il semble nécessaire de préserver une biodiversité élevée avec des espèces aux fonctions complémentaires (i.e. des espèces aux fonctions écologiques différentes) et redondantes (i.e. des espèces qui réalisent la même fonction ; Tscharntke et al., 2005).

Au vu de la crise de la biodiversité actuelle et de son impact sur la production agricole, la conservation de la biodiversité des milieux agricoles pour elle-même et pour les services écosystémiques qu'elle fournit est primordiale. Les milieux agricoles devraient donc tenir une place centrale dans les politiques de conservation européennes (Stoate et al., 2009). A titre d'exemple, sur les 231 habitats listés dans l'annexe 1 de la directive habitats en Europe, 63 (27 %) dépendent totalement ou partiellement des pratiques agricoles (Halada et al., 2011). Face aux volontés d'intensification de l'agriculture en réponse à la guerre en Ukraine (Astier, 2022), de la faible ambition écologique de la nouvelle PAC 2023-2027 (Pe'er et al., 2022), et au vu de l'état actuel des tendances de la biodiversité, il est urgent de proposer des alternatives agricoles qui permettent de concilier production agricole et protection de la biodiversité (Jeanneret et al., 2021a; Tscharntke et al., 2012a, 2005).

1.2 Combiner production agricole et protection de la biodiversité

1.2.1 Gestion intégrée

La gestion intégrée (land sharing) a pour objectif d'intégrer la conservation de la biodiversité au sein des systèmes agricoles (Ekroos et al., 2016). Les leviers d'action sont par exemple la mise en place de pratiques agricoles moins intensives, telles que la conversion à l'agriculture biologique et l'augmentation de la diversité paysagère (Grass et al., 2021 ; Tableau 1). Or la méta-analyse à l'échelle mondiale de Ponisio et al. (2015) montre que l'agriculture biologique est en moyenne 19 % moins productive que l'agriculture conventionnelle, avec une réduction de cette différence à 8 % grâce à l'adoption de pratiques agroécologiques telle que la rotation des cultures. En partant du postulat d'un besoin de production croissante pour répondre à la demande alimentaire mondiale, les critiques de la gestion intégrée suggèrent que cette diminution de la productivité impliquerait par conséquent d'augmenter la surface agricole pour garantir la même production et ce, au détriment des milieux naturels (Balmford et al., 2019; Green et al., 2005). La conversion des milieux naturels en terre agricole induite par la gestion intégrée augmenterait donc l'effet négatif de l'agriculture sur la biodiversité, notamment pour les espèces qui ont besoin de grands espaces naturels continus (Jiang et al., 2017).

Tableau 1 : Liste des éléments paysagers et pratiques agricoles considérés comme actions de gestion séparée ou gestion intégrée, d'après Grass et al. (2021). Sont listés seulement les éléments paysagers et pratiques agricoles étudiés au cours de cette thèse.

Type d'habitat	Élément paysager	**Gestion séparée** ou *Gestion intégrée*
Bordures de champ	Haie	*Gestion intégrée*
	Bande enherbée	*Gestion intégrée*
	Linéaire de roseaux	*Gestion intégrée*
Forêts	Boisements	**Gestion séparée**
Prairies	Prairies extensive	*Gestion intégrée*
	Prairies naturelles ou steppe	**Gestion séparée**
Milieux humides	Marais, plan d'eau	**Gestion séparée**
	Roselières	**Gestion séparée**
Parcelle agricole	Agriculture conventionnelle	**Gestion séparée**
	Agriculture biologique	*Gestion intégrée*
	Jachère	*Gestion intégrée*

1.2.2 Gestion séparée

Face à ce dilemme, la gestion séparée (land sparing) cherche à préserver la biodiversité par la création ou le maintien de zones naturelles via l'intensification des pratiques agricoles sur des surfaces plus réduites (Ekroos et al., 2016 ; Tableau 1). L'agriculture européenne est déjà très intensive avec seulement 15 % de la surface agricole considérée comme HVN et une moyenne de 8 % seulement en agriculture biologique (Agence BIO, 2021; Andersen et al., 2004). Or malgré cette intensification, seuls 2,2 % du territoire européen est actuellement dédié à la conservation forte (European Environment Agency, 2017), un chiffre certainement trop bas pour garantir les objectifs de préservation de biodiversité à l'échelle du continent. A titre d'exemple, Balmford et al. (2019) mettent en évidence au Ghana que la gestion séparée permet d'augmenter l'abondance des oiseaux d'un territoire seulement si l'intensification des pratiques est associée à la protection d'au moins 28 % d'espaces naturels. En Europe, du fait de l'emprise des milieux agricoles, une stratégie de gestion séparée seule ne semble ni faisable ni une stratégie susceptible d'enrayer le déclin dramatique et continu de la biodiversité des terres agricoles (Batáry et al., 2020; Grass et al., 2021, 2019; Kleijn et al., 2020; Tscharntke et al., 2021).

1.2.3 Deux approches à combiner et non à opposer

Même si elle permet de conserver de grandes surfaces d'habitat naturel d'un seul tenants, la gestion séparée conduit à un isolement des populations dans des habitats qui seront fragmentés par des milieux de production agricole infranchissables par de nombreux taxons (Landis, 2017). Or même dans de grandes réserves naturelles, les populations isolées font face à des risques d'extinction importants (Figueiredo et al., 2019; Perfecto and Vandermeer, 2010). L'adoption de pratiques de gestion intégrée en complément, qui promeuvent la présence de corridors, permet d'augmenter la connectivité des habitats et de limiter ces risques d'extinctions (Öckinger et al., 2012). Ces corridors assurent une fonction de dispersion des individus, et augmentent aussi les interactions plantes-animaux comme la pollinisation (Tewksbury et al., 2002). Holzschuh et al. (2009) observent par exemple une abondance d'abeilles solitaires 600 % plus importante dans des bandes enherbées connectées avec une lisière de forêt que dans des bandes enherbées isolées.

Certains systèmes agricoles tentent de combiner la gestion séparée et intégrée. C'est le cas de l'agroécologie, un concept développé par Altieri (1999), qui se définit aujourd'hui de diverses façons, tout à la fois comme (i) un mouvement social qui promeut les exploitations

familiales (Altieri and Toledo, 2011) ; (ii) un mode de production agricole qui se base sur l'utilisation de pratiques respectueuses de l'environnement et l'utilisation de la biodiversité comme auxiliaire de culture (Francis et al., 2003; Wezel et al., 2014) ; et enfin (iii) une discipline scientifique à l'interface entre l'agronomie et l'écologie (Wezel et al., 2009). En tant que mode de production agricole, l'agroécologie cherche à imiter le fonctionnement des écosystèmes naturels (Altieri, 1999). C'est un système agricole qui a comme double objectif la production de nourriture et la conservation de la biodiversité (Liere et al., 2017). Pour ce faire, le niveau d'organisation le plus pertinent à considérer est celui du paysage, car il permet d'adopter des pratiques agricoles extensives (gestion intégrée) tout en préservant des zones non productives ayant pour rôle d'être des sources de biodiversité (gestion séparée ; Kremen, 2015).

1.3 Préserver la biodiversité au niveau des paysages agricoles

1.3.1 Hétérogénéité du paysage

Le paysage est « un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée en partie par les activités humaines » (Baudry and Burel, 1999). L'hétérogénéité du paysage se décompose en hétérogénéité de composition qui décrit la nature des éléments du paysage (i.e. proportion et diversité des éléments paysagers) et en hétérogénéité de configuration qui décrit l'arrangement spatial des éléments du paysage (i.e. taille moyenne des éléments paysagers, densité de bordures ; Fahrig et al., 2011). L'hétérogénéité du paysage a été identifiée comme un levier clé pour la conservation de la biodiversité dans les milieux agricoles (Benton et al., 2003) et ce notamment à travers les mécanismes suivants : effet de contagion, compensation, supplémentation, complémentation et connectivité.

1.3.1.1 Effet de contagion

Le déplacement des individus entre deux habitats adjacents est appelé effet de contagion (spillover effect ; Batáry et al., 2020). Ces mouvements peuvent être réalisés par les individus pour atteindre plusieurs ressources, situées dans différents milieux, afin d'accomplir leur cycle de vie (hypothèse de complémentation des habitats, cf. 1.3.1.2.). Ces mouvements peuvent aussi résulter de différences de productivités entre des habitats riches en ressources (habitats sources) et des habitats pauvres en ressources (habitat puits ; Rand et al., 2006). La productivité d'un habitat peut varier au cours d'une saison, les auxiliaires de cultures vont par exemple coloniser les parcelles agricoles au cours de la période de croissances des plantes avant de trouver refuge

dans les milieux semi-naturels adjacents après la récolte (Alignier et al., 2014; Tscharntke et al., 2016). Les flux d'individus peuvent aussi dépendre des pratiques de gestions, face à l'application de pesticides dans les parcelles agricoles certaines espèces comme les pollinisateurs, peuvent par exemple trouver refuge dans les milieux semi-naturels adjacents (Park et al., 2015). Les effets de contagion entre habitats sont favorisés par l'hétérogénéité de configuration des paysages via la diminution de la distance entre les types d'habitats et l'augmentation de la densité de bordures (Dong et al., 2015).

1.3.1.2 Compensation, supplémentation et complémentation des habitats

Un paysage hétérogène, notamment du point de vue de sa composition, favorise les phénomènes de compensation et/ou de supplémentation de l'habitat (Brotons et al., 2005). L'hypothèse de compensation de l'habitat stipule que les espèces peuvent compenser la perte d'habitat naturel en utilisant d'autres milieux, en particulier les milieux agricoles, pour remplacer leur habitat d'origine (Fig. 3). Le busard cendré (*Circus pygargus*), nichait par exemple à l'origine dans les prairies naturelles et les zones buissonnantes, mais dépend aujourd'hui presque exclusivement des champs cultivés qui ont remplacé l'habitat d'origine dans une grande partie de son aire de répartition (Orta et al., 2020). L'hypothèse de supplémentation stipule que les milieux autres que l'habitat d'origine peuvent être utilisés comme habitat supplémentaire, c'est-à-dire en addition de leur habitat d'origine. C'est par exemple le cas des haies utilisées par les espèces de lisière forestière comme la tourterelle des bois (*Streptopelia turtur*) ou le verdier d'Europe (*Chloris chloris*), en supplément des lisières forestières (Fig. 3 ; BirdLife International, 2022). Peu d'études se sont cependant intéressés au rôle des éléments semi-naturels linéaires dans les mécanismes de complémentation et supplémentation (Decleer et al., 2015; Dollinger et al., 2015).

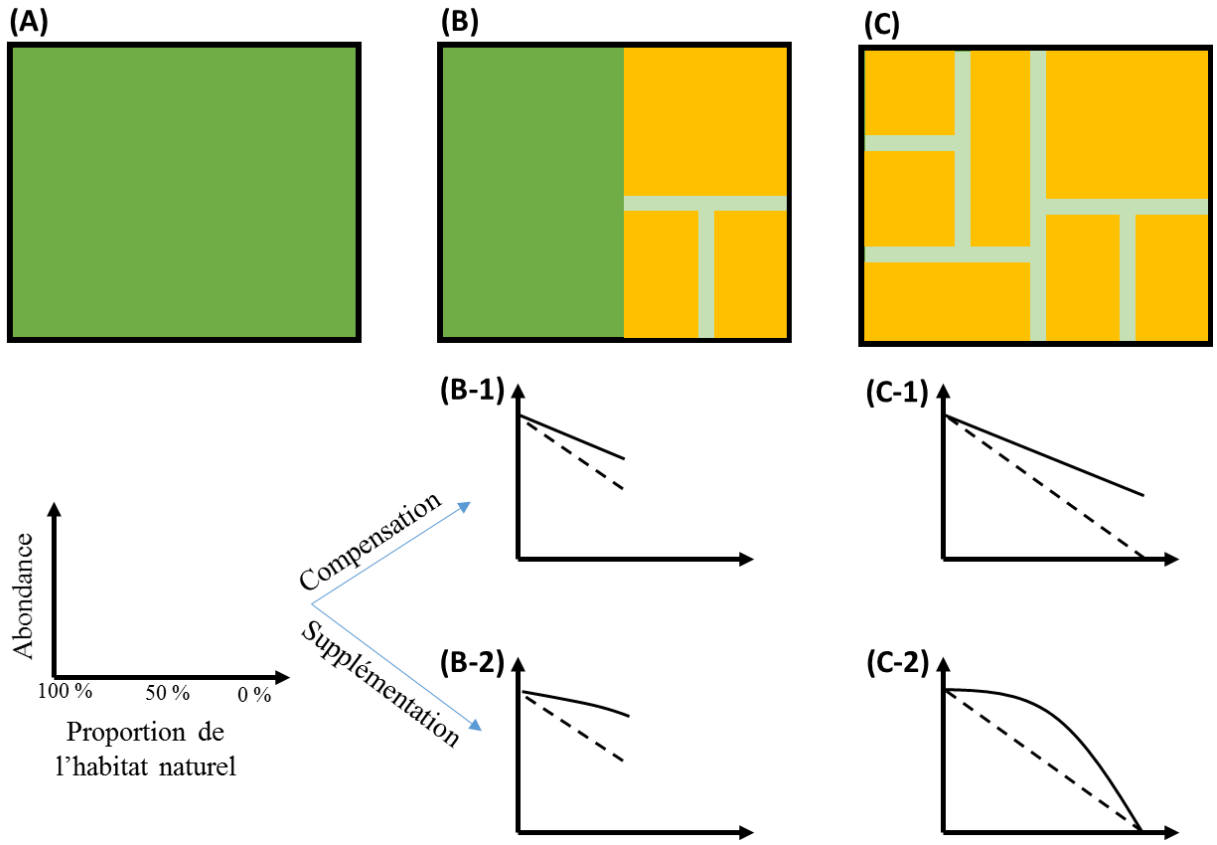


Figure 3 : Évolution de l'abondance d'une espèce face à la conversion de son habitat naturel en milieu agricole. (A), l'habitat naturel (vert) occupe la totalité du paysage. (B), la moitié du paysage a été converti en milieu agricole (orange) mais persistent des milieux semi-naturels en bordure (vert clair). (B-1), l'habitat semi-naturel compense en partie la perte d'habitat naturel. (B-2), l'habitat semi-naturel supplémente l'habitat naturel. (C), la totalité du paysage a été convertie en milieu agricole (orange) et milieu semi-naturel (vert clair). (C-1), l'habitat a totalement disparu du paysage, mais l'habitat de substitution permet de garder une partie de la population. (C-2), l'espèce a disparu du paysage. Les courbes en pointillés représentent l'évolution de l'abondance en cas de perte nette d'habitat sans phénomène de compensation ou supplémentation et les courbes continues l'évolution de l'abondance avec la prise en compte des effets de compensation ou de supplémentation. Modifié d'après Brotons et al. *(2005).*

L'hypothèse de complémentation de l'habitat s'applique aux espèces qui ont besoin d'au moins deux ressources séparées, non substituables, situées dans différents milieux pour accomplir leur cycle de vie, et propose que ces espèces soient d'autant plus abondantes si le paysage comporte une diversité de milieux (Dunning et al., 1992). Les sauterelles à pattes rouges (*Melanoplus femurrubrum*) sont par exemple deux fois plus abondantes dans les paysages agricoles composés de parcelles de trèfle, où ils trouvent leur nourriture, et de bandes enherbées, où ils pondent, comparé à des paysages uniquement composés de parcelles de trèfle ou couplés avec du sol nu (Haynes et al., 2007).

1.3.1.3 Connectivité

La connectivité spatiale est le degré avec lequel les individus peuvent se déplacer entre les patches d'habitat (Montgomery et al., 2020). La connectivité d'un habitat dépend donc en partie de l'hétérogénéité du paysage. Plus particulièrement, la connectivité des habitats semi-naturels dépend notamment de la présence d'éléments semi-naturels linéaires. Ces éléments linéaires en bordure de parcelle sont utilisés par de nombreuses espèces comme corridors pour rejoindre des patches d'habitat semi-naturel (Holzschuh et al., 2009; Jauker et al., 2009). En revanche, un même type d'élément semi-naturel linéaire peut être perçu par une espèce ou un groupe taxonomique comme un corridor et par d'autres comme une barrière à la dispersion. Les haies sont par exemple de très bons corridors pour les chiroptères (Pinaud et al., 2018), tandis qu'elles limitent la dispersion des syrphes (Wratten et al., 2003). Devant la nécessité d'augmenter l'hétérogénéité des paysages et les mesures actuelles de soutien à la plantation de haies (MAA, 2021), il est important de savoir où aménager ces infrastructures afin de maximiser les synergies et de limiter les antagonismes.

1.3.2 Des effets du paysage et des pratiques dépendants du contexte local

De nombreux exemples mettent en avant que l'effet des aménagements paysagers dépend du contexte, notamment des types de milieux et des espèces considérées. Les haies sont par exemple des sites de reproduction favorables pour de nombreuses espèces d'oiseaux de lisière forestière ou de pollinisateurs (Hinsley and Bellamy, 2019; Morandin and Kremen, 2013). En revanche, elles ont un effet négatif sur l'abondance des oiseaux d'eau dans les systèmes rizicoles, car elles limitent la visibilité et donc la détection des prédateurs (Katayama et al., 2019; Tourenq et al., 2001a). Les canaux sont un type de bordure qui peut accueillir une grande diversité d'espèces, notamment des plantes, des invertébrés, des insectes, des amphibiens, des oiseaux et des mammifères liés aux milieux humides (Dollinger et al., 2015). En revanche, l'abondance de certaines espèces d'oiseaux de milieux ouverts comme les alouettes des champs (*Alauda arvensis*) ou les perdrix grises (*Perdix perdix*) est négativement corrélée à l'augmentation du linéaire de canaux (Davey et al., 2010).

Il peut aussi exister des verrous agronomiques ou sociaux à l'implantation de nouvelles pratiques agricoles. Diversifier les cultures est par exemple un excellent levier agronomique pour lutter contre les ravageurs (HE et al., 2019) et pour améliorer l'intérêt du paysage pour la biodiversité (Sirami et al., 2019). Cependant, l'absence de filière de valorisation peut freiner les

possibilités de diversification de l'agriculteur. L'allongement des rotations est une pratique agroécologique fréquemment recommandée, car elle permet de réduire la pression des bioagresseurs et donc l'utilisation de pesticides (Altieri, 2000). Néanmoins, des contraintes agronomiques locales peuvent limiter l'implantation de cette pratique. C'est le cas en Camargue où la salinité de certaines parcelles agricoles limite la durée des rotations avant le retour d'une culture inondée, comme le riz, qui permet de dessaler les sols (Mouret, 2018a).

Afin d'être adaptées et efficaces, les mesures de gestions paysagères et culturales doivent être établies en lien avec le contexte local (Landis, 2017). Il est important d'inclure l'ensemble des parties prenantes afin de prendre en compte les besoins, les atouts et les contraintes du territoire (Geertsema et al., 2016; Steingröver et al., 2010; Westphal et al., 2015). Cette thèse se propose donc d'étudier le rôle des infrastructures et pratiques agroécologiques (Encadré 1) dans le but de préserver la biodiversité dans les systèmes de grandes cultures en Camargue. Ce travail a été réalisé en partenariat avec l'ensemble de la filière céréalière : agriculteurs, récoltant (Biosud) et transformateur (Alpina-Savoie).

Encadré 1 : Infrastructures agroécologiques (IAE)

Définition

Une infrastructure agroécologique correspond à un habitat semi-naturel d'un paysage agricole dans lequel se développe une végétation spontanée (Sarthou, 2016). Ces infrastructures peuvent être de trois types :

(i) Linéaire

Haies, bandes enherbées, canaux, murets…



Haie multistrates

(ii) Surfacique

Prairies, boisements, jachère…



Prairie permanente pâturée

(iii) Ponctuelle

Mares, arbres isolés, rochers…



Mare temporaire

2 Les grandes cultures de Camargue, un exemple d'agriculture de zone humide méditerranéenne

2.1 Relations entre agriculture et biodiversité dans les zones humides méditerranéennes

2.1.1 Les milieux humides méditerranéens : des milieux à forts enjeux pour la conservation

Le bassin méditerranéen est le deuxième plus étendu des 34 points chauds de biodiversité dans le monde après l'Indo-Burma (Myers et al., 2000). Les points chauds de biodiversité sont des régions biogéographiques définies par leur biodiversité exceptionnellement riche, leur taux important d'endémisme et par le fait que la biodiversité de ces régions subit de graves dégradations de leur habitat (Jenkins and Pimm, 2006). Dans le bassin méditerranéen, on dénombre près de 25 000 espèces de plantes vasculaires soit davantage que dans toute l'Afrique sub-saharienne pourtant 4 fois plus étendue (Médail and Quézel, 1997). Le Living Planet Index, calculé à l'échelle du bassin méditerranéen, montre une diminution d'abondance des espèces de vertébrés de 20 % entre 1993 et 2016 (Galewski et al., 2021).

Les zones humides sont des habitats clés pour la biodiversité du bassin méditerranéen, car elles occupent seulement 2 à 3 % de la superficie du bassin, mais abritent plus de 30 % des espèces de vertébrés (Fig. 4, Observatoire des zones humides méditerranéennes, 2018). Depuis 1970, la surface en zones humides a diminué de 45 à 51 % dans les pays méditerranéens (Observatoire des zones humides méditerranéennes, 2018). Quarante-six pourcent de la surface en zones humides perdue a été convertie en zones agricoles entre 1975 et 2005 et autant en zones humides artificielles i.e. principalement des retenues d'eau dédiées à l'utilisation agricole et des rizières (Observatoire des zones humides méditerranéennes, 2018). Aujourd'hui, l'intensification de l'agriculture est la principale menace qui pèse sur la biodiversité des zones humides du bassin méditerranéen du fait de la conversion des milieux naturels en zones agricoles, la consommation d'eau pour l'irrigation et les pollutions associées via l'utilisation d'engrais et de pesticides (Convention sur les zones humides, 2022; Galewski et al., 2021).

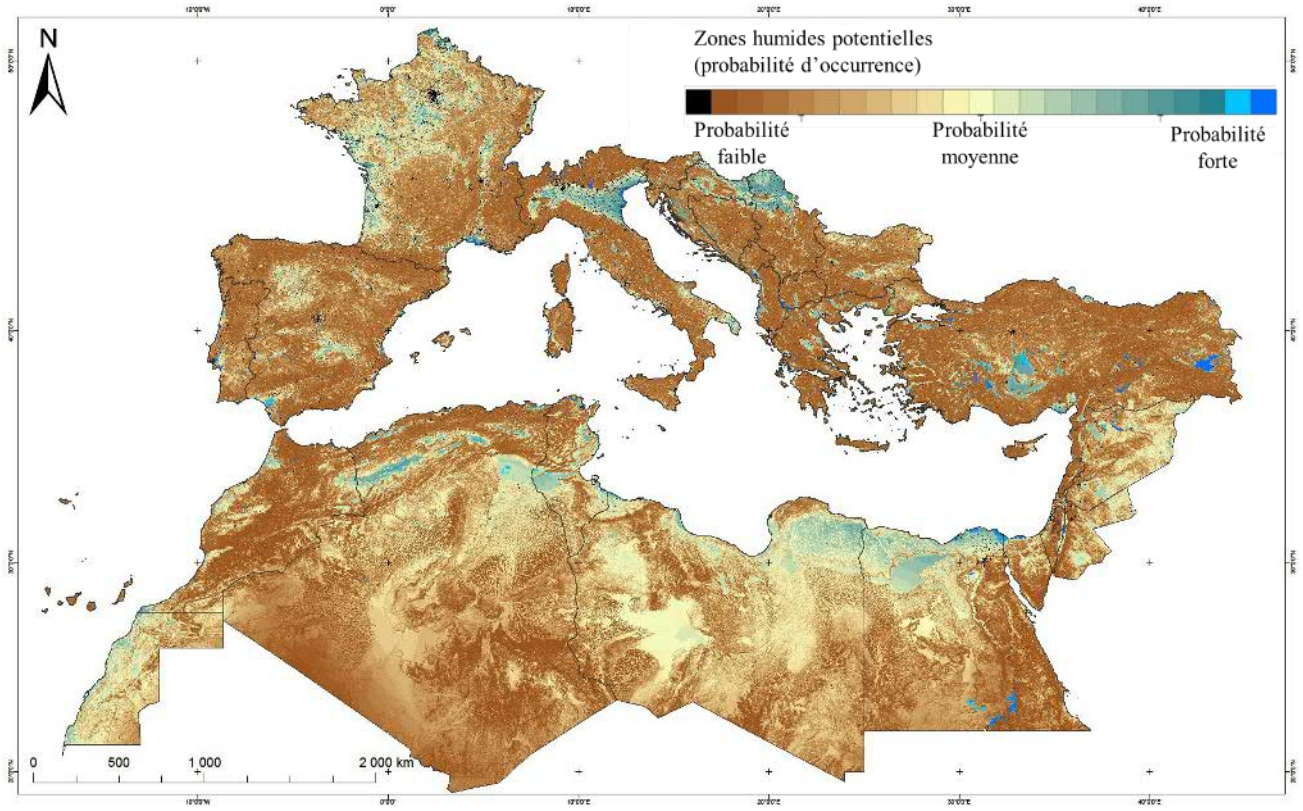


Figure 4 : Carte des zones humides du bassin méditerranéen (Source : Tour du Valat 2022).

2.1.2 L'agriculture en zone humide comme support de biodiversité

La riziculture occupe la majeure partie des surfaces agricoles de grandes cultures en zone humide, avec entre 1,200,000 et 1,300,000 ha de riz cultivés par an, dans les zones humides du bassin méditerranéen (Ferrero, 2006). Cette culture a la particularité d'être une culture inondée. Elle est donc en étroite connexion avec les milieux semi-naturels du fait des échanges hydrauliques avec les cours d'eau, les marais et les autres milieux humides (Mouret, 2018b). Cette culture inondée est essentielle pour lessiver les sols riches en sel des plaines littorales et permet la rotation avec des cultures sèches comme des céréales d'hivers (blé ou orge) ainsi que des cultures maraîchères ou de la luzerne (De Barreda et al., 2021).

Les systèmes rizicoles abritent une biodiversité riche incluant de nombreuses espèces à enjeux de conservation. Par exemple, la Camargue qui est occupée aux deux tiers par des milieux agricoles principalement aménagés pour la riziculture, accueille régulièrement plus de 130 espèces d'oiseaux nicheurs et 270 espèces d'oiseaux hivernants (Fraixedas et al., 2019). Plusieurs guildes d'espèces utilisent les rizières comme substitut aux marais, c'est le cas par exemple des macro-invertébrés aquatiques (Rosecchi et al., 2006) ou des oiseaux d'eau (Elphick, 2000). La Camargue, accueille aussi la seule population française nicheuse de

glaréole à collier (*Glareola pratincola*) avec un effectif oscillant entre 37 et 127 couples nicheurs depuis l'année 2000 (Kayser, 2018). Cette espèce utilise les parcelles labourées comme site de nidification (Vincent-Martin, 2007). En Camargue, les bordures de parcelles des paysages rizicoles sont relativement larges (> 3 m) afin de contenir l'eau dans les parcelles inondées. Plusieurs infrastructures agroécologiques linéaires peuvent donc coexister sur la même bordure, comme des haies, des bandes enherbées ou des linéaires de roseaux le long des canaux d'irrigation et de drainage. Peu d'études se sont intéressées au rôle de ces éléments linéaires pour la biodiversité, alors qu'ils semblent accueillir une biodiversité élevée (King et al., 2010). C'est en tout cas ce que suggèrent quelques études menées en Italie. Là, les bandes enherbées de la vallée du Pô fournissent des habitats favorables à 26 espèces de papillons de jour et 14 espèces d'orthoptères (Giuliano et al., 2018), et les linéaires de roseaux sont utilisés par des oiseaux comme le butors étoilé (*Botaurus stellaris*) (Longoni et al., 2011).

2.1.3 Services et disservices écosystémiques en zone humide

La biodiversité associée aux cultures des systèmes rizicoles fournit des services et des disservices écosystémiques à l'agriculture. Seuls deux groupes d'insectes occasionnent des dégâts pour la culture du riz dans le bassin méditerranéen : les chironomes et les pyrales (Puig-Montserrat et al., 2015; Surakarn and Yano, 1995). Les chironomes sont des diptères qui, sous forme larvaire, s'attaquent aux racines des plantules de riz. Ce ravageur peut être contrôlé en réalisant des semis à sec (Encadré 2), en utilisant des insecticides, ou grâce à la présence de larves de libellules qui les consomment (Mesléard et al., 2005; Suhling et al., 2000). Mesléard et al., (2005) ont mis en évidence qu'il n'existait pas de différence dans l'abondance des chironomes entre parcelles biologiques et conventionnelles ayant reçu des traitements d'insecticide. Cette absence d'effet a été attribuée à l'utilisation d'insecticides qui impactent les chironomes, mais aussi leurs prédateurs, les libellules. Aujourd'hui, les variétés de riz utilisées sont très résistantes à l'action des chironomes, qui ne sont donc plus considérés comme une problématique importante pour les agriculteurs (CFR, 2019). La pyrale du riz (*Chilo suppressalis*) est aussi responsable de dégâts importants dans les rizières. Les pipistrelles sopranes (*Pipistrellus pygmaeus*) sont des prédateurs naturels des pyrales et le service de régulation qu'elles procurent a été estimé à 21 €/ha en Espagne (Puig-Montserrat et al., 2015). Aujourd'hui, l'utilisation de variétés résistantes permet aussi de limiter les pertes causées par ce ravageur (CFR, 2019).

Encadré 2 : Techniques de semis du riz

(i) Semis à sec



Les grains de riz sont enterrés et les parcelles sont inondées seulement une fois le stade 2-3 feuilles atteint (mi-juin).

(ii) Repiquage



Les plants de riz sont cultivés en pépinière avant d'être repiqués mécaniquement dans une parcelle inondée.

(iii) Semis à la volée



Une lame d'eau de 10 centimètres est maintenue dans les rizières puis les grains de riz sont dispersés à la volée dans les parcelles.

Le semis à la volée est la pratique la plus répandue en Camargue, car elle est rapide (débit de chantier de semis 70 % supérieur par rapport aux autres techniques) et permet de contenir de manière efficace les remontées de sel. En revanche, cette pratique augmente l'exposition des semis aux ravageurs tels que les chironomes ou les flamants roses (SCAD, 2014). L'indice de fréquence de traitement (IFT qui reflète l'intensité d'utilisation des pesticides) est égal à 5 dans les parcelles conventionnelles semées à la volée contre 3 dans les parcelles semées à sec (SCAD, 2014). L'inconvénient des pratiques de semis à sec et de repiquage est leur temps de réalisation plus long.

Concernant la biodiversité, les techniques (i) et (ii) ont un effet positif attendu du fait qu'elles permettent de réduire l'IFT, mais, en contrepartie, elles contribuent à réduire la période de mise en eau, ce qui peut s'avérer néfaste pour les invertébrés aquatiques qui se reproduisissent dans les rizières ainsi que pour les oiseaux d'eau qui s'alimentent dans ces parcelles inondées principalement au printemps (Tourenq et al., 2001b).

D’autres espèces peuvent occasionner des dégâts aux rizières. C’est le cas du sanglier d’Europe (*Sus scrofa*) qui piétine et consomme les grains de céréales avant la récolte dans de nombreuses cultures et notamment le riz (Schley and Roper, 2003). Les ragondins (*Myocastor coypus*) quant à eux percent les canaux d’irrigation et les lévadons sensés retenir l’eau dans les parcelles de riz, ce qui peut provoquer des problèmes de fuite localement importants comme dans les rizières du Piémont en Italie (Bertolino and Viterbi, 2010). Ces ravageurs sont gérés par piégeages ou par la chasse. Les canaux d’irrigation sont aussi de plus en plus enterrés et bétonnés pour éviter les problèmes de ragondin et réduire les coûts d’entretien. Deux espèces d’oiseaux qui ne peuvent pas être gérées de manière cynégétique posent aussi des problèmes agricoles. Après le semis du riz, début mai, et jusqu'à la période de germination du riz, en juin, les flamants roses (*Phoenicopterus roseus*) piétinent et mangent les graines de riz (Mathevet et al., 2002). L'incursion des flamants roses dans les rizières peut provoquer localement des dégâts importants. Entre 2007 et 2009 en Camargue, une moyenne de 2,1 % de la surface des rizières a été endommagée par cette espèce, représentant un coût total d'environ 190 000 € (Ernoul et al., 2014). En hiver, ce sont les grues cendrées (*Grus grus*) qui peuvent consommer les grains de blé semés entre décembre et février, occasionnant des dégâts localement importants (Encadré 3). La présence de ces grands oiseaux herbivores peut donc générer des pertes économiques non négligeables pour les agriculteurs qui sont amenés à ressemer tout ou partie de certaines parcelles (Nilsson et al., 2016).

2.2 Evolution de l’agriculture en Camargue

2.2.1 L’agriculture en Camargue

La Camargue est une zone humide de 150 000 ha correspondant au delta du Rhône (Fig. 5, Blondel et al. 2013). Malgré son caractère sauvage et la perception qu’en ont les gens, elle a été façonnée au cours des siècles par les activités humaines qui, aujourd’hui encore, continuent d’entretenir et d’installer des aménagements tels que des digues et des canaux afin de contenir les crues du Rhône et les entrées marines et ainsi pouvoir exploiter les ressources de ce territoire (Donadieu, 1996). Après une phase dominée par l’agriculture vivrière de polyculture-élevage jusqu’à la fin du XIX^{ème} siècle, la viticulture se développe à grande échelle en Camargue avant de laisser progressivement sa place à la riziculture à partir de 1942 (Parc Naturel Régional de Camargue, 2005). Dynamisés par les financements issus du plan de relance économique Marshall, d’importants travaux portant sur l’irrigation sont réalisés afin de

permettre la mise en culture de terrains jusqu'alors trop salés pour être cultivés. Les surfaces agricoles ont doublé entre 1942 et 1984, tandis que la part de milieux naturels est passée de 67 % à 39 % sur la même période (Tamisier and Grillas, 1994).

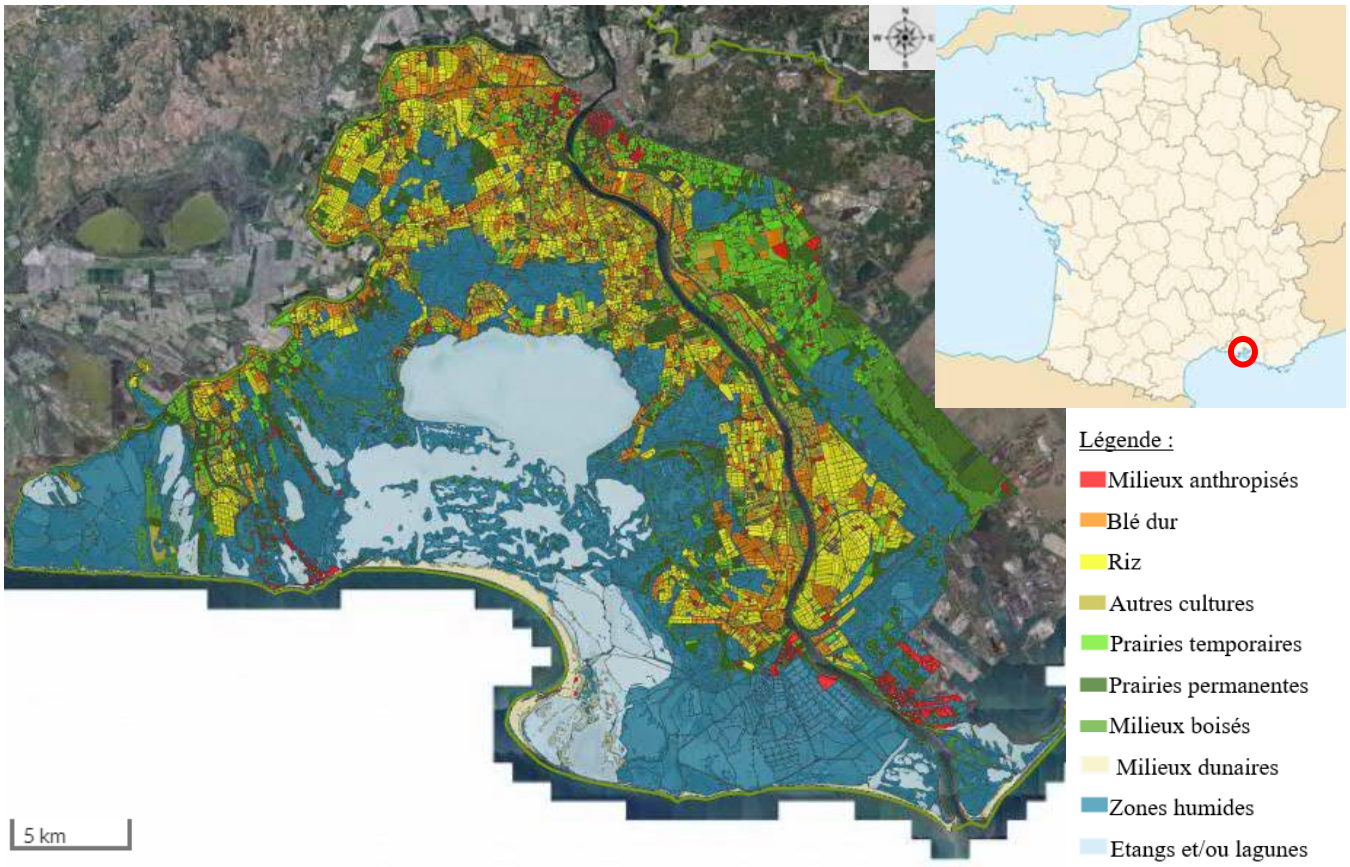


Figure 5 : Occupation du sol en Camargue en 2016 (source : PNRC, 2016)

Les paysages agricoles camarguais sont variés et beaucoup d'exploitations présentent historiquement un système de polyculture-élevage extensif où se juxtaposent des grandes cultures, des prairies et des milieux semi-naturels (marais, steppes salées, sansouïres, pelouses sèches, boisements ; Delmotte et al. 2013). Aujourd'hui, la Camargue compte 249 exploitations qui se partagent 37 300 ha de surface agricole utile (SAU). Vingt pour cent de cette SAU est cultivées sous le cahier des charges de l'agriculture biologique. Dans les parcelles en grandes cultures, le riz et le blé dur sont les principales cultures de vente et occupent 67 % de la SAU (PNRC, 2016), le riz étant considéré par les agriculteurs comme une tête de rotation.

L'agriculture camarguaise intervient à plusieurs titres dans le maintien des différentes activités en Camargue. Dans le contexte d'un delta aujourd'hui totalement endigué, la culture

du riz nécessite de pomper dans le Rhône des volumes importants d'eau douce (20 000 m^3/ha), qui, au-delà de l'irrigation des parcelles, permettent de maintenir en eau des zones humides (Mouret, 2018a). Celles-ci sont remarquables par leur biodiversité et sont à la base d'activités économiques importantes localement comme la chasse au gibier d'eau ou le tourisme (Mathevet, 2004; Mesléard, 2018). De plus, sans cet apport d'eau douce, la salinité des sols devient trop importante et fait chuter les rendements des cultures implantées dans la rotation autour du riz (Hussain et al., 2017).

2.2.2 Les oiseaux d'eau en Camargue

La riziculture a profondément fait évoluer les paysages camarguais en convertissant des milieux humides naturels (marais) en milieux humides artificiels. Il semblerait que l'essor de la riziculture et les pratiques associées aient été globalement assez favorables aux oiseaux d'eau qui sont connus pour utiliser les rizières comme habitat de substitution (Fig. 6; Fasola and Brangi, 2010; Pierluissi, 2010). Les boisements et les haies ont été largement coupés au début des années 1980, lorsque la culture du riz a été modernisée par des programmes de subventions nationales (Plan de relance du riz, 1980). L'élimination de ces éléments boisés a probablement rendu les parcelles plus accessibles aux oiseaux d'eau (Katayama et al., 2019; Tourenq et al., 2001a). De plus, le surfaçage laser (mise à niveau du sol de la parcelle avant la mise en eau) a permis d'offrir une lame d'eau de hauteur constante potentiellement intéressante pour des oiseaux nichant dans les rizières comme les échasses blanches (*Himantopus himantopus*), ainsi que d'augmenter la taille moyenne des parcelles ce qui là encore est favorable aux oiseaux d'eau (Tourenq et al., 2001a). La taille moyenne des parcelles agricoles a été multipliée par 4 entre 1968 et 1992 (Mathevet et al., 2002) pour atteindre aujourd'hui une moyenne de 6 ha (9 ha en comptant les parcours pâturés). Ces tendances locales, couplées à des mesures de protection plus globales, notamment celles mises en œuvre dans le cadre de la directive oiseaux (1979), ont permis le maintien général des populations d'oiseaux d'eau (Gaget et al., 2018; Galewski and Devictor, 2016) et probablement favorisé l'augmentation spectaculaire de certaines espèces (ex : ibis falcinelle, héron gardeboeuf, mouette mélanocéphale).

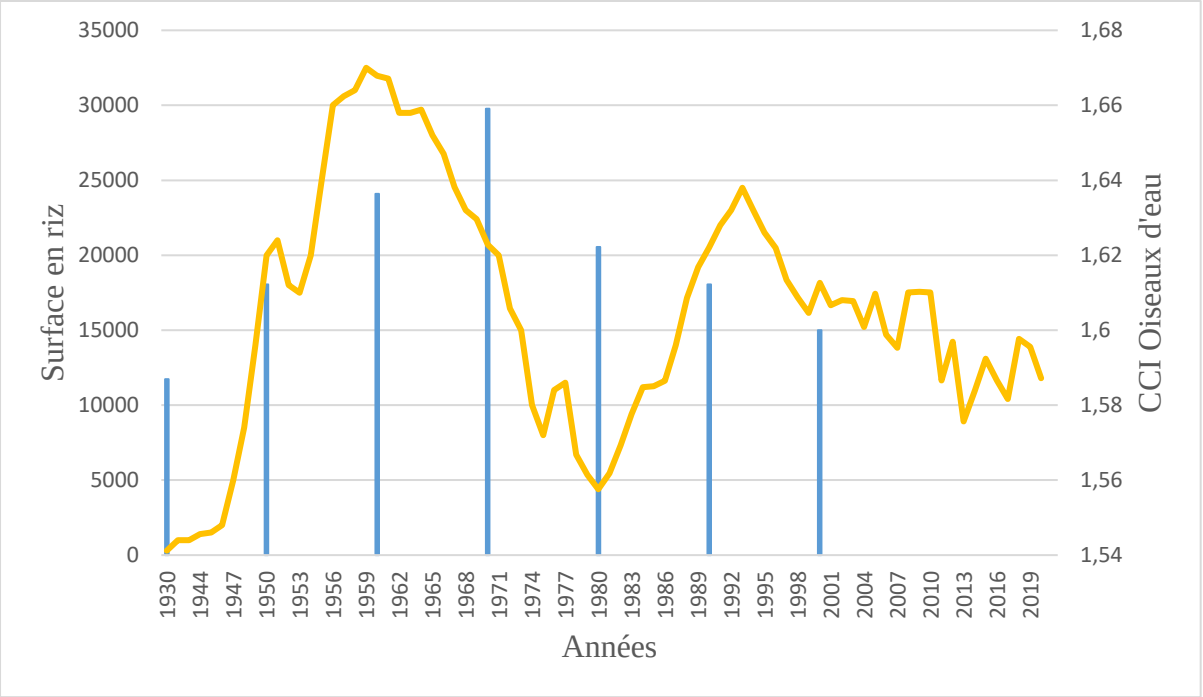


Figure 6 : Evolution de l'indice d'abondance des oiseaux d'eau en Camargue en bleu (Galewski and Devictor, 2016) et des surfaces cultivés en riz depuis 1930 en jaune. Le CCI (Community Commonness Index) est un indice d'abondance calculé comme suit $CCI = \sum a_i / \sum i$ *avec* a_i *l'abondance de l'espèce i.*

2.2.3 Les oiseaux des milieux agricoles en Camargue

Le processus d'intensification des milieux agricoles camarguais qui a vu diminuer la part des prairies, et augmenter celle des milieux cultivés semble en revanche avoir été défavorable aux autres oiseaux des milieux agricoles (Fig. 7). La disparation des haies et plus largement des bordures suite à l'augmentation de la taille des parcelles a très certainement contribué à la diminution des oiseaux des milieux agricoles (Newton, 2017a; Sirami et al., 2019). Des efforts de recherche et d'actions de conservation doivent donc être réalisés pour comprendre les effets des changements d'utilisation des terres sur ces espèces et les préserver.



Figure 7 : Evolution de l'indice d'abondance des milieux agricoles en Camargue, en orange (Galewski and Devictor, 2016) et des surfaces de milieux semi-naturels depuis 1930, en vert. Le CCI (Community Commonness Index) est un indice d'abondance calculé comme suit CCI = $\sum a_i / \sum i$ *avec* a_i *l'abondance de l'espèce i.*

3 Objectifs de la thèse et questions de recherche

Cette thèse a pour objectif d'améliorer les connaissances sur les effets interactifs des pratiques agricoles et de la structure des paysages sur la biodiversité en Camargue. Son ambition est de fournir des recommandations pour une gestion agroécologique du paysage aux agriculteurs et aux différentes parties prenantes afin de concilier production agricole et conservation de la biodiversité. Elle s'articule autour de quatre chapitres (Fig. 8).

3.1 Interactions entre utilisation des pesticides et hétérogénéité du paysage

Avec 20 % de la surface agricole utile, l'agriculture biologique occupe une place importante en Camargue (10 % de la SAU en agriculture biologique en France ; Agence BIO, 2021). Ce pourcentage est peut-être arrivé à son maximum, car la conversion au bio impose tout à la fois des investissements importants, une adaptation de la stratégie de vente de l'exploitation à des rendements souvent moins élevés, la réorganisation du travail, et des problèmes possibles de salinisation des sols liés à l'allongement des rotation et au plus faible taux de retour du riz (Delmotte et al., 2013). Poursuivre la conversion des terres agricoles en

agriculture biologique constitue donc un levier possible pour préserver la biodiversité en Camargue mais certainement difficile à mettre en place.

Augmenter l'hétérogénéité des paysages peut être une solution afin de préserver la biodiversité dans l'ensemble des systèmes de cultures camarguais. Nous avons vu que l'utilisation de pesticides peut modifier l'effet du paysage sur la biodiversité (Tscharntke et al., 2012b). En revanche, la majorité des études portant sur ces interactions utilisent la proportion de milieux semi-naturels comme seul proxy de l'hétérogénéité des paysages et ont été réalisées dans des systèmes agricoles en culture sèche. Le premier chapitre de cette thèse s'intéresse donc à l'effet de 5 composantes de l'hétérogénéité du paysage sur la richesse et l'abondance de 7 taxons en fonction de l'intensité des pratiques agricoles réalisées afin d'identifier des recommandations adaptées au contexte de zone humide.

3.2 Compensation de la perte d'habitats semi-naturels

La façon dont les infrastructures agroécologiques peuvent compenser la perte d'habitats naturels a été abordée dans les zones de déprise agricole ou les zones agricoles de cultures sèches (e.g. Brotons et al., 2005; Saura et al., 2014; Vallecillo et al., 2008), mais rarement dans les zones agricoles humides (e.g. Decleer et al., 2015) malgré la présence d'infrastructures très spécifiques, comme les marais, les linéaires de roseaux ou les steppes salées (Fig. 9). A ces milieux sont associées des guildes d'oiseaux que l'on retrouve uniquement dans les zones humides comme les oiseaux paludicoles qui subissent les effets d'une diminution et d'une dégradation importante des roselières, leur habitat naturel d'origine (Galewski and Devictor, 2016). Cependant, le rôle des bordures de parcelles pour la conservation des oiseaux a rarement été pris en compte dans les études menées dans les paysages rizicoles (King et al., 2010). Le deuxième chapitre de cette thèse s'intéresse donc à évaluer la capacité des bordures de parcelles à servir d'habitat de substitution pour différentes guildes d'oiseaux.

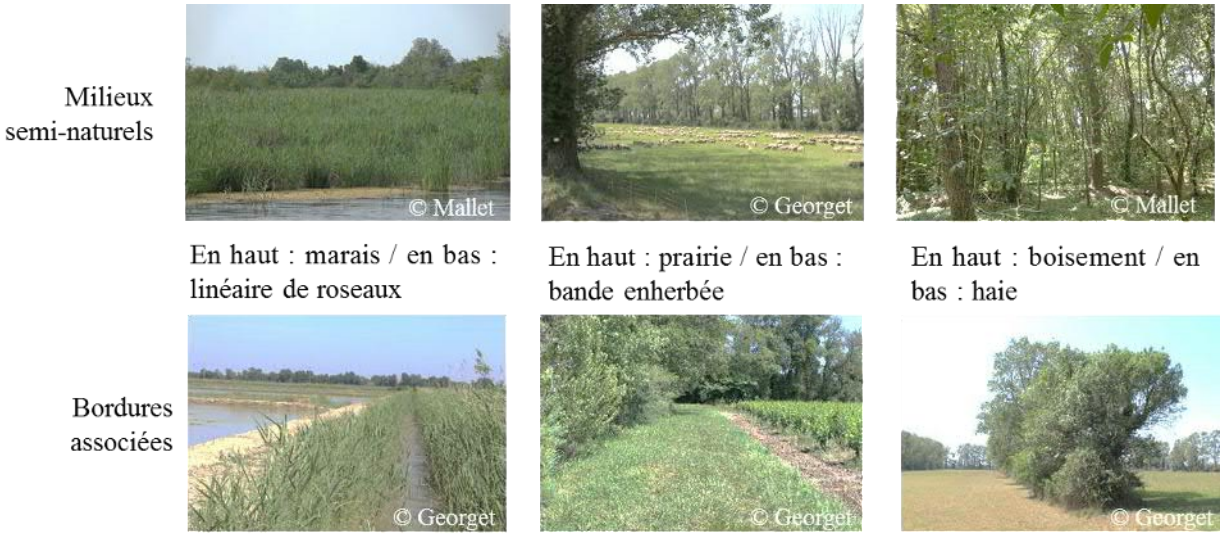


Figure 9 : Milieux semi-naturels et bordures associées dans les paysages agricoles camarguais.

3.3 Gestion des intercultures

Les interactions entre l'effet de l'hétérogénéité du paysage et le type de culture ont été étudiées au cours de la période de reproduction des oiseaux, mais plus rarement au cours de la période d'hivernage (e.g. Heath et al., 2017) et à ma connaissance jamais dans un contexte d'agriculture en zone humide. La seule étude sur les oiseaux hivernants dans les milieux agricoles en Camargue porte sur l'utilisation des chaumes de riz par les anatidés qui a montré qu'une inondation hivernale des chaumes augmente l'attrait des parcelles pour ces espèces (Pernollet et al., 2016). La Camargue accueille pourtant 104 espèces de passereaux hivernants, dont peut-être 1/6ème de la population française de pipit farlouse (*Anthus pratensis* ; Fraixedas et al., 2019; Issa and Muller, 2015), une espèce qui utilise largement les milieux agricoles pour y trouver des ressources alimentaires (Morales et al., 2015). Le troisième chapitre de cette thèse s'intéresse donc à explorer les interactions entre l'hétérogénéité du paysage et les pratiques interculturales afin de garantir une ressource en nourriture accessible et suffisamment abondante aux passereaux hivernants de Camargue.

3.4 La plantation de haies comme pratique agroécologique à adapter

La plantation de haies est une mesure agroécologique qui permet de réduire l'impact de deux ravageurs des rizières que sont les flamants roses, en limitant la probabilité d'incursion dans les parcelles (Tourenq et al., 2001a), et la pyrale du riz, en favorisant la présence de chiroptères (Puig-Montserrat et al., 2015). Cependant, pour la biodiversité des plaines rizicoles, il n'est peut-être pas souhaitable de planter trop de haies contrairement à la plupart des contextes

agricoles céréaliers. En effet, en plus des contraintes agronomiques (les haies limitent le ressuyage des terres après la culture du riz ; Migairou-Leprince et al., 2021), les haies entrent en compétition avec d'autres types de bordures de parcelles importantes pour la conservation des espèces des zones humides, comme les linéaires de roseaux utilisées comme habitat de substitution par les oiseaux des roselières (Choi et al., 2021), ou les bandes enherbées qui peuvent accueillir une grande diversité végétale en méditerranée (Fried et al., 2022). De plus, si les haies dissuadent les flamants roses, elles produisent le même effet envers d'autres oiseaux d'eau qui ne causent pas de dommages directs aux cultures (Katayama et al., 2019) ou d'autres espèces en danger comme la glaréole à collier qui utilise les champs de cultures comme lieu de nidification (Vincent-Martin, 2007). Le quatrième chapitre de cette thèse s'intéresse donc à l'optimisation possible qui peut exister dans la plantation de haies en Camargue.

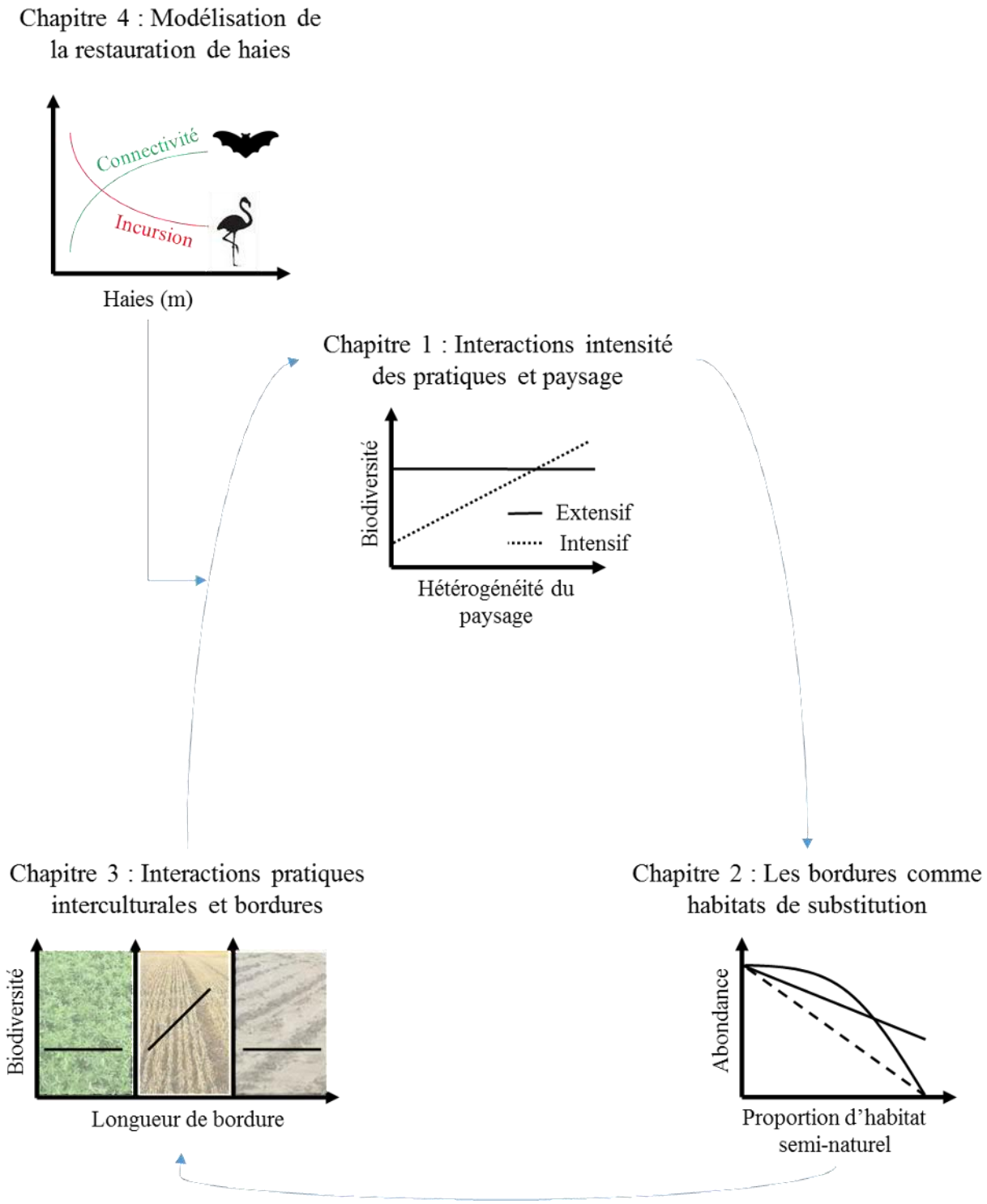


Figure 8 : Organisation de la thèse en fonction des hypothèses testées dans les différents chapitres. Les chapitres 1 et 3 étudient les effets des interactions entre les pratiques agricoles et l'hétérogénéité du paysage sur la richesse spécifique et l'abondance de différents taxons. Le chapitre 2 s'intéresse au potentiel rôle des bordures de parcelles en termes de compensation de l'habitat pour trois guildes d'oiseaux. Le chapitre 4 modélise spatialement l'effet de l'implantation de nouvelles haies dans les paysages rizicoles camarguais.

Chapitre 1 : Interaction entre les pratiques culturales et l'hétérogénéité du paysage

Dans ce premier chapitre de thèse, je m'intéresse aux effets simultanés de l'utilisation de pesticides et de l'hétérogénéité du paysage sur la biodiversité des milieux agricoles. L'augmentation de l'utilisation des pesticides et l'homogénéisation des paysages sont deux facteurs majeurs du déclin de la biodiversité (Benton et al., 2003; Kleijn et al., 2011). Cependant, les effets de ces deux facteurs sur la biodiversité sont variables d'une étude à l'autre, en fonction du contexte paysager et des groupes taxonomiques considérés (e.g. Karp et al., 2018; Put et al., 2018). Cette variabilité peut s'expliquer en partie par les interactions qu'il peut exister entre l'intensité des pratiques agricoles et l'hétérogénéité du paysage (Batáry et al., 2011). En effet, l'augmentation de l'hétérogénéité du paysage semble avoir un effet positif sur la biodiversité plus important dans les paysages agricoles intensifs dans lesquels les différentes espèces trouvent peu de ressource (Klaus et al., 2021; Ricci et al., 2019; Smith et al., 2020). Ces interactions ont été principalement étudiées en utilisant le pourcentage de milieux semi-naturels comme indicateur de l'hétérogénéité du paysage, sur un nombre limité de taxons et dans des contextes de grande culture hors zone humide.

J'ai choisi d'étudier les interactions entre l'intensité d'utilisation de pesticides et cinq composantes de l'hétérogénéité du paysage : longueur de haies, de bandes enherbées et de fossés, pourcentage de milieux semi-naturels et diversité des cultures, sur sept taxons différents (plantes, abeilles, papillons, syrphes, carabes, araignées et oiseaux) en Camargue. Les données utilisées ont été collectées au cours du projet FarmLand (http://www.farmland-biodiversity.org/), qui en Camargue avait permis d'échantillonner 118 parcelles agricoles répartis dans 32 quadrats de 1*1 km en 2013.

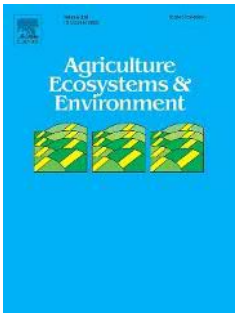
Les résultats montrent que différentes composantes de l'hétérogénéité des paysages influencent différents groupes taxonomiques : la diversité des cultures et la longueur des fossés influencent l'abondance et la richesse spécifiques des abeilles, la proportion de milieux semi-naturels influence l'abondance et la richesse spécifiques des araignées, et la longueur des bandes enherbées influence l'abondance des oiseaux. De plus, l'utilisation de pesticides module ces effets, avec des effets positifs de la complexité du paysage plus important autour des parcelles gérées de manière intensive. Aucun effet interactif n'a été observé entre l'hétérogénéité du

paysage et l'intensité d'utilisation de pesticides pour les plantes, les papillons, les syrphes et les carabes.

Ces résultats suggèrent que différentes composantes de la complexité du paysage doivent être maintenues afin de préserver de multiples groupes taxonomiques. De plus, je mets en avant que des aménagements paysagers qui consomment peu de surface productive tels que les bandes enherbées et les fossés peuvent compenser les effets négatifs de l'utilisation de pesticides pour certains taxons. Ces résultats illustrent l'efficacité de l'adoption de pratiques de gestion intégrée de la biodiversité même au sein de systèmes intensifs.

Article :

Mallet, P., Béchet, A., Galewski, T., Mesléard, F., Hilaire, S., Lefebvre, G., Poulin, B., Sirami, C., 2022. Different components of landscape complexity are necessary to preserve multiple taxonomic groups in intensively-managed rice paddy landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 328, 107864. https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107864



Different components of landscape complexity are necessary to preserve multiple taxonomic groups in intensively-managed rice paddy landscapes

Pierre Mallet [1,2,3,4], Arnaud Béchet [2], Thomas Galewski [2], François Mesléard [2,3], Samuel Hilaire [2], Gaëtan Lefebvre [2], Brigitte Poulin [2] & Clélia Sirami [4]

1. ENGREF AgroParisTech, 75000, Paris, France

2. Tour du Valat, Research Institute for the Conservation of Mediterranean Wetlands, 13200, Arles, France

3. Avignon University, Aix Marseille University, CNRS, IRD, IMBE, 84000, Avignon, France

4. UMR Dynafor, INRAE, Toulouse University, 31326 Castanet Tolosan, France

Correspondence author:

Name: Pierre Mallet

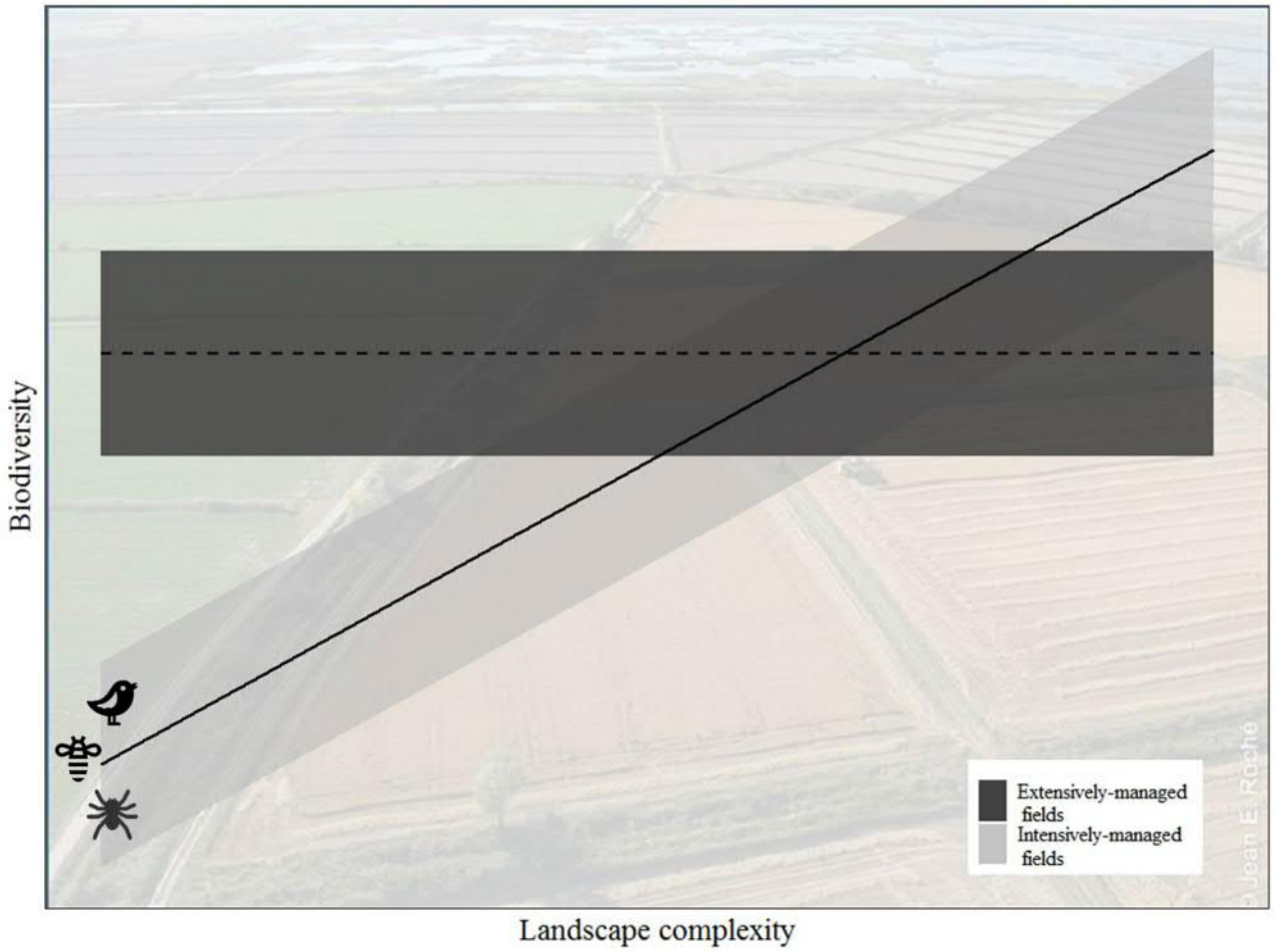
Adresse: Tour du Valat, institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes, Le Sambuc, 13200 Arles, France

E-mail: mallet@tourduvalat.org

Citation:

Mallet, P., Béchet, A., Galewski, T., Mesléard, F., Hilaire, S., Lefebvre, G., Poulin, B., Sirami, C., 2022. Different components of landscape complexity are necessary to preserve multiple taxonomic groups in intensively-managed rice paddy landscapes, Agriculture, Ecosystems & Environment, 328, 107864, https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107864.

Graphical abstract



Increasing landscape complexity had a more positive effect on biodiversity in intensively-managed rice paddy landscapes.

Highlights

- Different components of landscape complexity influenced farmland biodiversity
- Local pesticide use modulated the effect of landscape complexity
- Landscape complexity had a more positive effect in intensively-managed landscapes

Abstract

Increase in pesticide use and landscape homogenization are two key drivers of the decline in farmland biodiversity. The effects of these two drivers are often complex, interactive and vary among taxonomic groups. Our study tested the hypothesis that pesticide use influences the effect of different components of landscape complexity on different taxonomic groups. We sampled 32 rice paddy landscapes of 1*1 km in the Camargue (south of France), a wetland internationally recognized as an exceptional biodiversity hotspot. We assessed the abundance and diversity of 7 taxa (plants, bees, butterflies, hoverflies, carabids, spiders and birds) in 3 or 4 crop fields per landscape. For each landscape, we measured the length of different field margins (ditch, grass strip, hedgerow), the proportion of semi-natural areas and crop diversity. For each field, we measured management intensity by the treatment frequency index (TFI) of pesticides. We then tested our hypothesis across 118 fields. Our results show that different components of landscape complexity influence different taxonomic groups: crop diversity and the length of ditches influence bee abundance and species richness, the proportion of semi-natural areas influence spider abundance and species richness, and the length of grass strips influences bird abundance. Moreover, we show that local pesticide use modulates these effects, with more positive effects of landscape complexity in intensively-managed fields. However, we found no interactive effect between landscape complexity and field management for plants, butterflies, hoverflies and carabids. Our study therefore suggests that different components of landscape complexity need to be maintained in order to preserve multiple taxonomic groups. Moreover, it suggests that increasing landscape complexity is particularly relevant to restore biodiversity in intensively-managed fields. Agricultural policies should therefore support the simultaneous increase in semi-natural areas, field margins length and crop diversity to conserve a wide range of taxonomic groups in intensively-managed rice paddy landscapes.

Keywords: Agriculture, Biodiversity, Camargue, Landscape, Pesticides, Rice farming

1 Introduction

Agricultural intensification has led to a worldwide decrease in farmland biodiversity (Kleijn et al., 2011; Rosenberg et al., 2019). Pesticides have been increasingly used to fight crop bio-aggressors, with widespread deleterious effects on non-target species. A large body of literature has shown a negative impact of pesticides on species through direct (contamination) or indirect actions (e.g. by trophic disruption; e.g. Bengtsson et al., 2005; Hole et al., 2005). Concomitantly, agricultural landscapes have become more homogeneous, with fewer patches of semi-natural cover, larger fields, fewer field margins and a lower crop diversity (Krebs et al., 1999; Tscharntke et al., 2005). This decrease in agricultural landscape complexity has been identified as a key driver of farmland biodiversity loss (Benton et al., 2003).

The effects of pesticides and landscape complexity on biodiversity have however been shown to vary greatly between studies, depending on the context or the taxonomic groups considered (e.g. Karp et al., 2018; Put et al., 2018). For instance, an extensive meta-analysis highlighted that organic farming had a positive effect on biodiversity in 68 % of studies whereas it had mixed, non-significant or negative effects in 32 % of studies (Tuomisto et al., 2012). Several studies found that landscape complexity had a stronger influence on the species richness of wild bees in intensively rather than in extensively-managed fields (Carrié et al., 2017; Tuck et al., 2014). Another meta-analysis showed that landscape complexity had a significant effect on bees and spiders but no effect on parasitoids and predatory beetles (Shackelford et al., 2013).

Several hypotheses have been formulated to explain the variability in the effects of pesticide use and landscape complexity on biodiversity. First, species or taxonomic groups associated with distinct traits (e.g. mobility, diet, or breeding site preferences) may be influenced by different components of landscape complexity (Fahrig et al., 2011b; Martin et al., 2019). For instance, a high proportion of semi-natural areas may provide nesting sites, foraging resources or shelter for some species (Woltz et al., 2012) whereas a diversity of crop types may provide continuous and complementary resources throughout the season for other species (Smith et al., 2014). A second hypothesis arises from the fact that pesticides and landscape complexity may have interactive effects on biodiversity (Batáry et al., 2011). For instance, the value of semi-natural areas as a refuge may be particularly high for species facing a high level of pesticide within crops (Klaus et al., 2021; Ricci et al., 2019; Smith et al., 2020). Conversely, extensively-managed fields may provide sufficient resources for a wide range of farmland species, which may therefore be little affected by an increase in the amount of semi-natural areas (Carrié et al., 2017). For some species, extensively-managed crop fields might

even provide more abundant food resources than semi-natural areas (Banaszak, 1992; Shaw et al., 2020), which could potentially lead to a negative effect of an increase in semi-natural areas.

Interactive effects of pesticide use and landscape complexity on biodiversity have mostly been evaluated by studies focusing on a single indicator of landscape complexity, the percentage of semi-natural areas, and a limited number of taxa (e.g. Park et al., 2015; Nicholson et al., 2017). Moreover, they have mostly been studied in dry agricultural systems (e.g. Diekötter et al., 2010; Djoudi et al., 2018). Yet, rice crops represent 22.8 % of the world cereal surface area (FAO, 2018). It is a flooded crop and is therefore one of the main crops in wetland agricultural areas (Singh et al., 2001). Paddy landscapes are characterized by a high density of irrigation and drainage ditches surrounding rice fields. As a result, ditches are the predominant type of field margin in these landscapes, before grass strips and hedgerows, which are usually dominant in other agricultural landscapes (Marshall and Moonen, 2002). Despite the significant proportion of field margins in paddy landscapes, there is a lack of knowledge on how pesticide use may affect their benefits on biodiversity.

In this paper, we evaluate the interactive effects of pesticide use and landscape complexity on different taxonomic groups in the rice paddy landscapes of the Camargue. The Camargue (Rhone delta) is internationally recognized as a biodiversity hotspot, listed in the Ramsar Convention and classified as a Biosphere Reserve by UNESCO (Blondel et al., 2019). While several studies have highlighted the negative effect of pesticides use on paddy biodiversity in this area (Mesléard et al., 2005; Tourenq et al., 2003), it remains unclear how landscape complexity resulting from the paddy structure intertwined with semi-natural areas influences biodiversity, and whether pesticide use modulates these effects. We studied a wide range of taxa (plants, bees, butterflies, hoverflies, carabids, spiders and birds). Following studies conducted in a whole range of agricultural landscapes and synthetized above, we predicted that pesticide use would have a negative effect on biodiversity, and that landscape complexity would have a neutral effect on biodiversity in extensively-managed fields and a positive effect in intensively-managed fields. Moreover, we hypothesized that distinct taxa may respond to different components of landscape complexity, namely, the proportion of semi-natural areas, the length of semi-natural linear elements (ditches, grass strips and hedgerows) and crop diversity, depending on their traits. More specifically, we predicted that mobile taxa (birds, pollinators) would be impacted by resources availability at large spatial-level (semi-natural areas and crop diversity; Tscharntke et al., 2012) while low-mobility taxa (plants, carabids, spiders) would be impacted by local management (pesticides and field margins; Smith et al., 2014).

2 Material and methods

2.1 Study area

Our study was conducted in the Regional Natural Park of the Camargue, located in the Rhone delta (Southern France), where 56 000 ha of semi-natural habitats (mostly wetlands) are in direct contact with 23 000 ha of farmland (PNRC, 2016). The Camargue is subject to a Mediterranean climate with warm summers (average monthly temperature between May and October above 15°C), as well as strong intra- and inter-annual variation in rainfall (from 240 to more than 1 200 during the last 40 years, average: 600 mm/year; Blondel et al., 2019). The average altitude is 4 m, with the southern part of the delta being below sea level. These physical characteristics result in a salinity gradient from north to south, cultivation being possible in the less salty parts thanks to the supply of fresh water from the Rhône used to flood rice fields. Rice is therefore the dominant crop, cultivated either in monoculture or in rotation with wheat or alfalfa (Mouret, 2018a). Ditches used to flood rice fields result in a strong connectivity among rice fields, as well as between agricultural and semi-natural areas, since semi-natural areas partly depend on the water drained from rice fields in the context of river containment and rainfall reduction (Drobinski et al., 2020).

2.2 Landscape and site selection

We revisited data collected during the FarmLand project (http://www.farmland-biodiversity.org/; Sirami et al., 2019). We used land cover maps derived from the 2011 land cover map of the Regional Natural Park of the Camargue (scale 1:5000). First, we selected all 1x1 km agricultural landscapes, i.e. those covered by at least 60 % of agricultural land (including all crops and grasslands), but less than 90 % (in order to avoid extremely simplified landscapes). Second, following the protocol developed by Pasher et al. (2013), we selected a sample of 32 landscapes along uncorrelated gradients of crop diversity, assessed by the Shannon diversity index of the crop covers types, and total length of field margins (Alignier et al., 2020; Fig. 1).

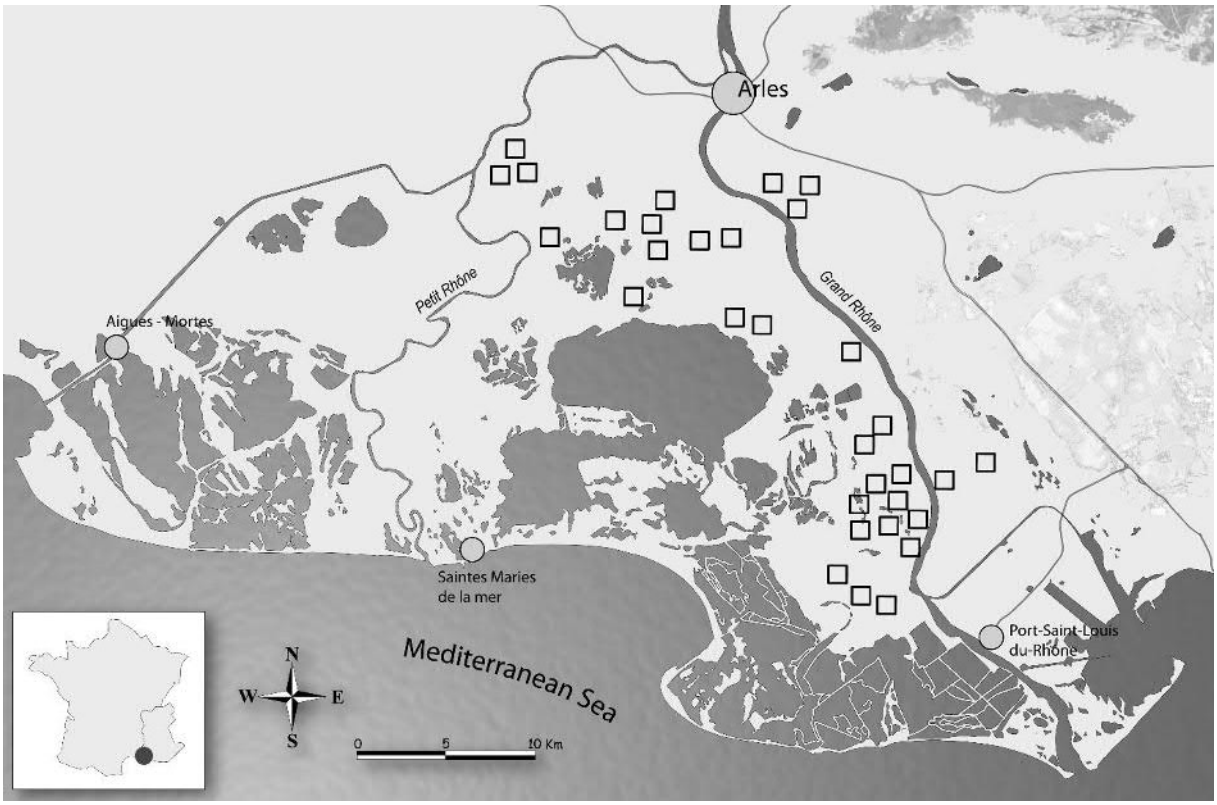


Figure 1. Location of the thirty-two 1x1 km rice paddy landscapes selected to sample biodiversity in the Camargue croplands, Rhône delta in 2013.

Four sampling sites were selected in distinct crop fields within each landscape. A total of eleven different crops types where sampled (rice, wheat, alfalfa, chickpeas, corn, grassland, millet, mustard, rape, sorghum and tomatoes). Sampling sites were at least 200 m from each other, at least 50 m from the border of the landscape, and at least 50 m from patches of non-agricultural cover types such as forests and built infrastructures. As a result, we selected a total of 128 crop fields.

2.3 Multi-taxa sampling

We sampled seven taxa distributed over a large spectrum of the farmland food web: plants, bees, butterflies, hoverflies, carabids, spiders and birds (Appendix A). Sampling took place in 2013, in April and May in dry crop types, i.e. all crop types but rice, and between the end of June and early August in rice fields, so that biodiversity surveys were conducted at a similar stage of crop development. All taxa were recorded in three sampling sites within each landscape, except birds, which were recorded in four sampling sites. Plants were recorded along two 50-m long and 1-m large transects, one located along the field border and the other in the field center, once in April for wheat and once in August for rice. Bees and hoverflies were

captured using pan traps, six along borders and six at the center, installed during four days. The sampling was carried out twice during the growing season in all crop types (April – July). During the same periods, pitfall traps were used to capture carabids and spiders only in dry crops types. Butterflies were sampled along two 50-m long and 5-m large transects, respectively located along the border and in the center of the field. Two repetitions were realized in dry crop fields (April – May) and one in rice fields (July; including in the center of flooded rice fields). Birds were sampled during 10-minutes point counts. Two point counts were realized in April and May in dry crop fields and one in June for rice fields. Bird individuals contacted beyond 100 meters and those observed in flight were removed from the analyses to avoid including birds only in transit between two areas located outside the sampling sites. For the specific sampling protocol of each taxa, please refer to the supporting information SI 3 of Sirami et al. (2019). For all taxa, we considered species richness and abundance per field as proxies of biodiversity (Gotelli and Colwell, 2001). We selected the maximum abundance per species between the two visits for each field. We calculated the coverage of our sampling, which is defined as the proportion of the total number of individuals in an assemblage that belong to the species present in the sample (Chao and Jost, 2012). All taxa but one (carabids) were associated with a sampling coverage above 78% (Appendix B). However, for all taxa, coverage index was not correlated with any explanatory variable (Pearson coefficient < 0.4). Although this analysis suggests that results for carabids should be treated with caution, it confirms that this under-sampling does not represent a potential bias in our study.

2.4 Landscape and field variables

We conducted extensive ground-truthing surveys during the 2013 field season to map all fields, linear elements between adjacent fields, and semi-natural covers. We then measured the length of the three types of field margins: (1) hedgerows, which correspond to tree lines composed by tamarisk *Tamarix gallica* and other deciduous shrubs; (2) grass strips, which are herbaceous plants in the field margin including grassy vehicle tracks used for agricultural purposes; (3) ditches, which are colonized by common reed *Phragmites australis* and often covered by the invasive primrose-willow *Ludwigia peploides*. Complex field margins, i.e. those including more than one the above listed field margin type, were affected to the dominant type of semi-natural linear element. We measured the proportion of semi-natural areas (*Nat_Cover*), composed of wetlands, extensive grasslands, woodland and field margins. We measured the

Shannon diversity index of crops (*Crop_SHDI* = - $\sum_{i=1}^{n} pi \ln pi$, where *pi* corresponds to the proportion of crop cover type *i* in the landscape).

For each of the 128 fields, we collected information on the use of fertilizers and chemical pesticides by interviewing farmers. This information could not be obtained for 10 of the 128 fields. We thus calculated a treatment frequency index (TFI) of pesticide use for 118 fields (74 rice, 33 wheat and 11 other dry crops) as follows: TFI = ($\sum_{i=1}^{n}(Applied\ dose\ i * Treated\ area)$) / ($Advised\ dose * Total\ field\ surface$) where *Applied dose i* is the used dose of pesticide *i* relative to the *advised dose* reported on the E-phy portal (https://ephy.anses.fr) of the French agency for food, environmental and occupational health and safety (Anses). We added one additional point of TFI when seeds were coated. TFI is a standard index to synthesize the pesticide treatment intensity of a field, and to compare land-use intensity among fields (Brunet et al., 2008). Organic fields have a TFI equal to zero, as in the Camargue they do not receive any pesticides, either chemical or non-chemical. We controlled the correlation between TFI and fertilizers to avoid confounding effects (Pearson coefficient < 0.64; Appendix C).

2.5 Data analysis

We used linear mixed-effects models to assess how landscape complexity modulates the effect of pesticide on our two response variables: abundance and species richness of each taxa measured at the field level. Fixed effects were the length of hedgerows, grass strips and ditches (respectively *Hedgerow*, *Grass_strip* and *Ditch*), the percentage of semi-natural areas (*Nat_Cover*), crop diversity (*Crop_SHDI*) and pesticide use (*TFI*) as well as interaction terms between TFI and landscape variables. To further explore the nature of these interactions, we used the Johnson-Neyman technique which identifies the region of significance (Bauer and Curran, 2005). All explanatory variables were centered and scaled. We took into account the potential impact of crop type, spatial autocorrelation, and the partially nested structure (due to several fields being sampled in the same landscape) by including crop type and landscape id as random effects in the model.

We ran models with all combinations of effects which could be derived from this general model using the dredge function in R (Barton, 2020), and we ranked models using the Akaike information criterion (AIC_c; Burnham & Anderson, 2002). Then, we averaged parameters of models with a delta AIC_c smaller than two. We discussed the effect of variables when the confidence intervals of their estimate did not include 0. The same modeling procedure was used

for abundance and species richness as response variables. Birds, hoverflies, bee and spider species richness variables were square root transformed to fit a normal distribution. Species richness was modeled with a Gaussian or a Poisson distribution for butterflies. Initial models for abundance assumed a Poisson error distribution with a log link function. When residuals data showed overdispersion, models were refitted with a negative binomial error distribution and a logit link (Appendix D). Statistical analyses were run using lme4 (Bates et al., 2015), MuMin (Barton, 2020), entropart (Marcon and Hérault, 2015) and interaction packages (Long, 2019) in R 3.5.3 (R Core Team, 2017).

3 Results

The dominant type of field margins was ditches (median = 5 659 m per km²; range: [2 404; 10 851]), followed by grass strips (median = 2 806 m; range: [1 160; 7 513]) and hedgerows (median = 435 m; range: [0; 5 473]). Semi-natural areas covered on average 21.0 ± 0.69 % of landscapes (median = 20 %; range: [11; 39]). Crop diversity was on average 0.74 ± 0.04 (median = 0.69; range: [0; 1.5]). Organic farming (TFI = 0) represented 25.6 % of sampled fields. Average TFI in conventional crop fields was 3.4 ± 0.15. Herbicides were the main treatment type used in conventional crop fields and represented 64.7 % of the total TFI, whereas fungicides and insecticides represented respectively 13.5 % and 3.4 %. Coated seeds were used in nearly half of sampled conventional fields and represented 18.4 % of the total TFI. There was no strong correlation among explanatory variables since all Pearson correlation coefficients were under 0.5 (Appendix C). Due to protocol constraints, the number of sampled sites varied among taxa, ranging from 28 sites for carabid and spiders, to 118 sites for birds (Appendix E). We recorded a total of 506 species for a total number of 18 374 individuals belonging to the seven considered taxa (Appendix E).

TFI was selected in 10 of the 13 models, with a non-significant effect on response variables (Table 1). Landscape variables were selected in all models but one. Different taxa were influenced by different components of landscape complexity, with either positive, negative or non-significant effects.

Interactive terms between TFI and landscape variables were selected in 6 of the 13 models, with either positive or non-significant interactive effects. Crop diversity had a negative effect on bee abundance when TFI was low and no effect when TFI was high (Fig. 2 A; Appendix F; Fig. F.1). The length of ditches had a negative effect on bee species richness when

TFI was low and a positive effect when TFI was high (Fig. 2 B; Appendix F; Fig. F.2). The proportion of semi-natural areas had no effect on spider abundance and richness when TFI was low and a positive effect when TFI was high (spider abundance Fig. 2 C, and spider richness Fig. 2 D; Appendix F; Fig. F.3 and F.4). The length of grass strips had no effect on bird abundance when TFI was low and a positive effect when TFI was high (Fig. 2 E; Table 1; Appendix F; Fig. F.5).

We did not detect any interaction effect between TFI and landscape complexity for carabids, hoverflies and plants. However, we detected a significant effect of several landscape variables or TFI on all these taxa, except plants. The length of hedgerows had a negative effect on hoverfly species richness (β = -0.10, ± 0.04; Table 1). The proportion of semi-natural areas had a negative effect on carabid abundance and species richness (β = -0.36, ± 0.15 and β = -1.27, ± 0.54; Table 1). Crop diversity had a negative effect on carabid abundance (β = -0.34, ± 0.16; Table 1).

Table 2: Effect of variables retained after model selection and averaging, for species richness (SR) and abundance (Ab) of each taxon. The symbol ○ indicates that the 95 % confidence interval of the estimate contains zero, + indicates a significant positive effect, - indicates a significant negative effect and no symbol if the variable is not retained in the model. Estimates ± SE of the effects are given in Appendix G.

	Bee SR	Bee Ab	Bird SR	Bird Ab	Butterfly SR	Butterfly Ab	Carabid SR	Carabid Ab	Plant SR	Spider SR	Spider Ab	Hoverfly SR	Hoverfly Ab
Hedgerow			○	○						○	○	−	
Grass strip	○	○		+					○	+	+	○	○
Ditch	○											○	○
Crop diversity		○	○			○	○	−		○		○	○
Semi-natural		○					−	−		○	+		○
TFI	○	○	○				○	○	○	○	○	○	○
Hedgerow * TFI				○								○	
Grass strip * TFI	○			+									
Ditch * TFI	+												
Crop diversity * TFI		+											
Semi-natural * TFI										+	+		

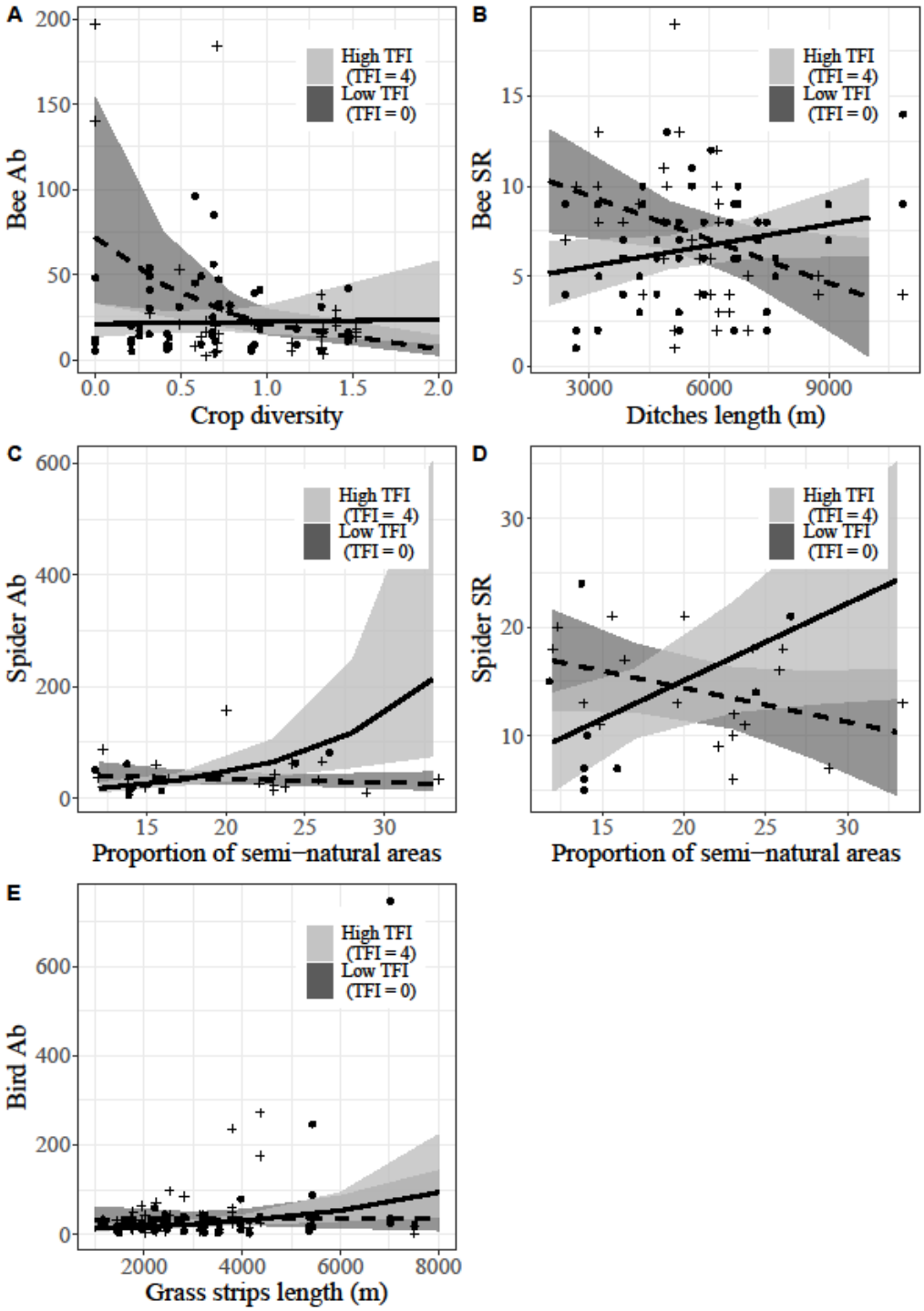


Figure 2: Biodiversity as a function of landscape complexity depending on high and low values of TFI for which a significant interaction was retained. Dashed line corresponds to the model prediction for the minimum value of TFI for ***A*** *bee abundance,* ***B*** *bee species richness,* ***C*** *spider abundance,* ***D*** *spider species richness and* ***E*** *bird abundance. Solid line corresponds to the model prediction for the third quartile value of TFI. Grey zones delimit the confidence intervals at 95%. Crosses are observed data below the landscape component median and points are data over the median.*

4 Discussion

Our study shows that the effect of landscape complexity varies depending on local management and different taxa respond to different components of landscape complexity. Moreover, we show that, for bees, birds and spiders, pesticide use modulates the effects of landscape complexity, with positive or neutral effects in intensively-managed fields, and neutral or negative effects in extensively-managed fields. However, differences in the level of mobility of the different taxa did not explain differences in the way they responded to landscape complexity and local management.

Our results are in agreement with previous studies that highlighted an interactive effect between pesticide use and landscape complexity, measured as the proportion of semi-natural areas, for birds (Batáry et al., 2010; Dänhardt et al., 2010; Smith et al. , 2010), bees (Nicholson et al., 2017; Park et al., 2015; Rundlöf et al., 2008), spiders (Djoudi et al., 2018; Martin H. Schmidt et al., 2005) and other farmland taxa (e.g. plants: Rader et al., 2014; butterfly: Rundlöf and Smith, 2006; small mammals: Fischer et al., 2011a). However, we show that the proportion of semi-natural areas is not necessarily the component of landscape complexity that contributes to interactive effects between pesticide use and landscape complexity.

In intensively-managed fields, we found that spider abundance and species richness are favored by the proportion of semi-natural areas and that bird abundance and bee species richness increase with the length of semi-natural linear elements, grass strips and ditches respectively. However, in extensively-managed fields, these same elements have no effect on these taxa or even have a negative effect (for bee species richness). The positive interactive effect between pesticide use and semi-natural patches or linear elements is consistent with the fact that they provide easily accessible resources and undisturbed environment favorable to a large panel of species occurring in intensively-managed fields (Alignier et al., 2020; Duru et al., 2015). Semi-natural patches and linear elements play thus a stronger role as a source or refuge for species facing a high level of pesticide use within crops (Klaus et al., 2021; Ricci et al., 2019; Smith et al., 2020). Similarly, our observations in extensively-managed fields are in line with the hypothesis that these fields provide sufficient resources for a wide range of farmland species, and an increase in the amount of semi-natural areas may have little effect, if any, in this context (Carrié et al., 2017). The negative effect of ditch length on bee species richness could be due to the lower water consumption of organic farming compared to conventional farming, with therefore less available wet material for solitary bee nest building (Krunić et al., 2005; Westrich, 1996). We also found a significant interaction between crop

diversity and pesticide use, with a negative effect of crop diversity on bee abundance in extensively-managed fields and no effect in intensively-managed fields. This result is consistent with the 'minimum total habitat area requirement' hypothesis, which states that biodiversity decreases with crop diversity if most species require large amounts of a single crop type (Sirami et al., 2019). Moreover, it suggests that this mechanism only applies when pesticide use is low enough.

Our prediction that land-use intensity would have a negative effect on biodiversity was only partially validated. Indeed, we observed a higher spider abundance and species richness in intensively-managed fields than in extensively-managed ones. Possible explanations for this result include the fact that most spider species are relatively tolerant to pesticides (Pekár & Beneš, 2008; Pekár, 2012; Wang et al., 2006) and that feeding resources for spiders may be higher in conventional fields than in organic fields, as was show for the Chironomidae biomass, which is higher in conventional fields than in organic rice fields (Suhling et al., 2000). Other studies have observed a positive effect of land use intensity on species richness, including the recent meta-analysis on 6 taxa conducted by Millard et al. (2021). As this positive effect is particularly strong for Dipteran, the authors hypothesize that it may be due to the positive effect of fertilizer on this taxa (Millard et al., 2021). Variations in species richness and abundance of different taxonomic groups in response to landscape complexity and field management intensity are likely to result in variations in ecosystem services (support, regulation, cultural, Dainese et al., 2019; Tscharntke et al., 2021).

Our results also provide a new possible explanation for the lack of interactive effect between local management and landscape complexity observed in some studies (e.g. Brittain et al., 2010; Winqvist et al., 2011). A reason often proposed for the lack of interactive effect is that studies did not consider landscape gradients large enough to include the threshold at which interactions between local management and landscape complexity may appear. However, most studies on the interactive effects between local management and landscape complexity consider only a limited set of taxa and use the proportion of semi-natural areas in the landscape as the sole indicator of landscape complexity (e.g. Clough et al., 2005; Fischer et al., 2011b; Winqvist et al., 2011). By showing that different components of landscape complexity influence different taxa and that interactive effects between pesticide use and landscape complexity differ depending on these distinct components, our study suggests that the inability of some studies (including the present one) to observe interactive effects between local management and landscape complexity may derive from the fact that they focused on inadequate landscape variables.

In the present study, we did not detect any interactive effect between pesticide use and landscape complexity on plants, hoverflies, butterflies, and carabids. As suggested above, this could be due to the absence of relevant explanatory variables such as the amount of flowering resources for butterflies or hoverflies (Goulson et al., 2015; Uhl and Brühl, 2019) or the amount of fertilization for plants (Wang et al., 2019). Our results contrast with studies that found interactions between pesticide use and the proportion of semi-natural cover for some of the taxa we studied (e.g. plants Rader et al., 2014; butterfly: Rundlöf and Smith, 2006). In these studies, semi-natural areas are composed of forests and grasslands, whereas Camargue is characterized by the presence of atypical semi-natural cover types such as wetlands or sansouïres (i.e. salted grasslands of *Salicornia sp*.), which host a very specific biodiversity. The effect of these atypical semi-natural cover types on biodiversity observed in crop fields may therefore be very different from the effect of forests and grasslands. This could explain why we did not observe interactive effects found in other regions. Our inability to detect interactive effects could also be due to the fact that some landscape variables were not associated with a gradient large enough to detect significant effects. This could for instance be the case for the three field margins because we selected landscapes along a gradient based on the total length of all semi-natural linear elements and later split these semi-natural elements into three. To explore whether this impeded our ability to detect significant interactions between pesticide use and landscape complexity, we performed an additional analysis, using the total length of all field margins as an explanatory variable instead of the three variables corresponding to the three types of field margins. However, this complementary analysis did not show more robust interaction effects between landscape complexity and pesticide use (Appendix H).

5 Conclusion, and conservation implications and future directions for cultivation in wetland areas

Our results show that increasing the length of grass strips and ditches, the proportion of semi-natural areas, as well as crop diversity, is necessary to maintain multiple taxonomic groups in intensively-managed rice paddy landscapes. Here, we focused on the role of three main types of field margins (hedgerows, grass strips and ditches). It is however important to note that field margins in paddy landscapes are often wide and complex. They are wide because of the presence of irrigation ditches, which must be separated from the cultivated zone to avoid damaging them. Several types of vegetation can therefore co-occur on the same field margin.

For the sake of simplicity, we categorized field margins as hedgerows or grass trips depending on the dominant type of vegetation found along the margins or as ditches when vegetation was mostly absent. Since different types of vegetation are likely to play a key role for different taxa, further studies should investigate in more details the role of such complex field margins to improve recommendations for their management. In particular, this could help to propose specific agri-environmental schemes for rice producers. Indeed, current field margin management often aims at simplifying them by burning and crushing the vegetation along the ditches.

In rice paddy landscapes, drainage ditches connect rice fields to adjacent wetlands. As a result, high concentrations of pesticides used for rice cultivation are likely to be found in adjacent natural wetlands, as this was the case few years ago in the study area (S.N.P.N., 2013). The negative effect of pesticides on biodiversity are therefore coherent with the call from managers of the Camargue Regional Natural Park to encourage ecological alternatives to the use of pesticides. One possible avenue is to explore landscape management that promotes ecosystem services that could limit the need for pesticide use (e.g. weed control by birds; Pernollet et al., 2015, pest control by insects; Mesléard et al., 2005).

Acknowledgements

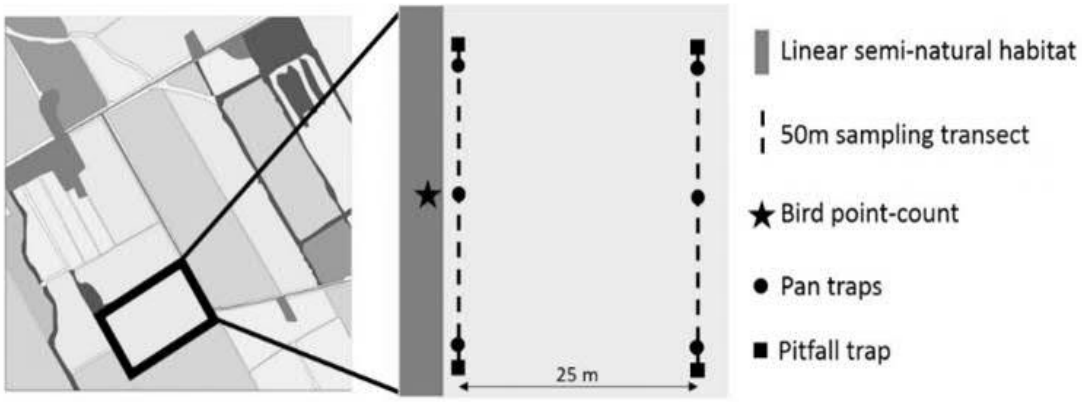
We are grateful to Nathalie Patry, Nicole Yavercovski, Loïc Willm, Julien Vasseur, Jérôme Hosselet, Melissa Aguilera, Amélie Lacroix and Mélanie Giguère for field assistance. We are indebted to all farmers and landowners who graciously permitted us to work in their fields.

Funding

This research was funded by the ERA-Net BiodivERsA, with the national funders French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004), German Ministry of Research and Education, German Research Foundation and Spanish Ministry of Economy and Competitiveness, part of the 2011 BiodivERsA call for research proposals. It also received the support of the French Ministry of Agriculture [2019-2021] and the company “Alpina-Savoie” [2019-2021].

Supplementary material

Appendix A. Biodiversity sampling design within each sampling site (field) within each landscape (Sirami et al., 2019)



Appendix B: Sampling coverage for the studied taxa. C_n (± SE) is the mean of the sampling coverage estimated for each field and each taxon (Chao and Jost, 2012). Plants were not included in this analysis since plant species are associated with cover percentage rather than a number of individuals.

Taxa	C_n (%)
Bee	78.7 ± 2.09
Bird	94.5 ± 1.09
Butterfly	89.8 ± 2.74
Carabid	65.1 ± 6.19
Spider	78.6 ± 2.24
Hoverfly	84.5 ± 1.80

Appendix C: Correlation table between landscape explanatory variables of biodiversity

Table C.1: Correlation table between landscape explanatory variables for the bird data subset of 118 sampled fields.

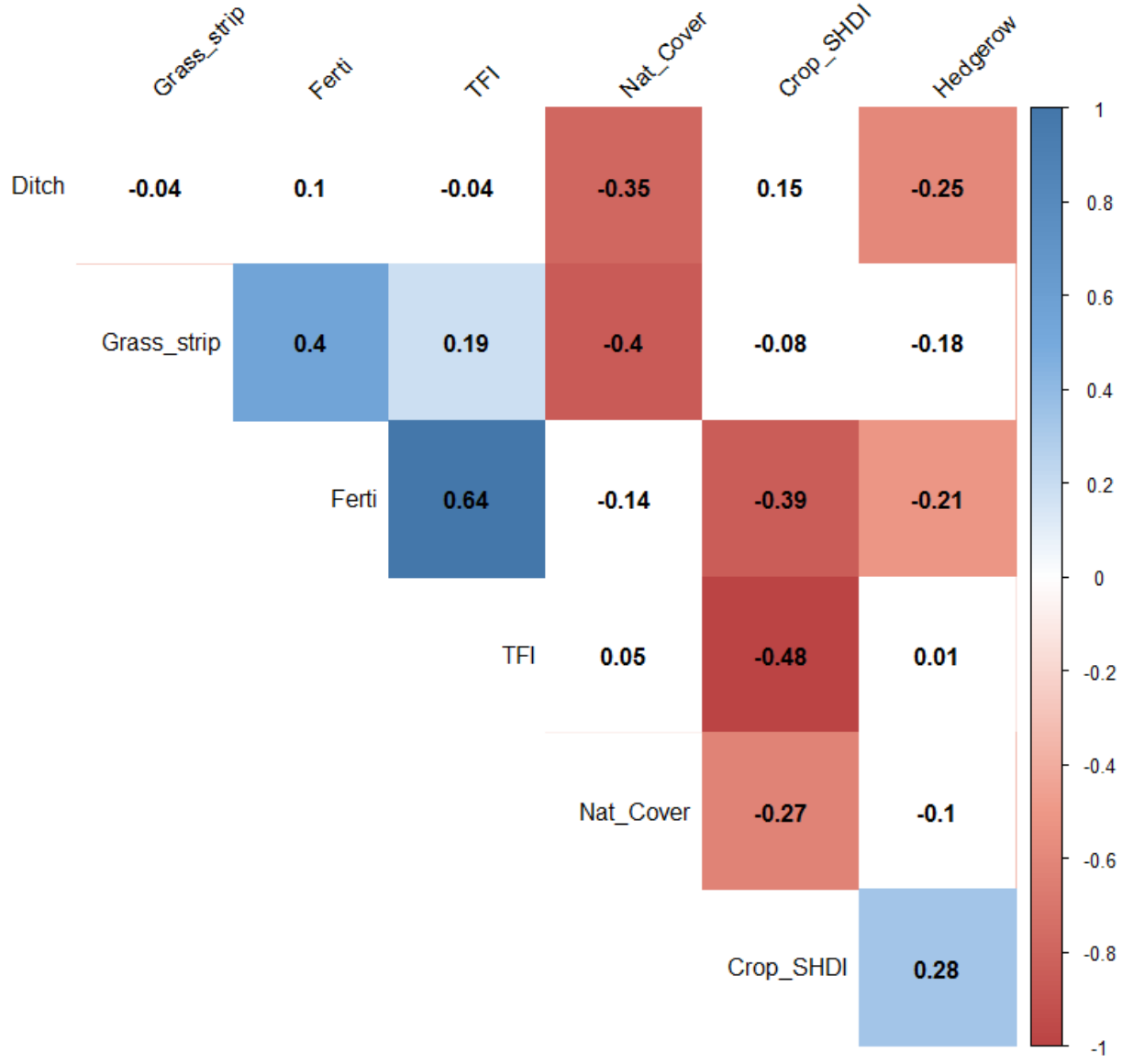


Table C.2: Correlation table between landscape explanatory variables for the bee, butterfly, hoverfly and plant data subset of 90 sampled fields.

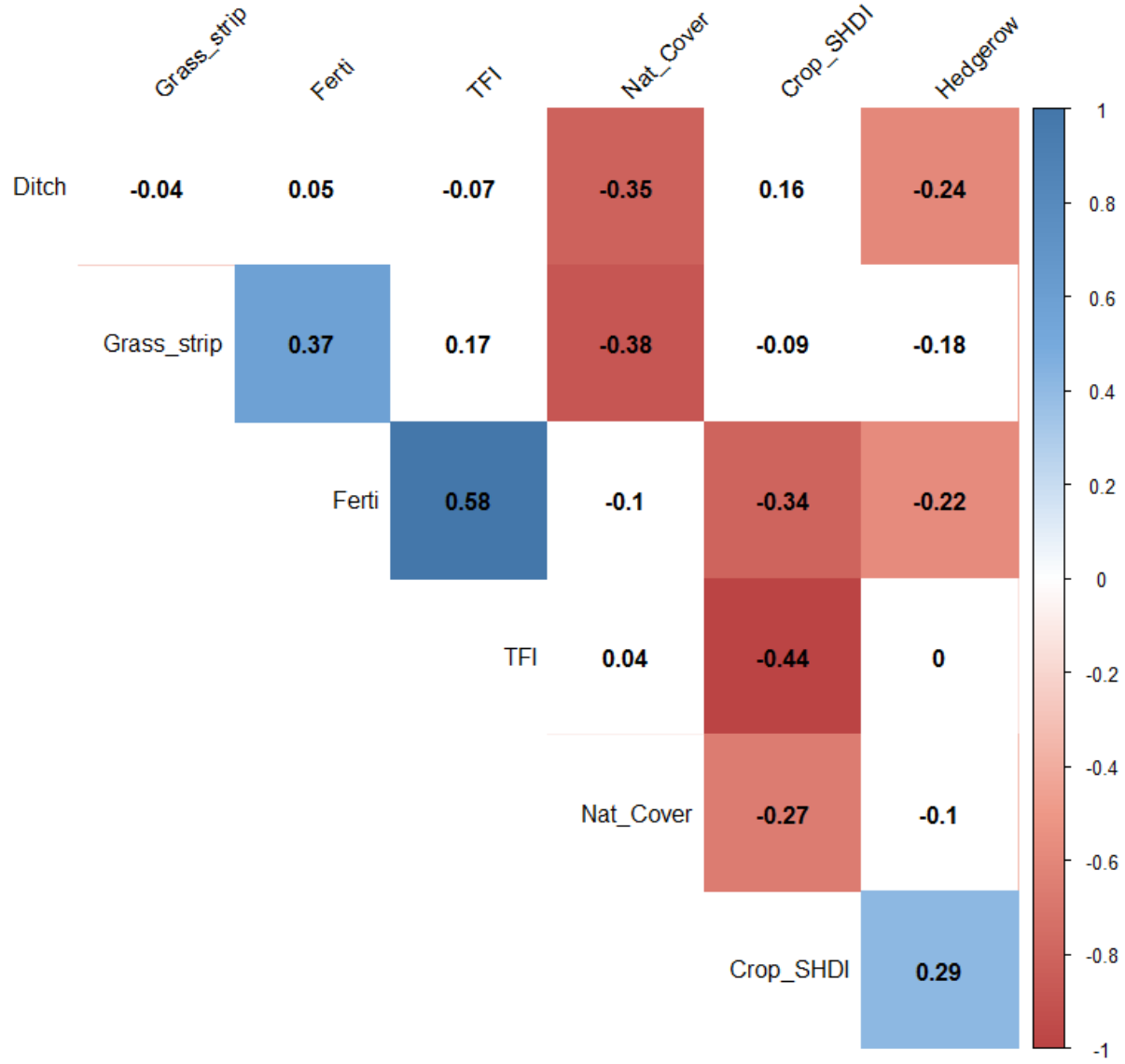


Table C.3: Correlation table between landscape explanatory variables for the carabid and spider data subset of 27 sampled fields.



Appendix D. Model and dredge result for every taxa

BEE Abundance

Model specification in R with the lme4 package: *glmer.nb(Abundance ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI) : scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1 | Landscape) + (1 | Crop), data = Bee_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Bee_Abundance, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.1: Presentation of the 10 models that best explain the observed abundance of bees on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI	3	7	381,57	0,00	0,13
2	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Nat_Cover	4	8	382,94	1,37	0,06
3	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Grass_strip	4	8	383,05	1,48	0,06
4	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Hedgerow	4	8	383,87	2,30	0,04
5	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Ditch	4	8	383,97	2,40	0,04
6	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Grass_strip + Grass_strip:TFI	5	9	384,00	2,44	0,04
7	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Ditch + Ditch:TFI	5	9	384,81	3,24	0,03
8	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Nat_Cover + Nat_Cover:TFI	5	9	384,90	3,33	0,02
9	Crop_SHDI + TFI + Nat_Cover + Nat_Cover:TFI + Grass_strip + Grass_strip:TFI	6	10	384,94	3,37	0,02
10	Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI + Nat_Cover + Grass_strip	5	9	385,10	3,53	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

BEE Species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(sqrt(Rich) ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), data = Bee_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Bee_Rich, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.2: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of bees on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Ditch + TFI + Ditch:TFI	3	7	189,00	0,00	0,12
2	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Grass_strip + Grass_strip:TFI	5	9	190,45	1,44	0,06
3	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Grass_strip	4	8	190,53	1,52	0,06
4	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Nat_Cover	4	8	191,31	2,31	0,04
5	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Hedgerow	4	8	191,39	2,38	0,04
6	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Crop_SHDI	4	8	191,41	2,41	0,04
7	NULL	0	4	192,35	3,35	0,02
8	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Grass_strip + Nat_Cover	5	9	192,35	3,35	0,02
9	TFI	1	5	192,61	3,61	0,02
10	Ditch + TFI + Ditch:TFI + Grass_strip + Grass_strip:TFI + Crop_SHDI	6	10	192,64	3,64	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

BIRD abundance

Model specification in R with the lme4 package: *glmer.nb(Abundance ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), family = nbinom2, data = Bird_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Bird_Abundance, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.3: Presentation of the 10 models that best explain the observed abundance of all birds on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Hedgerow	4	8	553,43	0,00	0,05
2	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Hedgerow + Nat_Cover	5	9	553,84	0,41	0,04
3	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Nat_Cover	4	8	554,06	0,63	0,04
4	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI	3	7	554,35	0,92	0,03
5	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Hedgerow + Hedgerow:TFI	5	9	555,19	1,76	0,02
6	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Hedgerow + Ditch	5	9	555,51	2,08	0,02
7	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Hedgerow + Hedgerow:TFI + Nat_Cover	6	10	555,52	2,09	0,02
8	Grass_strip + TFI	2	6	555,52	2,09	0,02
9	Grass_strip + TFI + Grass_strip:TFI + Hedgerow + Crop_SHDI	5	9	555,66	2,23	0,02
10	Nat_Cover	1	5	555,75	2,32	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

BIRD Species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(sqrt(Rich) ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), data = Bird_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Bird_Rich, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.4: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of all birds on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICweight
1	NULL	0	4	201,53	0,00	0,09
2	TFI	1	5	202,33	0,80	0,06
3	Crop_SHDI	1	5	203,01	1,48	0,04
4	Hedgerow	1	5	203,47	1,94	0,03
5	Ditch	1	5	203,54	2,01	0,03
6	Grass_strip	1	5	203,60	2,07	0,03
7	Nat_Cover	1	5	203,64	2,11	0,03
8	TFI + Hedgerow	2	6	204,23	2,70	0,02
9	TFI + Grass_strip	2	6	204,26	2,73	0,02
10	TFI + Ditch	2	6	204,31	2,78	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

BUTTERFLY abundance

Model specification in R with the lme4 package: *glmer.nb(Abundance ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), data = Butterfly_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Butterfly_Abundance, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.5: Presentation of the 10 models that best explain the observed abundance of butterflies on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICweight
1	Crop_SHDI	1	5	524,51	0,00	0,08
2	Crop_SHDI + Ditch	2	6	525,04	0,53	0,06
3	Crop_SHDI + Ditch + Nat_Cover	3	7	525,63	1,12	0,04
4	Crop_SHDI + Nat_Cover	2	6	526,22	1,71	0,03
5	NULL	0	4	526,42	1,91	0,03
6	Crop_SHDI + TFI	2	6	526,58	2,07	0,03
7	Crop_SHDI + Hedgerow	2	6	526,64	2,13	0,03
8	Crop_SHDI + Grass_strip	2	6	526,82	2,31	0,02
9	Nat_Cover	1	5	527,08	2,57	0,02
10	Crop_SHDI + TFI + Ditch	3	7	527,15	2,64	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

BUTTERFLY Species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(Rich ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), family = poisson(), data = Butterfly_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Butterfly_Rich, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.6: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of butterflies on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICweight
1	NULL	0	3	268,75	0,00	0,08
2	TFI	1	4	269,05	0,30	0,07
3	Crop_SHDI	1	4	269,85	1,10	0,05
4	Nat_Cover	1	4	270,23	1,49	0,04
5	TFI + Nat_Cover	2	5	270,50	1,76	0,03
6	Ditch	1	4	270,82	2,07	0,03
7	Hedgerow	1	4	270,89	2,15	0,03
8	TFI + Crop_SHDI	2	5	270,91	2,16	0,03
9	Grass_strip	1	4	270,92	2,17	0,03
10	TFI + Ditch	2	5	271,09	2,35	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

CARAB abundance

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(Abundance ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape), family = poisson(), data = Carab_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Carab_Abundance, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.7: Presentation of the 10 models that best explain the observed abundance of carabids on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Nat_Cover + Crop_SHDI	2	4	192,31	0,00	0,13
2	Nat_Cover	1	3	193,05	0,74	0,09
3	Nat_Cover + Crop_SHDI + TFI	3	5	193,35	1,04	0,08
4	Crop_SHDI	1	3	194,44	2,12	0,04
5	NULL	0	2	194,70	2,38	0,04
6	Nat_Cover + Crop_SHDI + TFI + Crop_SHDI:TFI	4	6	195,09	2,78	0,03
7	Nat_Cover + Crop_SHDI + Hedgerow	3	5	195,29	2,98	0,03
8	Nat_Cover + Crop_SHDI + Ditch	3	5	195,34	3,03	0,03
9	Nat_Cover + Crop_SHDI + Grass_strip	3	5	195,35	3,04	0,03
10	Nat_Cover + TFI	2	4	195,54	3,23	0,03

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

CARAB Species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(Rich ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape), data = Carab_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Carab_Rich, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.8: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of carabids on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Nat_Cover	1	4	130,87	0,00	0,14
2	Nat_Cover + Crop_SHDI	2	5	131,50	0,63	0,10
3	Nat_Cover + Crop_SHDI + TFI	3	6	132,73	1,86	0,05
4	Nat_Cover + Grass_strip	2	5	133,23	2,35	0,04
5	NULL	0	3	133,26	2,38	0,04
6	Nat_Cover + Hedgerow	2	5	133,29	2,42	0,04
7	Nat_Cover + Crop_SHDI + TFI + Hedgerow	4	7	133,30	2,42	0,04
8	Nat_Cover + Ditch	2	5	133,49	2,62	0,04
9	Nat_Cover + IFT	2	5	133,51	2,63	0,04
10	Nat_Cover + Crop_SHDI + Hedgerow	3	6	133,55	2,68	0,04

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

PLANT species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(Rich ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), data = Plant_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(plant_Rich, rank = "AICc", REML = FALSE)*

Table D.9: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of plants on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICweight
1	NULL	0	4	211,63	0,00	0,11
2	TFI	1	5	213,05	1,41	0,06
3	Grass_strip	1	5	213,27	1,64	0,05
4	Nat_Cover	1	5	213,74	2,11	0,04
5	Crop_SHDI	1	5	213,82	2,18	0,04
6	Hedgerow	1	5	213,87	2,24	0,04
7	Ditch	1	5	213,91	2,28	0,04
8	TFI + Hedgerow + TFI :Hedgerow	3	7	214,64	3,00	0,03
9	TFI + Grass_strip	2	6	214,91	3,27	0,02
10	Nat_Cover + Grass_strip	2	6	215,01	3,38	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

SPIDER abundance

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(Abundance ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI) scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape), family = poisson(), data = Spider_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Spider_Abundance, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.10: Presentation of the 10 models that best explain the observed abundance of spiders on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Grass_strip + Nat_Cover + Grass_strip:Nat_Cover + TFI	4	6	239,59	0,00	0,21
2	Grass_strip + Nat_Cover + Grass_strip:Nat_Cover + Hedgerow + TFI	5	7	241,46	1,87	0,08
3	Grass_strip	1	3	241,57	1,99	0,08
4	Grass_strip + Hedgerow	2	4	241,80	2,21	0,07
5	Grass_strip + Nat_Cover	2	4	242,53	2,94	0,05
6	Grass_strip + Nat_Cover + Grass_strip:Nat_Cover + TFI + Ditch	5	7	242,63	3,04	0,05
7	Grass_strip + Nat_Cover + Grass_strip:Nat_Cover + TFI + Crop_SHDI	5	7	243,07	3,48	0,04
8	Grass_strip + Nat_Cover + Hedgerow	3	5	243,08	3,49	0,04
9	Grass_strip + Nat_Cover + TFI + Grass_strip:TFI + Nat_Cover:TFI	5	7	243,13	3,55	0,04
10	Grass_strip + TFI	2	4	244,10	4,51	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

SPIDER Species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(sqrt(Rich) ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape), data = Spider_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Spider_Rich, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.11: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of spiders on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Grass_strip	1	4	56,14	0,00	0,15
2	Grass_strip + Nat_Cover + TFI + Nat_Cover:TFI	4	7	57,14	1,00	0,09
3	Grass_strip + Hedgerow	2	5	57,24	1,10	0,09
4	Grass_strip + Crop_SHDI	2	5	58,02	1,89	0,06
5	Grass_strip + TFI	2	5	58,26	2,12	0,05
6	Grass_strip + Nat_Cover	2	5	58,89	2,75	0,04
7	Grass_strip + Crop_SHDI + TFI	3	6	58,93	2,80	0,04
8	Grass_strip + Ditch	2	5	59,18	3,04	0,03
9	Grass_strip + Crop_SHDI + Hedgerow	3	6	59,76	3,62	0,02
10	Grass_strip + Crop_SHDI + Nat_Cover + TFI + Nat_Cover:TFI	5	8	59,80	3,66	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

HOVERFLY abundance

Model specification in R with the lme4 package: *glmer.nb(Abundance ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), family = nbinom2, data = Syrphid_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Syrphid_Abundance, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.12: Presentation of the 10 models that best explain the observed abundance of hoverflies on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICweight
1	Crop_SHDI	1	5	404,08	0,00	0,07
2	NULL	0	4	404,24	0,16	0,07
3	Grass_strip	1	5	405,46	1,38	0,04
4	Grass_strip + Crop_SHDI	2	6	405,56	1,48	0,03
5	Nat_Cover	1	5	405,62	1,54	0,03
6	Grass_strip + Nat_Cover	2	6	405,66	1,59	0,03
7	Crop_SHDI + TFI	2	6	405,79	1,71	0,03
8	Ditch	1	5	405,81	1,74	0,03
9	Crop_SHDI + Nat_Cover	2	6	405,96	1,88	0,03
10	Crop_SHDI + Ditch	2	6	406,07	1,99	0,03

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

HOVERFLY Species richness

Model specification in R with the lme4 package: *lmer(sqrt(Rich) ~ scale(Crop_SHDI) + scale(Nat_Cover) + scale(Hedgerow) + scale(Grass_strip) + scale(Ditch) + scale(TFI) + scale(TFI):scale(Hedgerow) + scale(TFI):scale(Grass_strip) + scale(TFI):scale(Ditch) + scale(TFI):scale(Nat_Cover) + scale(TFI):scale(Crop_SHDI) + (1|Landscape) + (1|Crop), data = Syrphid_landscape_IFT_var, na.action = "na.fail")*

Dredge: *dredge(Syrphid_Rich, rank="AICc", REML = FALSE)*

Table D.13: Presentation of the 10 models that best explain the observed species richness of hoverflies on the 90 sampled fields. The models are classified according to their AICc. Only those with a ΔAICc < 2 from the best model were retained for model averaging.

Rank	Model	k	df	AICc	ΔAICc	AICω
1	Hedgerow	1	5	82,30	0,00	0,06
2	Hedgerow + Crop_SHDI + TFI	3	7	83,39	1,08	0,04
3	Hedgerow + Crop_SHDI	2	6	83,44	1,13	0,04
4	Hedgerow + TFI	2	6	83,60	1,30	0,03
5	Hedgerow + Grass_strip	2	6	83,70	1,39	0,03
6	Hedgerow + Ditch	2	6	84,06	1,75	0,03
7	Hedgerow + TFI + Hedgerow:TFI	3	7	84,08	1,77	0,03
8	Hedgerow + Crop_SHDI + TFI + Hedgerow:TFI	4	8	84,35	2,04	0,02
9	Hedgerow + Crop_SHDI + Grass_strip	3	8	84,39	2,09	0,02
10	Hedgerow + Nat_Cover	2	6	84,45	2,14	0,02

Abbreviations: k, number of parameters; df, degree of freedom; Crop_SHDI, Shannon crop diversity; TFI, treatment frequency index; Nat_Cover, proportion of semi-natural areas; Grass_strip, length of grass strips; Hedgerow, length of hedgerows; Ditch, length of ditches.

Appendix E: Summary of the biodiversity data recorded in the Camargue landscape in spring 2013. x represents the mean across field and SE the standard error

Taxa	Species richness	Abundance	Landscape sampled	Field sampled
Bee	**70** (x = 6.8; SE = 0.4)	**2373** (x = 26.4; SE = 3.4)	30	90
Bird	**60** (x = 5.0; SE = 0.2)	**4498** (x = 38.1; SE = 17.3)	30	118
Butterfly	**20** (x = 2.0; SE = 0.1)	**710** (x = 8.2; SE = 0.8)	30	87
Carabid	**37** (x = 5.2; SE = 0.6)	**373** (x = 13.8; SE = 2.8)	24	27
Spider	**67** (x = 13.4; SE = 1.1)	**1126** (x = 41.7; SE = 6.2)	24	27
Hoverfly	**27** (x = 6.5; SE = 0.2)	**4796** (x = 53.3; SE = 8.4)	30	90
Plant	**225** (x = 25.0; SE = 0.9)	-	30	90

Appendix F. Johnson Neyman plots for the interaction between TFI and landscape variables aimed at explaining biodiversity variations across paddy landscapes of the Camargue.

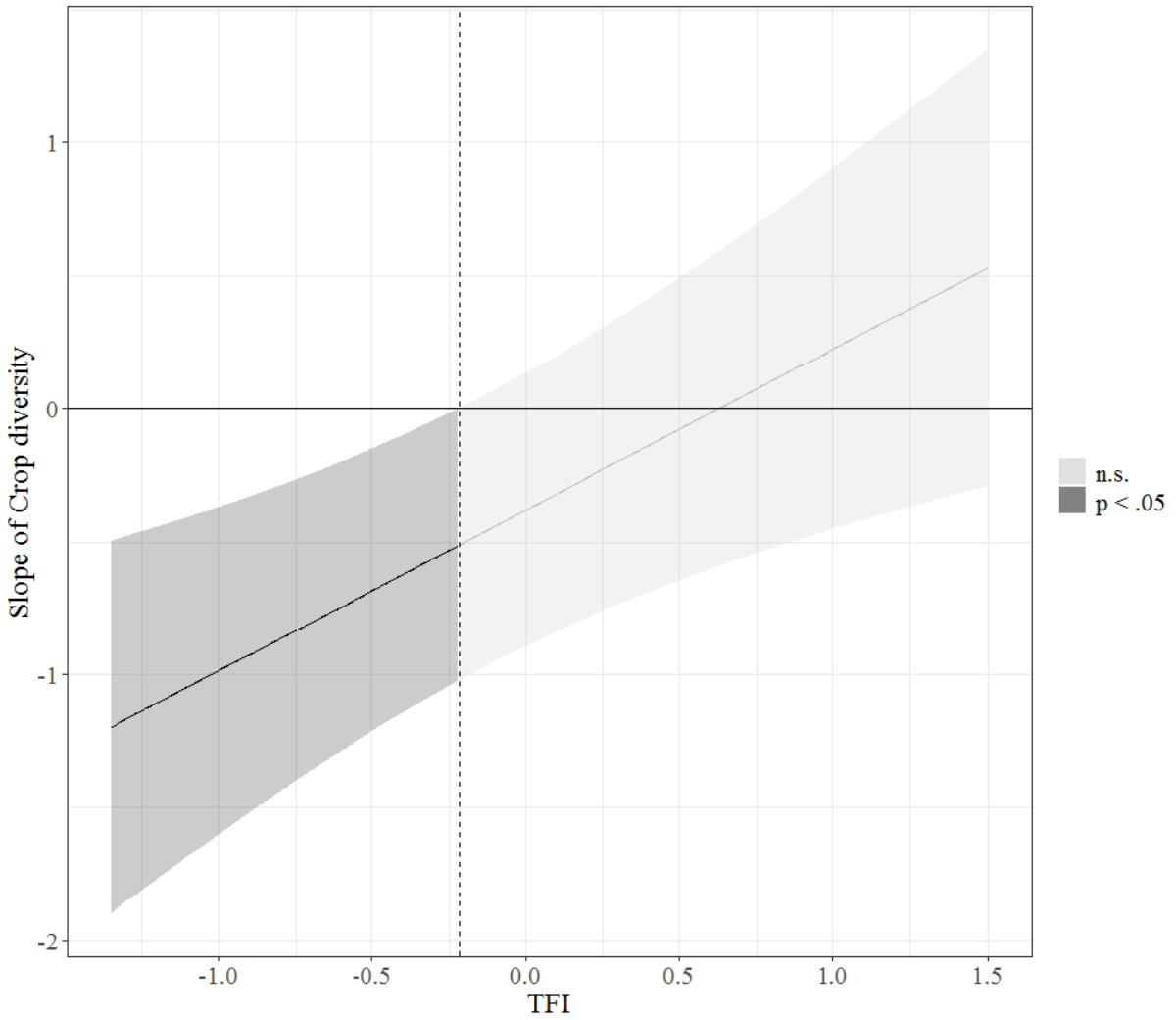


Figure F.1. Region of significance for the effect of crop diversity on bee abundance in function of TFI. The dashed vertical line delimits the threshold of TFI (scale value) below which there is a negative effect of crop diversity on bee abundance. Grey zones delimit the confidence intervals at 95%.

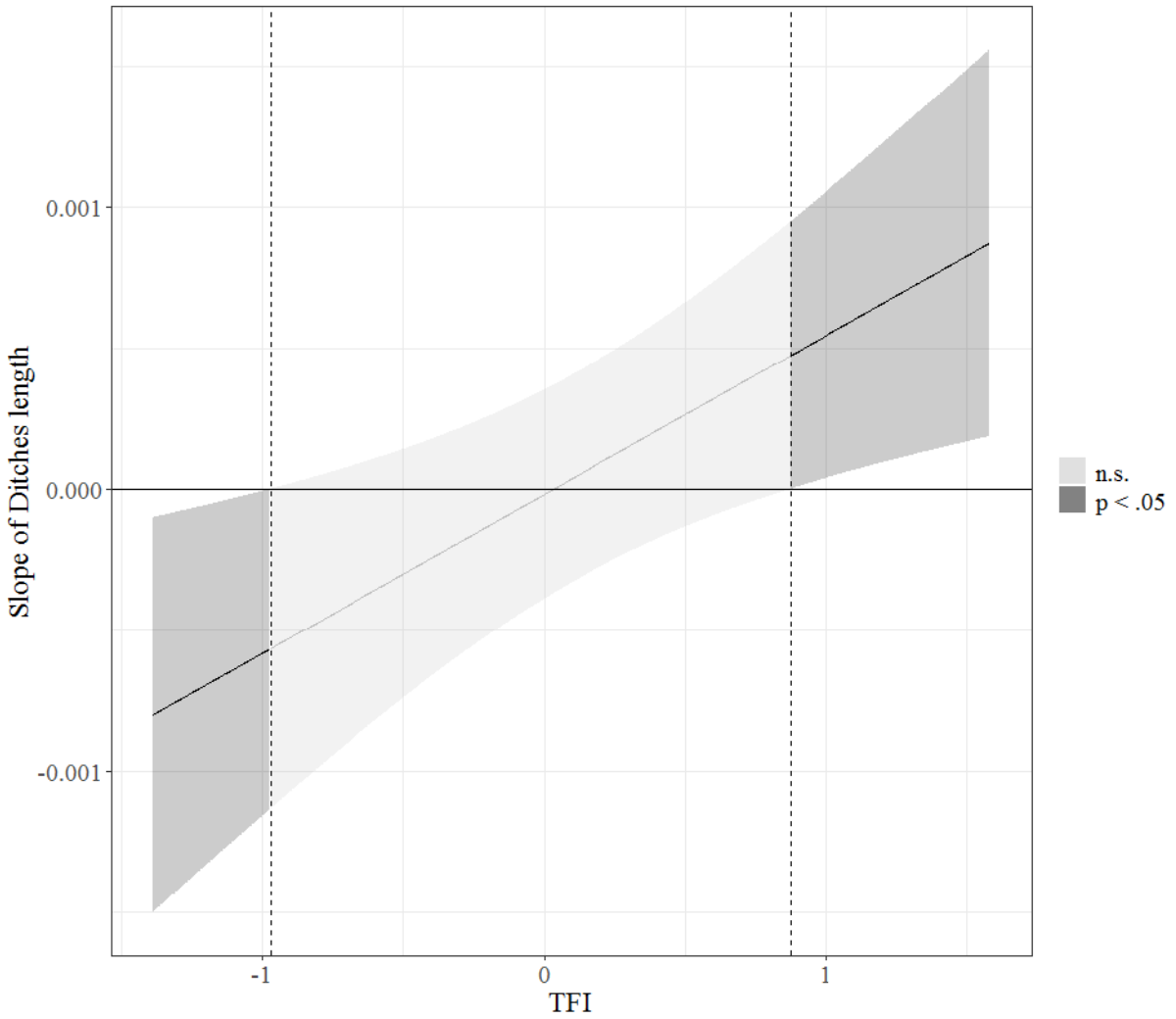


Figure F.2. Region of significance for the effect of ditches length on bee richness in function of TFI. The dashed vertical lines delimit the thresholds of TFI for the negative and the positive effect of ditches length on bee richness. Grey zones delimit the confidence intervals at 95%.

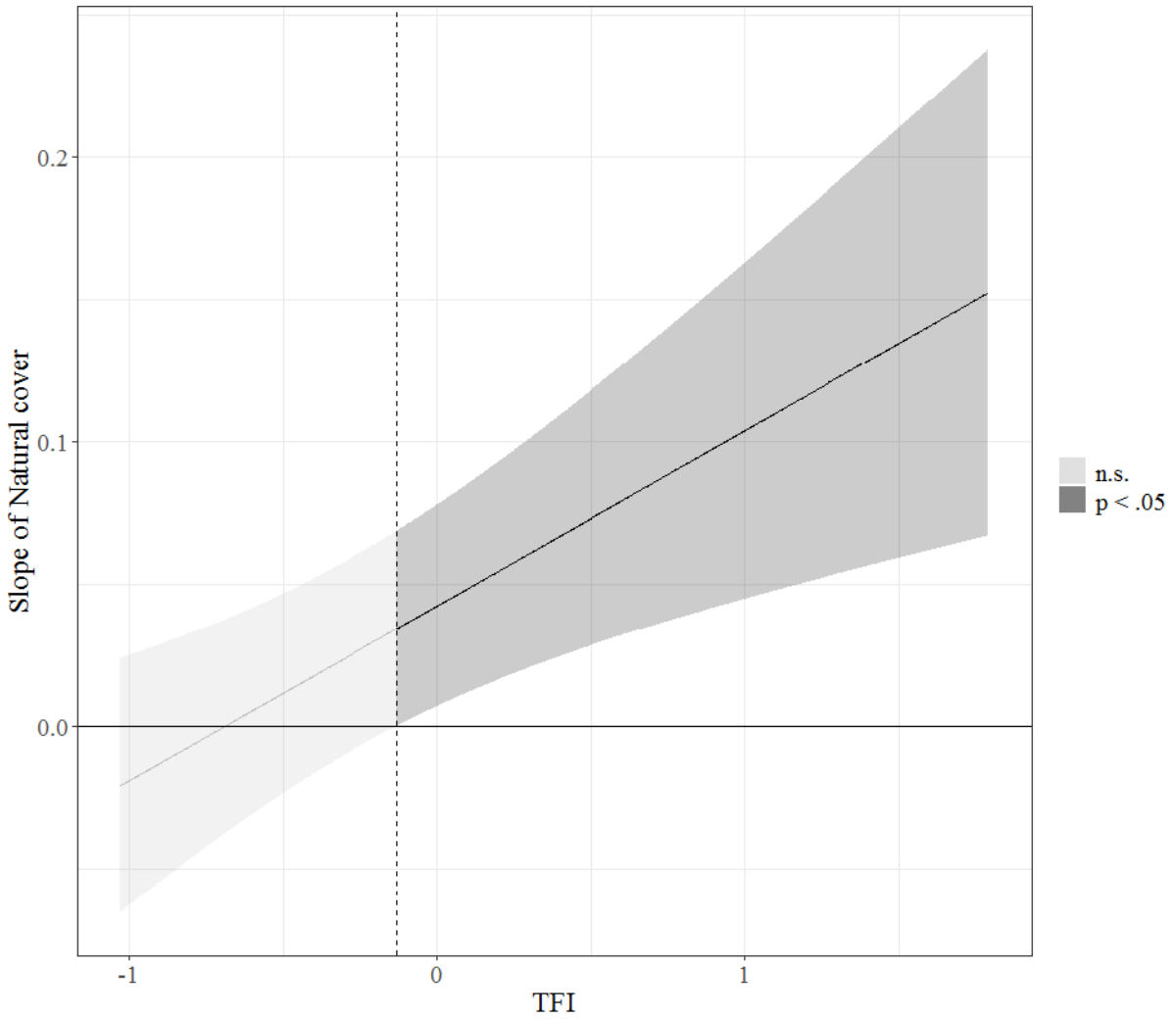


Figure F.3. Region of significance for the effect of proportion of semi-natural areas on spider abundance in function of TFI. The dashed vertical lines delimit the thresholds of TFI for the positive effect of proportion of semi-natural areas on spider abundance. Grey zones delimit the confidence intervals at 95%.

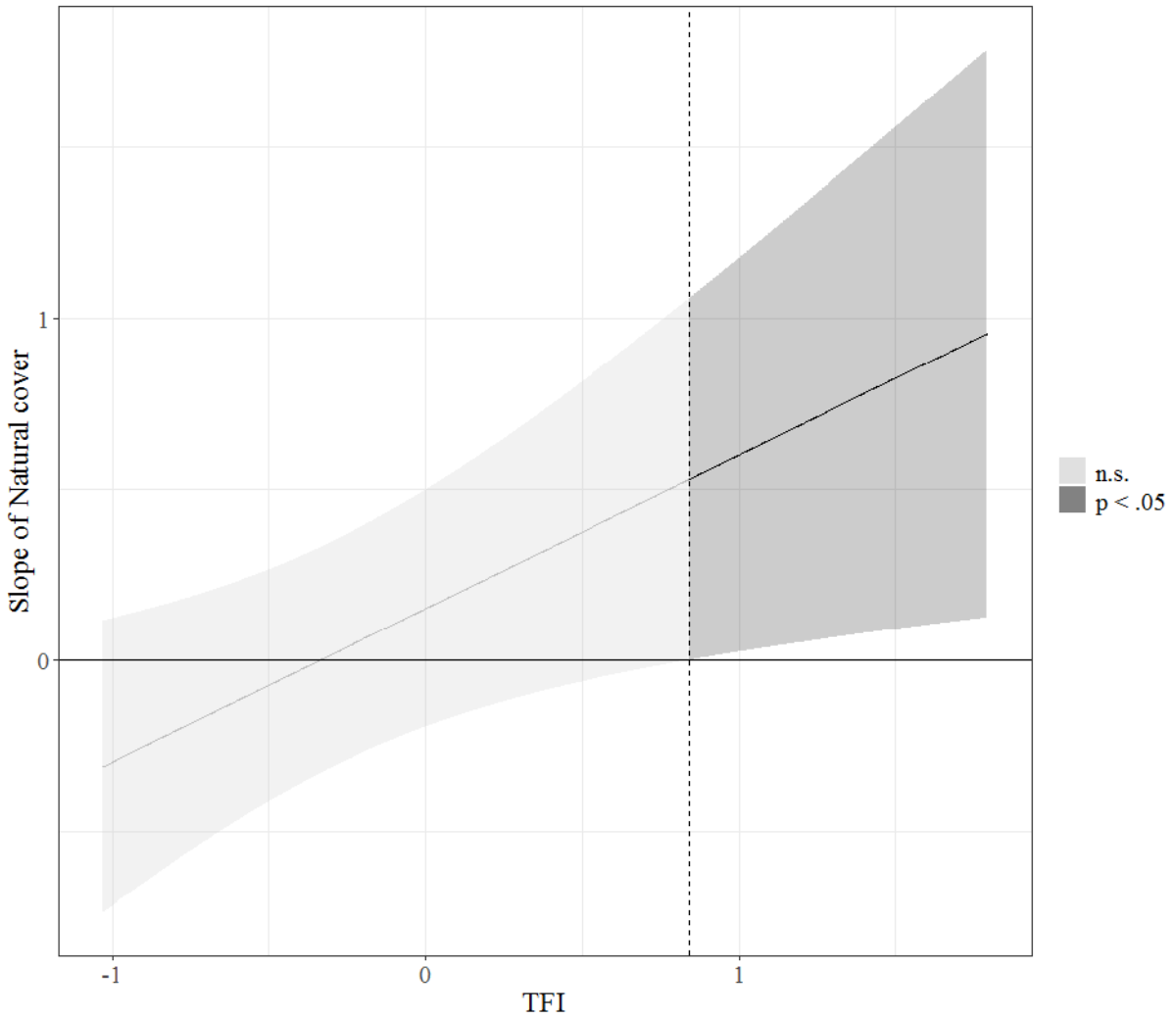


Figure F.4. Region of significance for the effect of proportion of semi-natural areas on spider richness in function of TFI. The dashed vertical lines delimit the thresholds of TFI for the positive effect of proportion of semi-natural areas on spider richness. Grey zones delimit the confidence intervals at 95%.

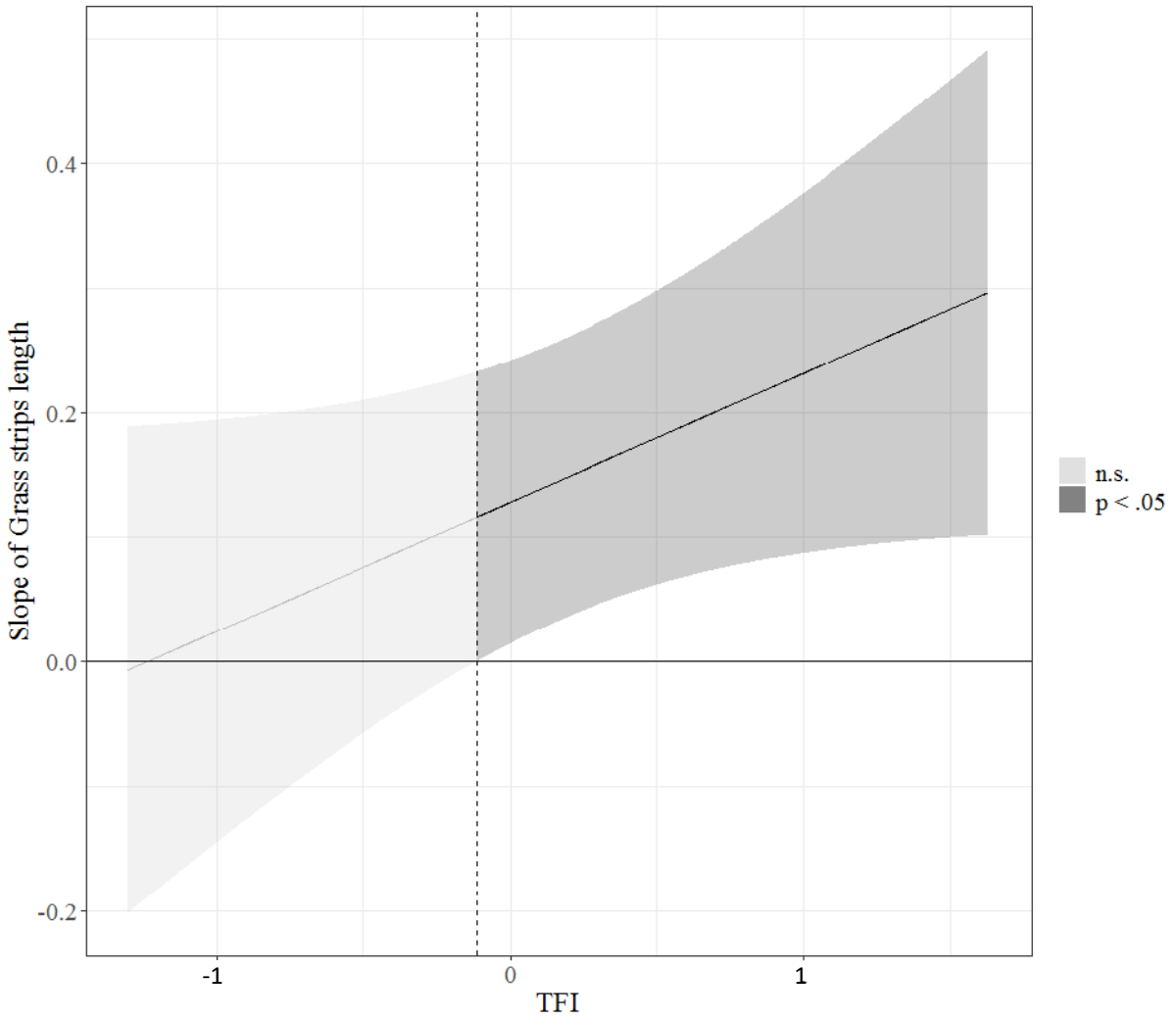


Figure F.5. Region of significance for the effect of grass strips length on bird abundance in function of TFI. The dashed vertical lines delimits the threshold of TFI for the positive effect of grass strips length on bird abundance. Grey zones delimit the confidence intervals at 95%.

Appendix G. Averaged estimated effects of landscape variables, TFI and their interaction on **A** abundance and **B** species richness of study taxa. Confidence intervals are in brackets. Values in bold indicate significant effects: *p < 0.05, **p<0.01, ***p<0.001.

A	Bees	Birds	Butterflies	Carabids	Spiders	Hoverflies
Hedgerow length		0.01 [-0.01 ;0.21]			-0.13 [-0.32 ;0.07]	
Grass strip length	-0.05 [-0.16 ;0.06]	**0.12 [0.00 ;0.24]***			**0.40 [0.20 ;0.60]*****	-0.06 [-0.17 ;0.05]
Ditch length						0.04 [-0.06 ;0.14]
Crop diversity	**-0.11 [-0.22 ;-0.01]***		0.21 [-0.00 ; 0.42]	**-0.34 [-0.68 ;-0.00]***		0.08 [-0.02 ;0.18]
Semi-natural areas proportion	0.05 [-0.05 ;0.15]	-0.09 [-0.22 ;0.03]		**-0.36 [-0.68 ;-0.04]***	**0.25 [0.04 ;0.46]***	-0.06 [-0.17 ;0.06]
TFI	-0.09 [-0.19 ;0.02]	**-0.10 [-0.20 ;-0.01]***		-0.26 [-0.64 ;0.11]	0.09 [-0.13 ;0.32]	0.04 [-0.06 ;0.14]
Hedgerow length * TFI		-0.05 [-0.17 ;0.07]				
Grass strip length * TFI		**0.12 [0.02 ;0.22]***				
Ditch length * TFI						
Crop diversity * TFI	**0.15 [0.06 ;0.25]****					
Semi-natural areas proportion * TFI					**0.36 [0.13 ;0.59]****	

B	Bees	Birds	Butterflies	Carabids	Plants	Spiders	Hoverflies
Hedgerow length		0.03 [-0.10 ;0.16]				-0.17 [-0.42 ;0.09]	**-0.11 [-0.20 ;-0.02]***
Grass strip length	-0.06 [-0.20 ;0.09]				-0.09 [-0.32 ;0.14]	**0.36 [0.09 ;0.62]****	-0.04 [-0.13 ;0.05]
Ditch length	-0.00 [-0.14 ;0.14]						0.03 [-0.06 ;0.12]
Crop diversity		0.06 [-0.08 ;0.19]	0.09 [-0.08 ; 0.25]	-0.92 [-2.11 ;0.27]		-0.14 [-0.42 ;0.14]	0.06 [-0.04 ;0.17]
Semi-natural areas proportion			-0.07 [-0.24 ;0.09]	**-1.25 [-2.34 ;-0.15]***		0.14 [-0.13 ;0.42]	
TFI	-0.05 [-0.19 ;0.09]	-0.07 [-0.19 ;0.05]	-0.12 [-0.28 ; 0.05]	-0.87 [-2.21 ;0.46]	-0.08 [-0.27 ; 0.10]	0.00 [-0.29 ;0.29]	0.05 [-0.04 ;0.15]
Hedgerow length * TFI							0.06 [-0.03 ;0.14]
Grass strip length * TFI	-0.12 [-0.27 ;0.03]						
Ditch length * TFI	**0.22 [0.07 ;0.37]****						
Crop diversity * TFI							
Semi-natural areas proportion * TFI						**0.39 [0.10 ;0.68]****	

Appendix H. Averaged estimated effects of landscape variables, TFI and their interaction on **A** abundance and **B** species richness of study taxa. Confidence intervals are in brackets. Values in bold indicate significant effects: *p < 0.05, **p<0.01, ***p<0.001.

A	Bees	Birds	Butterflies	Carabids	Spiders	Hoverflies
Total linear element length		0.10 [-0.02 ;0.23]	-0.14 [-0.38 ;0.10]		0.14 [-0.13 ;0.42]	
Crop diversity	**-0.11 [-0.22 ;-0.01]***		**0.22 [-0.01 ; 0.42]***	**-0.34 [-0.68 ;-0.00]***		0.08 [-0.02 ;0.19]
Semi-natural areas proportion	0.05 [-0.05 ;0.15]	-0.11 [-0.25 ;0.02]	-0.14 [-0.39 ;0.11]	**-0.36 [-0.68 ;-0.04]***	0.11 [-0.17 ;0.38]	-0.04 [-0.15 ;0.06]
TFI	-0.09 [-0.19 ;0.02]	-0.07 [-0.18 ;0.04]		-0.26 [-0.64 ;0.11]	0.01 [-0.29 ;0.32]	0.04 [-0.06 ;0.14]
Total linear element length * TFI		0.10 [-0.00 ;0.21]				
Crop diversity * TFI	**0.16 [0.07 ;0.25]****					
Semi-natural areas proportion * TFI		-0.08 [-0.18 ;0.03]			**0.42 [0.11 ;0.72]****	

B	Bees	Birds	Butterflies	Carabids	Plants	Spiders	Hoverflies
Total linear element length							
Crop diversity		0.06 [-0.08 ;0.19]	0.09 [-0.08 ; 0.25]	-0.93 [-2.03 ;0.18]		-0.25 [-0.55 ;0.05]	
Semi-natural areas proportion	-0.04 [-0.18 ;0.10]		-0.07 [-0.24 ;0.09]	**-1.25 [-2.28 ;-0.22]***		0.00 [-0.27 ;0.28]	0.03 [-0.07 ;0.12]
TFI	-0.09 [-0.23 ;0.05]	-0.07 [-0.19 ;0.05]	-0.12 [-0.28 ; 0.05]	-0.88 [-2.09 ;0.34]	-0.08 [-0.27 ; 0.10]	-0.17 [-0.52 ;0.19]	0.04 [-0.04 ;0.13]
Total linear element length * TFI							
Crop diversity * TFI							
Semi-natural areas proportion * TFI						**0.41 [0.10 ;0.71]***	

Chapitre 2 : Importance des bordures de parcelles pour la conservation des oiseaux nicheurs

Dans le premier chapitre de ma thèse, nous avons mis en évidence l'importance de l'hétérogénéité du paysage et notamment du linéaire de bordures de parcelles pour compenser les effets négatifs de l'utilisation de pesticides. Dans ce second chapitre, je m'intéresse au potentiel habitat de substitution que peuvent représenter les bordures de parcelles.

Les habitats semi-naturels tels que les boisements, les prairies et les marais fournissent des habitats favorables pour les espèces des milieux agricoles (Newton, 2017b; Toffoli and Rughetti, 2017). L'intensification de l'agriculture augmente les pressions sur ces milieux, si bien que dans certains paysages agricoles, les bordures de parcelles représentent la majorité des habitats semi-naturels restants (Marshall and Moonen, 2002). Certaines espèces peuvent compenser la perte de leur habitat naturel en utilisant un habitat de substitution aux caractéristiques similaires (Brotons et al., 2005). J'ai testé l'hypothèse selon laquelle les bordures de parcelles représentent des habitats de substitution pour les espèces d'oiseaux dans les zones humides agricoles.

Un technicien (T. Blanchon) et moi avons réalisé des suivis ornithologiques dans 86 parcelles en agriculture biologique en Camargue. Avec l'aide d'un géomaticien (F. Calatayud), j'ai sélectionné ces parcelles le long d'un gradient de surface de milieux semi-naturels et de haies. J'ai cherché à savoir si la superficie de trois types de bordures de parcelle (linéaire de roseaux, bandes enherbées et haies) dans un rayon de 500 m autour de chaque parcelle agricole étudiée avait un effet sur l'abondance de trois guildes d'oiseaux définies en fonction de leur habitat naturel (espèces des roselières, des milieux ouverts et des lisières forestières). Les effets de la superficie de chaque habitat semi-naturel (marais, prairies et boisements), la diversité des cultures et la taille moyenne des parcelles agricoles ont également été pris en compte.

Les résultats de cette étude confirment que les guildes d'oiseaux sont favorisées par la surface de leur habitat naturel, mais sont également influencées par la surface des bordures de parcelles. Les oiseaux des roselières sont favorisés par la surface des marais et des linéaires de roseaux, les oiseaux des milieux ouverts sont favorisés par la surface des prairies et des marais et négativement influencés par la surface des boisements et des haies, tandis que les oiseaux

des lisières forestières sont favorisés par la surface des haies et négativement influencés par la surface des linéaires de roseaux.

Ces résultats suggèrent que les bordures de parcelles peuvent représenter des habitats de substitution pour les espèces d'oiseaux des roselières et des lisières forestières et soulignent leur importance pour la conservation de la biodiversité dans les paysages agricoles de zone humide. Cependant, je mets en évidence que l'augmentation de la superficie des haies et des linéaires de roseaux peut avoir un effet négatif sur les oiseaux des milieux ouverts et les oiseaux des lisières forestières, respectivement. Les recommandations pour la gestion des bordures de parcelles doivent donc être adaptées aux priorités locales de conservation. La présence d'oiseaux des roselières dans les parcelles agricoles fait partie des particularités des milieux agricoles de zones humides (Morales et al., 2015; Morelli et al., 2019). De plus, plusieurs espèces de cette guilde sont en mauvais état de conservation à l'échelle nationale comme le blongios nain ou la lusciniole à moustaches. Des réflexions sur les modes de gestion des linéaires de roseaux doivent donc être menées afin de proposer des habitats les plus favorables possible pour ces espèces.

Article :

Mallet P., Béchet A., Sirami C., Mesléard F., Blanchon T., Calatayud F., Dagonet T., Gaget E., Leray C., Galewski T., 2022, Field margins as substitute habitat for the conservation of birds in agricultural wetlands, *under review in PCI Ecology*, https://doi.org/10.1101/2022.05.05.490780



Field margins as substitute habitat for the conservation of birds in agricultural wetlands

Mallet Pierre [1,2,3,4], Béchet Arnaud [2], Sirami Clélia [4], Mesléard François [2,3], Blanchon Thomas [2], Calatayud François [4], Dagonet Thomas [2], Gaget Elie [5], Leray Carole [2], Galewski Thomas [2]

1. ENGREF AgroParisTech, 75000, Paris, France

2. Tour du Valat Research Institute, Le Sambuc, 13200, Arles, France

3. Mediterranean Institute of marine and terrestrial Biodiversity and Ecology, Avignon Université, UMR CNRS IRD Aix Marseille Université, IUT Site Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon Cedex 09, France

4. UMR Dynafor, INRAE, Toulouse University, 31326 Castanet Tolosan, France

5. Department of Biology, University of Turku, Finland

Correspondence author:

Name: Pierre Mallet

Adresse: Institut de recherche de la Tour du Valat. Le Sambuc, 13200 Arles, France

E-mail: mallet@tourduvalat.org

ORCID: 0000-0002-0139-3745

Abstract

Breeding birds in agricultural landscapes have declined considerably since the 1950s and the beginning of agricultural intensification in Europe. Given the increasing pressure on agricultural land, it is necessary to identify conservation measures that consume little productive land. We tested the hypothesis that field margins represent substitute habitats for bird species in agricultural wetlands. We monitored bird species in 86 crop fields in rice paddy landscapes of Camargue (southern France), a wetland of international importance for birds. We investigated whether the area of three types of field margins (grass strips, hedgerows and reed strips) within a 500 m buffer around each studied crop field had an effect on the abundance of three groups of birds defined based on their primary habitat (reedbeds, grasslands, and forest edge species). We controlled for the area of each semi-natural habitat (wetlands, grasslands, and woodlands), crop diversity and mean crop field size. Our study confirms that bird guilds are favored by the cover of their primary habitat but are also influenced by the cover of field margins. Reedbed birds are favored by the cover of wetlands and reed strips, grassland birds are favored by the cover of grasslands and wetlands and negatively impacted by the cover of woodlands and hedgerows, while forest edge birds are favored by the cover of hedgerows and negatively impacted by the cover of reed strips. These results suggest that field margins may represent substitute habitats for reedbed and forest edge bird species and highlight their importance for biodiversity conservation in wetland agricultural landscapes. However, our results also suggest that increasing the area of hedgerows and reed strips may have a negative effect on grassland birds and forest edge birds, respectively. Recommendations for field margin management in agricultural wetlands should therefore be tailored to local conservation priorities.

Keywords: bird conservation, biodiversity, landscape heterogeneity, grassland birds, forest edge birds, reedbed birds, wetland, rice, habitat compensation, land sharing

1 Introduction

Farmland bird populations have experimented a massive decline worldwide over the last decades, primarily due to the loss of semi-natural habitats and intensification of agricultural practices (PECBMS, 2022; Stanton et al., 2018; Sundar and Subramanya, 2010). Agricultural areas represent 37 % of the world terrestrial area and host a large proportion of terrestrial biodiversity (DataBank, 2018; Herzog et al., 2013). It is therefore hopeless to rely solely on the creation of protected areas to compensate for the declines in biodiversity observed in agricultural environments (Li et al., 2020; Margules and Pressey, 2000). Rather, conservation efforts should also target the improvement of the carrying capacity of agricultural landscapes through the adoption of biodiversity-friendly agricultural practices and the protection of non-productive refuge areas, i.e. promote land sharing (Grass et al., 2021).

Patches of semi-natural habitats, such as woodlands, grasslands and wetlands, remaining within agricultural landscapes may provide permanent habitat for wildlife and host a large part of farmland biodiversity (Newton, 2017b; Toffoli and Rughetti, 2017). However, these patches are scarce and under increasing pressure due to agricultural intensification which leads to their progressive conversion to arable land despite efforts from the European Union to slow down this trend through agri-environment schemes (Batáry et al., 2015). Hence, in some agricultural landscapes, field margins are the only semi-natural habitats left (Marshall and Moonen, 2002). The habitat compensation hypothesis states that species may compensate for the loss of their primary habitat by using agricultural habitats as a substitute. For instance, Montagu's harrier (*Circus pygargus*) primarily nests in shrublands and grasslands but, in some part of its distribution range, it now relies exclusively on crop fields for breeding and foraging (Norton et al., 2000). It has also been shown that aquatic invertebrates can use drainage ditches as substitute habitats for natural lakes and rivers (Dollinger et al., 2015). The issue of habitat compensation has been addressed in farmland abandonment or dry agricultural areas (e.g. Brotons et al., 2005; Saura et al., 2014; Vallecillo et al., 2008) but rarely in wetland agricultural areas (e.g. Decleer et al., 2015) despite their specific landscape characteristics and biodiversity.

One of the main crop cultivated in wetlands is rice, a flooded cereal which represents 22.8 % of the world cereal surface area (FAO, 2018; Singh et al., 2001). In such rice paddy landscapes, agricultural and semi-natural (wetlands, woodlands and grasslands) areas are generally intermingled with the presence of large field margins around ditches. Biodiversity associated with these rice paddy landscapes includes both waterbirds and terrestrial bird species. While the role of rice paddy landscapes for waterbirds has been largely studied, their

role for terrestrial birds has received much lower attention (Elphick, 2015), whereas they have suffered a very significant decline since the 1950s due to the intensification of agricultural practices and the decrease of landscape heterogeneity (Fraixedas et al., 2019; Sirami et al., 2019). Terrestrial birds using rice paddy landscapes include different ecological guilds: reedbed birds, which are primarily associated with freshwater marshes (Morganti et al., 2019); forest edge species, which are originally associated with forest borders and clearings (Hinsley and Bellamy, 2019; Newton, 2017b); and grassland species, which originally live in grassy or shrubby vegetation with no tree cover (Di Giacomo et al., 2010). Field margins could provide resources and nesting habitats for these species (Vickery et al., 2009), e.g. reed strips along ditches for reedbed birds, hedgerows for forest edge species and grass strips for grassland species. However, the role of these landscape features for terrestrial birds has rarely been considered in studies conducted in rice paddy landscapes (King et al., 2010).

The Camargue (Rhône delta) is a biologically rich area listed in the Ramsar Convention and classified as a Biosphere Reserve by UNESCO (Blondel et al., 2019). It is also the fifth European rice production area (FAO, 2018). If agriculture plays a critical role in the hydrosaline equilibrium of the delta by pumping freshwater from the Rhône River, farmland birds have shown the highest rate of decline in the last 50 years (Fraixedas et al., 2019; Galewski and Devictor, 2016). Hence, it is critical to better understand how field margins and semi-natural habitats remaining within agricultural landscapes may contribute to the restoration of biodiversity.

In this paper, we evaluated the ability of field margins to support the habitat compensation hypothesis for three ecological bird guilds (reedbed birds, forest edge birds and grassland birds) in the rice paddy landscapes of Camargue. We conducted bird surveys in 86 crop fields and tested the hypothesis that field margins provide substitute habitat for bird species in Camargue. More specifically, we predicted that (i) reedbed birds would be positively influenced by semi-natural wetland areas and reed strips; (ii) grassland birds would be positively influenced by grasslands and grass strips and (iii) forest edge species would be positively influenced by woodlands and hedgerows.

2 Material and methods

2.1 Study area

Our study was conducted in the Rhône River delta, a 150,000 ha polderized flood plain located in Southern France and known as "Camargue". Warm summers typical of the Mediterranean climate (average monthly temperature between May and October above 15°C; Blondel et al., 2019), as well as fresh water pumped from the Rhône River allows rice cultivation. This flooded crop is essential for washing out salt-rich soils and allows rotation with dry crops. Field margins in these rice paddy landscapes are often wide (> 3 m) to be waterproof and keep the rice fields flooded, and structurally complex. Several types of vegetation can therefore co-occur on the same field margin such as reed strips, hedgerows or grass strips. In Camargue, the area of semi-natural habitats decreased from 67 % to 39 % between 1942 and 1984 and is now stable around 58,000 ha (Tamisier and Grillas, 1994). These semi-natural areas are spatially segregated in the delta; woodlands are mainly restricted to riparian areas along the Rhône River, wetlands occupy depressions and cover large areas in the center and south of the delta while grasslands (mostly constituted of meadows and salt steppes) surround the wetlands on slightly elevated areas (Appendix A).

2.2 Study design

We selected 86 organic crop field (Fig. 1) along the gradients of semi-natural cover and hedgerow cover while ensuring their statistical independence according to the methodology developed by Pasher et al., (2013). To do so, we measured semi-natural and hedgerow areas in a 500 meters square moving window with a step size of 100 meters around every agricultural lands of Camargue thanks to land use data from 2019 of the BD TOPO®, OSO Land Cover Map and the Regional Natural Park of the Camargue. Hedgerow was the only field margin layer available on the different land cover map. We checked for uncorrelation between the different field margins types and landscape variables after the crop field selection and the accurate landscape description (see below). We selected only organically managed crop fields in order to limit potential biases associated with variations in the intensity of agricultural practices. We selected crop fields covered by the main five crops types, representative of the main agricultural production in the Camargue (rice, wheat, alfalfa, rape, and market gardening).

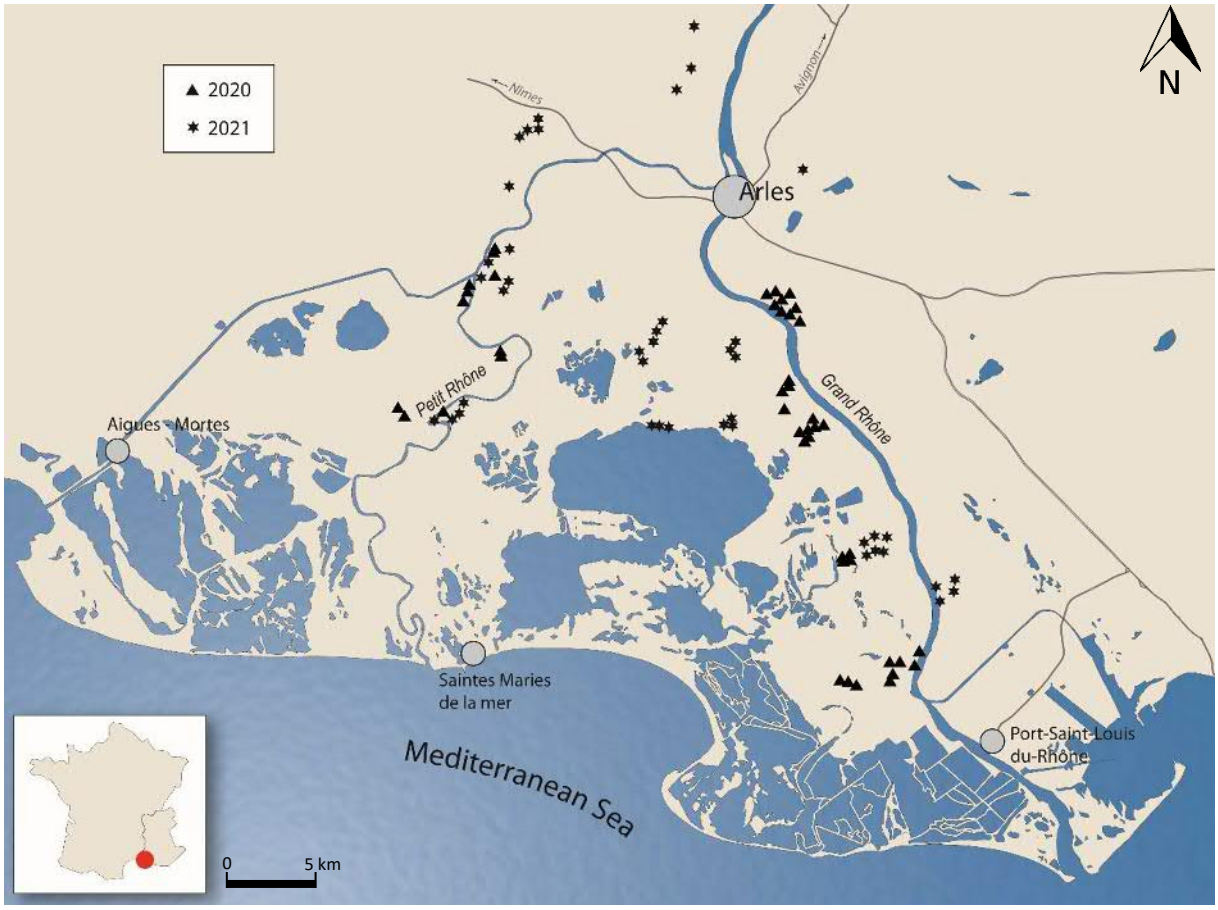


Figure 1. Location of the eighty-six crop fields monitored for birds in the Camargue, Rhône delta. Triangles represent crop fields sampled in 2020 and stars represent crop fields sampled in 2021.

We calculated the area of each type of field margin and semi-natural habitat within a 500 meter buffer around the centroid of each crop field, following Chan et al. (2007). First, we estimated the area of the three field margin vegetation types: (1) hedgerows, tree lines and bushy areas; (2) grass strips, grassy boundaries including grassy tracks or dirt roads used for the moving of agricultural machinery; (3) reed strips that grow in and along irrigation or drainage earthen ditches. Because we aimed at testing the hypothesis that field margins represent substitute habitats whatever its shape, we calculated the area and not the length of field margins. Second, we estimated the area of three categories of semi-natural areas: (1) woodlands (mainly riparian forests dominated by white poplar (*Populus alba*), pinewoods (*Pinus pinaster*), and tamarisk (*Tamarix gallica*) groves) and shrublands dominated by narrow-leaved mock privet (*Phillyrea angustifolia*); (2) grasslands including dry grasslands extensively grazed by free-range cattle, Mediterranean salt meadows and halophilous scrubs and fallow lands; (3) wetlands including freshwater and brackish marshes, reedbeds and ponds. Landscape mapping was based on field observations done after the bird monitoring in June 2020 and June 2021 (see below)

because fine scale assessment was too difficult based on remote sensing approaches, particularly for reed strips. Finally to account for the possible confounding effect of crop field heterogeneity, we also estimated within each 500 meter buffer the mean crop field size and the Shannon diversity index of crop types ($Crop_SHDI = - \sum_{i=1}^{n} pi \ln pi$, where pi corresponds to the proportion of crop cover type i in the landscape), following the method implemented in Sirami et al. (2019). As a result, we obtained values for eight landscape variables for each sampled crop field.

2.3 Bird monitoring and traits

Birds were monitored over 5-minute point counts halfway along the longest margin of each crop field during the breeding period. Two visits were conducted at each site between mid-April and mid-June with at least 4 weeks between the two visits, following the protocol from the French common breeding bird census scheme (Jiguet, 2003). Flying birds were removed from the analyses because they were not interacting with the landscape. Birds landing outside the sampled crop field and its field margins were also removed to avoid detection bias potentially generated by hedgerows preventing the observer to see birds beyond trees. We used the maximum abundance per site between the two visits for each species for further analyses.
We classified each species into one of three guilds according to the primary habitat used for breeding: reedbed, grassland and forest edge birds. Species were assigned to one of three guilds based on the EUNIS habitat classification that describes species related to woodlands, wetlands, grasslands or urban areas (Appendix B). Generalist birds, i.e. not linked to one habitat in particular, or birds using urban areas for breeding were discarded from the analyses. We modulated the EUNIS data with information provided by local experts to take into account ecological particularities of the Camargue. To avoid extreme cases of zero-inflation, we only analyzed species present in more than 15 % of sampled crop fields (Marja and Herzon, 2012). Twelve species were retained for the analyses (Table 1).

Table 1. Lists of species studied within the three guilds- based on the EUNIS database combined with information provided by local experts to take into account ecological particularities of the Camargue (Appendix B).

Reedbed birds	Grassland birds	Forest edge birds
Eurasian reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*)	Crested lark (*Galerida cristata*)	European greenfinch (*Chloris chloris*)
Great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*)	Corn bunting (*Emberiza calandra*)	Carrion crow (*Corvus corone*)
	Eurasian skylark (*Alauda arvensis*)	Melodious warbler (*Hippolais polyglotta*)
		Common nightingale (*Luscinia megarhynchos*)
		Great tit (*Parus major*)
		Eurasian magpie (*Pica pica*)
		European green woodpecker (*Picus viridis*)
		Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*)
		Eurasian hoopoe (*Upupa epops*)

In order to check for the completeness of our data, we calculated the coverage of our sampling, which is defined as the proportion of the total number of individuals in an assemblage that belong to the species present in the sample (Chao and Jost, 2012). The overall coverage of our sampling was 73.5 %, which reflects no undersampling issue (Mallet et al., 2022). The sampling completeness per crop field was not correlated with any explanatory variable (Pearson coefficient < 0.24, Appendix C), which suggests that the study design was robust and not biased toward one or several landscape variables.

2.4 Data analysis

We ran one linear mixed-effect model per guild. We used species abundance as the response variable, while fixed effects were the area of the three field margin types (hedgerows, grass strips and reed strips), the area of the three semi-natural habitat types (woodlands, grasslands and wetlands), crop diversity and mean crop field size. All explanatory variables were centered and scaled. Crop type and site identity were added as random effects. We added species as fixed effect for reedbed birds (2 species) and grassland birds (3 species) and as random effects for forest edge birds (9 species) to respect the condition that a random factor

should have more than 5 levels (Kery and Schaub, 2012). We did not include variable 'year' in our final models because this variable was never significant and was not relevant to our research question. We accounted for spatial autocorrelation by using an exponential structure on crop field coordinates, and checked for the absence of autocorrelation in the residuals. We used a negative binomial error distribution (type 2: variance increases quadratically with the mean) to deal with over-dispersion of forest edge birds abundance and a Poisson distribution for reedbed and grassland birds. We ran models with a log-link and a random zero inflation to describe the probability of observing an excess of zeros not generated by explanatory variables (Zuur and Ieno, 2016).

We ran models with all combinations of effects which could be derived from this general model thanks to the dredge function in R (Barton, 2020). We ranked these models using the Akaike information criterion for small samples (AIC_c; Burnham & Anderson, 2002). Then, we averaged parameters across all models with a delta AIC_c smaller than two. We discussed the effect of variables when confidence intervals of their estimate did not overlap zero.

We used a jackknife analysis to identify which species contributed most to the effect detected (Crowley, 1992). We iteratively recalculated the estimate of the average model after removing species one by one from the data set. For each species, we calculated the percentage difference between the estimate from the average model and the jackknife models. A positive species contribution to a positive estimate means that the species abundance increases more than the other species in average when the value of the variable increases. When discussing our results, we focused on the most influential species, i.e. species for which removing them modified the estimate by at least 10 % compared to a model including all species (Princé and Zuckerberg, 2015). Statistical analyses were run using glmmTMB (Magnusson et al., 2020), entropart (Marcon and Hérault, 2015) and MuMin (Barton, 2020) in R 4.0.5 (R Core Team, 2017).

3 Results

The spatial variation in field margin area around the 86 organic crop fields was similar across the three vegetation types; hedgerows (median = 3.67 ha; range: [0; 17.47]), reed strips (median = 3.60 ha; range: [1.46; 8.72]) and grass strips (median = 3.29 ha; range: [0; 6.27]). The dominant type of semi-natural habitat was grassland (median = 7.38 ha; range: [0; 45.23]), followed by wetland (median = 1.37 ha; range: [0; 48.15]) and by woodland (median = 0.71 ha;

range: [0; 20.78]). Crop diversity was on average 0.93 ± 0.04 (median = 0.98; range: [0; 1.6]). Crop mean field size was on average 2.32 ± 0.10 ha (median = 2.27 ha; range: [1.09; 5.85]). There was no correlation among explanatory variables since all Pearson correlation coefficients were under 0.45 (Appendix C).

The abundance of reedbed birds was positively related to both reed strip margins (Table 2, Fig. 2A) and wetland area (Table 2, Fig. 2B). The abundance of the Eurasian reed warbler was more positively impacted by reed strip margins than the abundance of the great reed warbler, but less positively impacted by wetland area than the abundance of the great reed warbler.

The abundance of grassland birds decreased with hedgerow margins, increased with the area of grasslands (Table 2, Fig. 3A) and wetlands (Table 2, Fig. 3B) and decreased with the area of woodland (Table 2, Fig. 3C). The abundance of the crested lark was less positively related to grassland and wetland areas than other species. The abundance of the corn bunting was more positively related to grassland area than other species, whereas the Eurasian skylark was more positively related to wetlands than other species. The Eurasian skylark was less negatively impacted by woodland than the crested lark. The corn bunting was less negatively impacted by hedgerow than the two other species.

The abundance of forest edge birds was positively related to the area of hedgerows (Table 2, Fig. 4A) and negatively related to reed strip margins (Table 2, Fig. 4B). None of the semi-natural habitats had a significant effect on forest edge bird abundance (Table 2). The common nightingale was less positively impacted by the area of hedgerows than the great tit, the European greenfinch or the Eurasian blackcap. The common nightingale was less negatively impacted by reed strips than the European greenfinch and the melodious warbler.

The area of grass strips, crop mean field size and crop diversity were selected in models for grassland and forest edge bird species but had a non–significant effect after model averaging in all cases (Table 2).

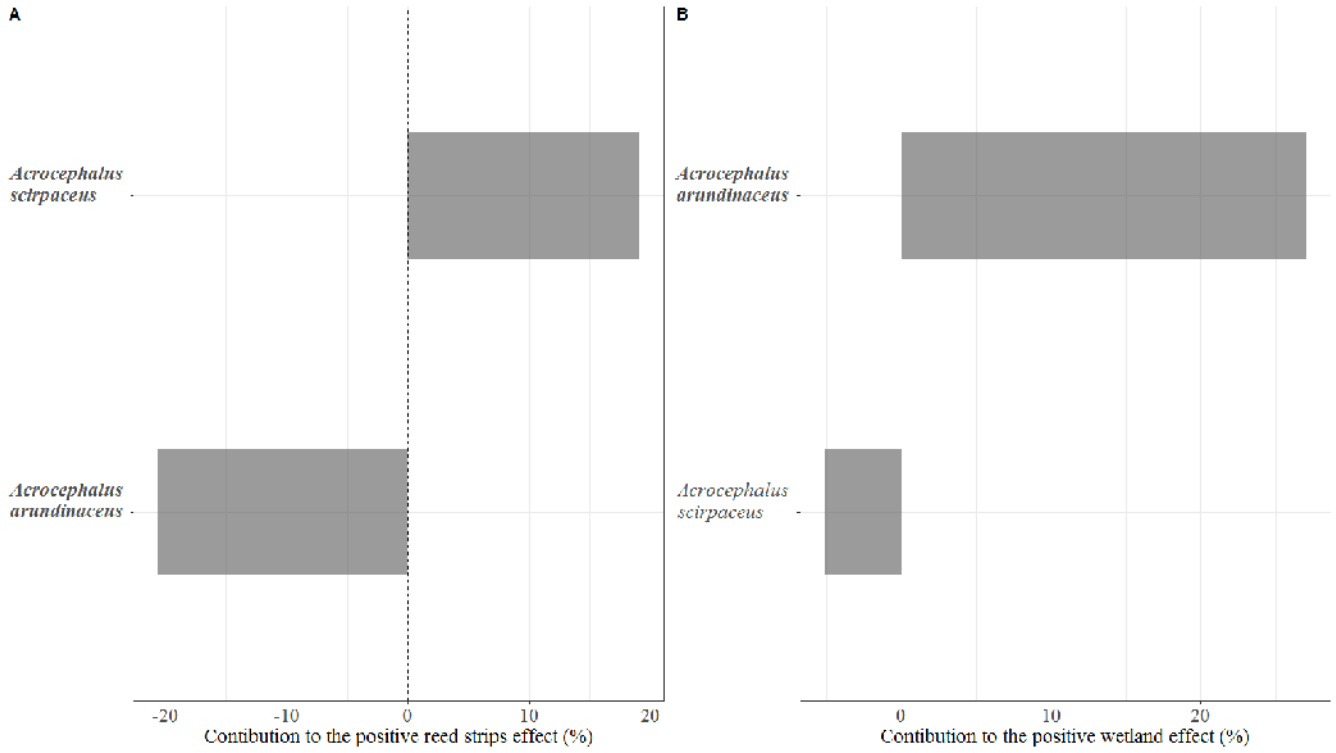


Figure 2. Contribution of reedbed species to (A) the positive effect of reed strips and (B) to the positive effect of wetlands in the average model. Positive contribution means that the species contribute to the effect. Species in bold correspond to species for which removing them modified the estimate by at least 10 % compared to a model including all species.

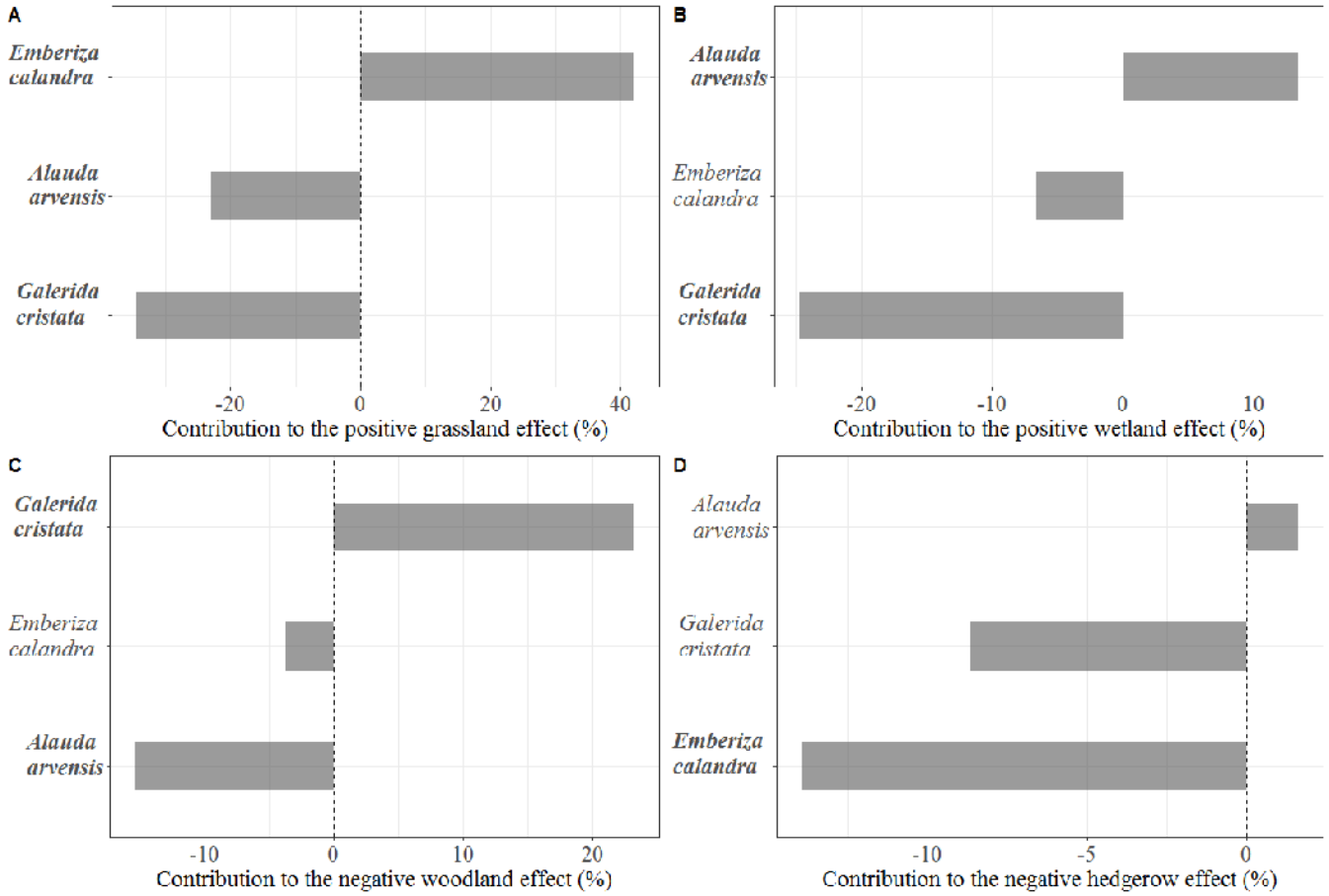


Figure 3. Contribution of grassland species to (A) the positive effect of grasslands, (B) positive effect of wetlands, (C) the negative effect of woodlands, (D) the negative effect of hedgerows for the average model. Positive contribution means that the species contribute toward the effect. Species in bold correspond to species for which removing them modified the estimate by at least 10 % compared to a model including all species.

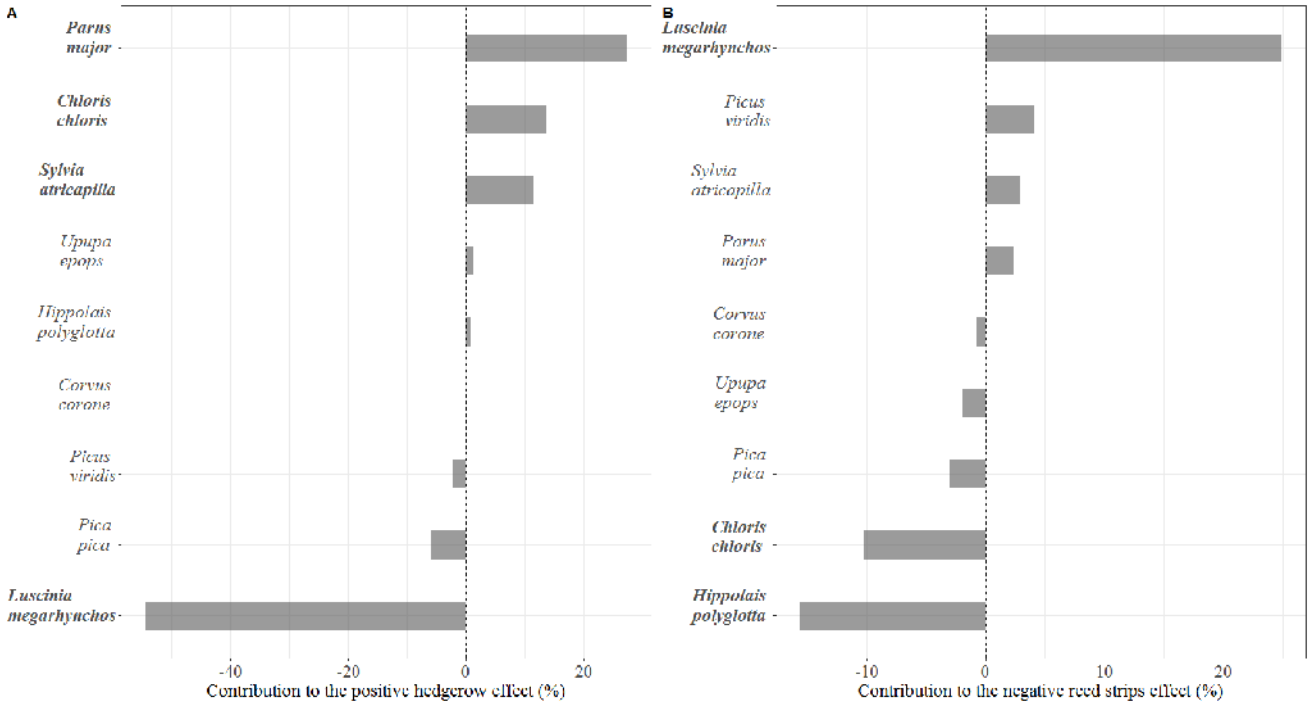


Figure 4. Contribution of forest edge species to (A) the positive effect of hedgerows and (B) the negative effect of reed strips for the average model. Positive contribution means that the species contribute toward the effect. Species in bold correspond to species for which removing them modified the estimate by at least 10 % compared to a model including all species.

*Table 2. Averaged estimates of the effects of landscape variables for the three bird guilds monitored in agricultural crop fields of the Camargue. Confidence intervals are in brackets. Values in bold indicate significant effects: *p < 0.05, **p<0.01, ***p<0.001.*

	Reedbed birds	Grassland birds	Forest edge birds
Hedgerow	-0.92 [-0.77 ;0.04]	**-0.40 [-0.74 ;-0.05]***	**0.19 [0.05 ;0.33]****
Grass strip		0.14 [-0.18 ;0.46]	
Reed strip	**0.58 [0.13 ;1.04]***	-0.29 [-0.73 ;0.14]	**-0.21 [-0.35 ;-0.06]****
Woodland area		**-1.00 [-1.85 ;-0.15]***	0.08 [-0.44 ;0.21]
Grassland area	-0.27 [-0.64 ;0.10]	**0.32 [0.03 ;0.61]***	
Wetland area	**0.79 [0.38 ;1.19]*****	**0.32 [0.05 ;0.58]***	-0.06 [-0.20 ;0.08]

Crop diversity	0.18 [-0.11 ;0.46]	
Mean crop field size	-0.23 [-0.52 ;0.06]	0.05 [-0.72 ;0.18]

4 Discussion

Our results show that reed strips and hedgerows represent substitute habitats for both reedbed and forest edge species, in line with the habitat compensation hypothesis. However, we did not find any evidence for the habitat compensation hypothesis for grassland birds, for which the abundance was not related to the area of grass strips. The abundance of reedbed (wetlands) and grassland (grasslands) species was strongly related to the area of their primary habitat, but this was not the case for forest edge species. Finally, neither crop field size nor crop diversity had a significant effect on species guild abundance.

Our study shows that reedbed birds are positively impacted by the amount of their primary habitat. They are also positively impacted by reed strips. This result confirms that reed field strips represent substitute habitat for reedbed birds in Camargue. It is however important to underline that some passerines specialists of these habitats were not contacted at all during our surveys, e.g., the moustached warbler (*Acrocephalus melanopogon*) or the bearded reedling (*Panurus biarmicus*) even though they are breeding in the Camargue. This suggests that the reed strips we studied may not be used as substitute habitat by all reedbed birds. This may be partly explained by the quality of ditches found in Camargue and the ecological preferences of species. Indeed, ditches are increasingly being lined with concrete or buried in Camargue as in other rice paddy landscape, in Japan for example (Yamada et al., 2011). Some studies have highlighted that earthen ditches host much more aquatic fauna and flora than concrete ones (Katoh et al., 2009). Lining ditches with concrete leads to important differences in their use by birds. For example, the density of intermediate egrets (*Egretta intermedia*) was twice as high in rice fields with shallow earthen ditches than in rice fields with deep concrete-lined ditches (Katayama et al., 2012). In the present study, the positive effect of reed field margins was greater for the Eurasian reed warbler than for the great reed warbler, the latest requiring wetter and larger patches of reedbeds than the Eurasian reed warbler (BirdLife International, 2022). The absence of the bearded reedling is also consistent with the fact that it requires larger areas of reedbeds and is not encountered in reed strips along artificial ditches (PM pers. obs.). Further

research is needed to confirm the value of reed strips and the role of their quality for the conservation reedbed bird species. Moreover, it would be important to compare the demographics of *Acrocephalus spp.* in this substitute habitat and in natural reed beds to ensure that reed strips are not ecological traps (Horne, 1983).

Our results support the hypothesis that hedgerows represent substitute habitat for forest edge birds (Batáry et al., 2010; Wilson et al., 2017). Indeed, we observed a positive effect of the area of hedgerows on the abundance of forest edge birds. This effect is primarily driven by the response of three species (the great tit, the European greenfinch and the Eurasian blackcap), which all require a clump of trees to breed. In contrast, the common nightingale responded less positively to the presence of hedgerows, which is consistent with the fact that it is able to breed in bushes without tree cover (BirdLife International, 2022). Surprisingly, we did not find any positive effect of woodland area on the abundance of forest edge birds, which contrasts with other studies on this specific guild (e.g. Melin et al., 2018; Sasaki et al., 2020). This lack of significant effect could be due to the use of woodland area, while woodland perimeter might be more important to forest edge birds (Wilkin et al., 2007). However, in our study these two variables were strongly correlated (Pearson $r = 0.80$). We ran the same model with woodland perimeter instead of woodland area but this did not change the outcome. Another reason for the lack of relationship between the area/perimeter of woodland and the abundance of forest edge species may be due to the quality of these habitats (Preiss et al., 1997). Our results also show that forest edge bird species are negatively impacted by the presence of reed strips.

As predicted, our results show that grassland birds are positively impacted by the area of grasslands and wetlands, which offer suitable nesting and feeding sites (With et al., 2008; Zmihorski et al., 2016). These species were also negatively impacted by the area of hedgerows and woodland. These results add support to previous studies that observed a similar negative effect of wooded habitats on different species of grassland birds (e.g. Ellison et al., 2013; Wilson et al., 2014). Woodland patches usually do not offer resources for grassland birds and could also be a source of avian and mammalian predators (Burger et al., 1994). In Camargue, grassland species can be tolerant to trees depending on their behavioral ecology. For instance, corn bunting is known to use isolated trees as singing places and is therefore more tolerant to hedgerows than Eurasian skylark and crested lark (Ellison et al., 2013). Unlike Josefsson et al. (2013), we did not find a positive effect of grass strips on grassland birds. Our study therefore does not provide evidence of the habitat compensation hypothesis for grassland birds in Camargue. This absence of significant effect could be due to the large amount of grassland in the sampled or to the fact that these strips are frequently used by farmers to move around the

crop fields, which causes disturbances that might prevent nesting (Vickery et al., 2009). Further research should explore the role of these grassy margins and their quality for the conservation of grassland species.

Our results highlight that field margins are important landscape components to improve biodiversity conservation while keeping sufficient area dedicated to food production in rice paddy landscapes. Recommendations for the management of these field margins should however consider potential antagonistic effects, e.g. the opposite effect of hedgerows on forest edge species and grassland species. Moreover, they should also consider the quality of these habitats (Horne, 1983). In Camargue, current conservation priorities concern the disappearance of wetlands and grasslands as well as the degraded conservation status of species associated with these habitats. There is however less concern for forest edge birds, which can be found in other agricultural landscapes. Our study therefore suggests that conserving and restoring reed and grass strips may constitute key levers to increase biodiversity in the Camargue agricultural landscapes. Hedgerows have positive effects on forest edge birds but negative effects on grassland birds, as well as on waterbirds (Tourenq et al., 2001a). Moreover, they can host a diversity of auxiliary species as well as taxa of high conservation importance in the Camargue and other wetlands such as bats (Mas et al., 2021). Hedgerows have also been shown to limit the presence of greater flamingos (*Phoenicopterus roseus*), considered as a pest in rice fields. The action of replanting hedgerows carried out locally by the Regional Natural Park of the Camargue must therefore be optimized in order to limit their negative impact on bird species associated with high conservation value. Land use planning studies could be a good way to propose management actions to farmers and stakeholders, maximizing both long-term agricultural benefits and biodiversity conservation.

Acknowledgements

We are grateful to all farmers and landowners who graciously permitted us to work in their fields. Thanks to Fabien Laroche for his advices on statistical analysis.

Funding

This research received the support of the French Ministry of Agriculture [2019-2021], the company “Alpina-Savoie” [2019-2021] and the Fondation de France [2021-2024].

Conflict of interest disclosure

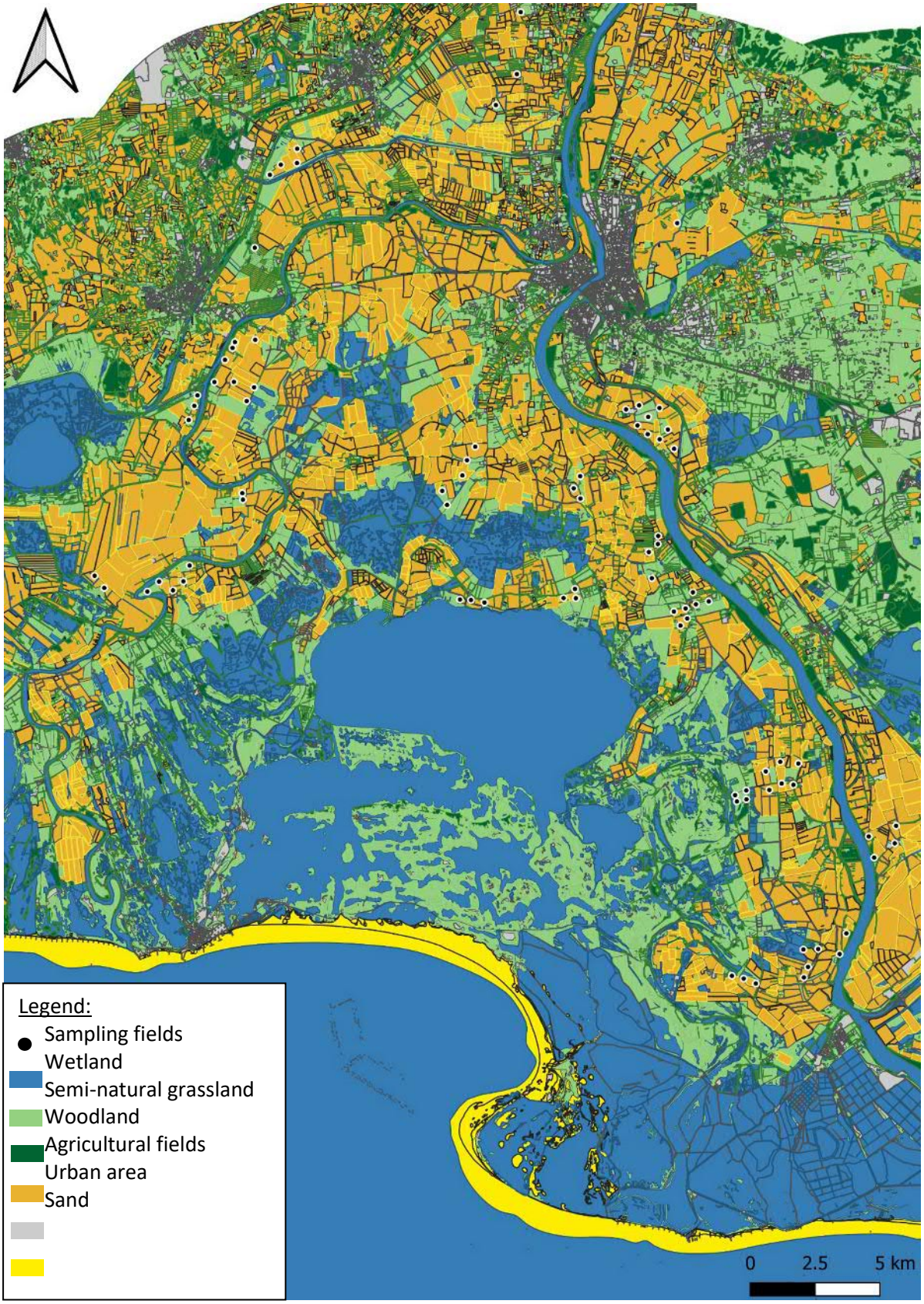
The authors declare they have no conflict of interest relating to the content of this article.

Data, script and code availability

Dataset and statistical scripts are available here: https://doi.org/10.5281/zenodo.6521956

Supplementary material

Appendix A: Habitat localization in Camargue

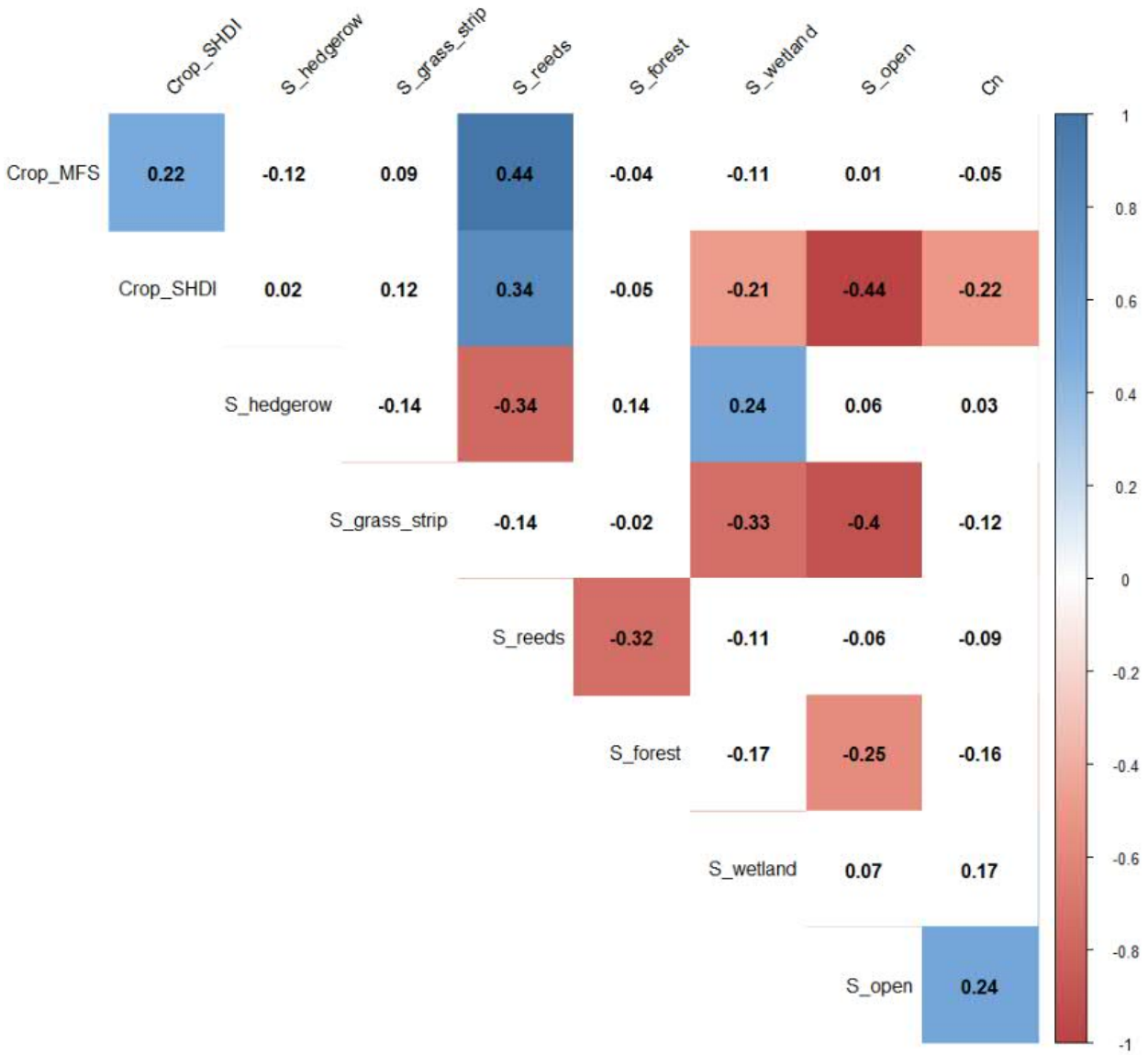


Appendix B: Eunis reproductive habitat classification and IUCN status for the species present in more than 15 % of the sampled crop fields. Categories B, C and D (costal habitats, inland surface waters and mires, bogs and fens) are related to wetland habitats used by reedbed birds. Categories E and I (grasslands and lands dominated by forbs, mosses or lichens and regularly or recently cultivated agricultural, horticultural and domestic habitats) are related to grassland habitats used by grassland birds. Categories F and G (heathland, scrub and tundra and woodland, forest and other wooded land) are related to wooded habitats used by forest edge birds. Category J (constructed, industrial and other artificial habitats) are related to urban habitat. Urban species and species in more than one habitat category were not assigned to one of our three guilds. See the Eunis habitat classification (Davies et al., 2004) for details of the different habitat types and sub-categories X (habitat complexes). Common pheasant (*Phasianus colchicus*) was not included in the analysis due to the large number of breeding birds released all year round for hunting. Their presence could therefore be biased by the release site.

Species	Eunis habitat code	Experts opinion	Bird guild
Acrocephalus arundinaceus	C2-3, X01-03	Agreed	Reedbed
Acrocephalus scirpaceus	C1-3, D5	Agreed	Reedbed
Alauda arvensis	E2-3, I1.1	Agreed	Grassland
Cettia cetti	F9, G1.1-1.3	Species locally link to woodland and wetland	Generalist
Chloris chloris	G1-2-3-4-5, FA, X10-11-23-24-25	Agreed	Forest edge
Cisticola juncidis	C3, E1-2-3	Agreed	Generalist
Columba palumbus	FA, G, X10-11	Agreed	Generalist
Corvus corone	G1-2-3-4-5, X10-11	Agreed	Forest edge
Cuculus canorus	F3, G1-2-3-4-5, X	Could parasite *accrocephalus ssp*. nest, thus species also link to wetland	Generalist
Emberiza calandra	B1, E2-3-6-7, F4, I1	Only linked to grassland in the Camargue	Grassland
Galerida cristata	B1, C2, F6, FB.4, I1.3-1.5, J1	Only linked to grassland in the Camargue	Grassland

Hippolais polyglotta	FA, G5.6-5.7-5.8-1.C, I1.5, J3.3-6	No artificial habitat in the study area thus strictly link to woodland	Forest edge
Luscinia megarhynchos	F5-6, FA, G1-2-5, I2, X11	Agreed	Forest edge
Motacilla flava	C3, E2-3, X02-03	Agreed	Generalist
Parus major	FA, G1-2-3-4-5, X10-11-22-23-24	Agreed	Forest edge
Passer domesticus	J1-2	Agreed	Urban
Phasianus colchicus	-	-	-
Pica pica	FA, FB, G, X10-11	Agreed	Forest edge
Picus viridis	FA, G1-2.1-5, X10	Agreed	Forest edge
Streptopelia decaocto	F5-6, FA, G1-5, J1-2, X11	Agreed	Generalist
Sturnus vulgaris	G1-2-4, J1, X10-11	Agreed	Generalist
Sylvia atricapilla	F, G, I, X06-10-11-20-22-23-24-25	Only linked to woodland in the Camargue	Forest edge
Upupa epops	FB.4, G1.D-2-2.9-3-5.8, J2, X10-11	Agreed	Forest edge

Appendix C: Correlation table between landscape explanatory variables and sampling completeness (Cn).



Chapitre 3 : Effets des bordures de parcelles et des couverts d'interculture sur les oiseaux hivernants

Après avoir étudié l'effet des pratiques agricoles et des bordures de parcelle au cours de la période de reproduction, je m'intéresse dans ce chapitre à l'effet de ces variables sur les oiseaux hivernants de Camargue.

L'intensification agricole a des effets délétères sur les populations d'oiseaux hivernants (Geiger et al., 2010; Katayama et al., 2015). En effet, un grand nombre d'espèces d'oiseaux utilisent les parcelles agricoles comme habitat principal pour se nourrir pendant l'hiver, consommant les graines de céréales et d'adventices ou les invertébrés du sol (Morales et al., 2015). La disponibilité en ressource alimentaire en hiver influence la dynamique des populations de passereaux au cours de la période de reproduction suivante (Gillings et al., 2005; Siriwardena et al., 2008).

Sur un échantillon de 86 parcelles en agriculture biologique réparties le long d'un gradient de surface de milieux semi-naturels et de haies, T. Blanchon et moi avons réalisé un échantillonnage des oiseaux hivernants entre mi-novembre et janvier 2021 et 2022. J'ai cherché à savoir si le couvert d'interculture et la superficie des différentes bordures adjacentes (bandes enherbées, haies et linéaire de roseaux) avaient un effet sur l'abondance et la richesse des espèces de passereaux hivernants insectivores et granivores. J'ai également pris en compte l'effet potentiel de l'hétérogénéité du paysage autour de chaque parcelle agricole (surface de milieux semi-naturels, surface de bordure de parcelle, diversité des cultures et taille moyenne des parcelles agricoles).

Les résultats suggèrent que les chaumes de riz constituent une ressource alimentaire importante pour les passereaux granivores, et que l'attractivité de ce type d'interculture varie en fonction du type de bordure adjacente pour les passereaux insectivores. Pour les insectivores, les bandes enherbées ont un effet positif sur la richesse spécifique et les haies sur l'abondance autour des parcelles en chaumes. Les linéaires de roseaux ont un effet positif sur l'abondance et les haies sur la richesse spécifique des oiseaux insectivores, indépendamment du couvert d'interculture. L'abondance et la richesse spécifique des passereaux granivores sont positivement corrélées à la présence de chaume et à la diversité des couverts d'intercultures.

Ces résultats soulignent l'importance des chaumes de céréales pour la conservation des passereaux hivernants et que leur attractivité peut être améliorée par la présence de haies et de bandes enherbées. Basé sur ces travaux, de nouvelles MAEC pourraient accorder des subventions aux agriculteurs qui conservent le plus tard possible les chaumes de céréales dans les parcelles agricoles entourés d'une surface suffisante de haies, de bandes enherbées ou de linéaires de roseaux. Cette subvention les aiderait à surmonter le risque financier lié au report des opérations de travail du sol, car il peut être plus difficile de réaliser ces opérations au début du printemps si le temps est humide, tout en les incitant à préserver une diversité de bordures de parcelles.

Article :

Mallet P., Galewski T., Sirami C., Mesléard F., Blanchon T., Béchet A., 2023, Stubble fields and a diversity of field margins are necessary for the conservation of wintering farmland passerines, *work in progress*

Stubble fields and a diversity of field margins are necessary for the conservation of wintering farmland passerines

Mallet Pierre [1,2,3,4], Galewski Thomas [2], Sirami Clélia [4], Mesléard François [2,3], Blanchon Thomas [2], Béchet Arnaud [2]

1. ENGREF AgroParisTech, 75000, Paris, France

2. Tour du Valat Research Institute, Le Sambuc, 13200, Arles, France

3. Mediterranean Institute of marine and terrestrial Biodiversity and Ecology, Avignon Université, UMR CNRS IRD Aix Marseille Université, IUT Site Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon Cedex 09, France

4. UMR Dynafor, INRAE, Toulouse University, 31326 Castanet Tolosan, France

Correspondence author :

Name: Pierre Mallet

Adresse: Institut de recherche de la Tour du Valat. Le Sambuc, 13200 Arles, France

E-mail: mallet@tourduvalat.org

Abstract

Agricultural intensification is a key driver of the decline of breeding bird populations. However, the effect of agricultural intensification on wintering birds has received less attention. We monitored wintering bird species in 86 organic crop fields in rice paddy landscapes of Camargue (southern France), a wetland of international importance for wintering birds. We investigated whether the type of winter crop cover and the area of three types of field margins (grass strips, hedgerows and reed strips) within a 10 m buffer around each studied crop field had an effect on the abundance and species richness of insectivorous and granivorous wintering passerines. We also took into account the potential effect of landscape heterogeneity around each crop field (area of semi-natural cover, field margin area, crop diversity and crop mean field size). Our study suggest that stubble fields provide important food resource for granivorous passerines, and that the attractiveness of this crop cover type varies depending on the field margin type for insectivorous passerines. For insectivorous passerines, hedgerows have a positive effect on abundance and grass strips on species richness around stubble fields. Reed strips have a positive effect on abundance and hedgerows on species richness of insectivorous birds, regardless of crop cover. Abundance and species richness of granivorous species are positively related to the presence of stubble and crop diversity. Our study highlights the importance of stubble fields for wintering birds and the importance to promote a diversity of field margins types for the conservation of wintering passerines.

Keywords: bird conservation, biodiversity, granivorous passerines, insectivorous passerines, landscape heterogeneity, wetland, winter crop cover, wintering bird

1 Introduction

Agricultural intensification has led to a worldwide decline of farmland bird populations (PECBMS, 2022). The effects of agricultural intensification on farmland birds have been extensively studied during the breeding season, with a proven impact on the vitality of the species and the availability of breeding sites and food resources (Moreau et al., 2022; Newton, 2017b). However, the agricultural intensification also impact wintering on birds (Geiger et al., 2010; Katayama et al., 2015).

A wide range of bird species use crop fields as their main feeding habitat during winter, consuming leftover grain, weed seeds or ground invertebrates (Morales et al., 2015). For example, wintering duck feed in rice stubble fields, where they consume the average 490 kg/ha of seeds remaining after harvest (Eadie et al., 2008; Pernollet et al., 2016). In Canada, the conversion of natural marshes into corn fields partly explains the explosion of greater snow goose (*Anser caerulescens*) populations observed since 1970, because corn fields provide more food source to this species during winter (Gauthier et al., 2005).

Winter resource availability is one of the main drivers of the passerine breeding population (Gillings et al., 2005; Siriwardena et al., 2008). However, contrary to species like greater snow goose, the wintering populations of passerine using crop fields have decreased (Lehikoinen et al., 2016). Insectivorous and granivorous are the main guilds of passerine using winter crop field and they suffer from an average decline in abundance of 39 % for granivorous and 4 % for insectivorous (Robinson and Sutherland, 2002). Stubble fields support a large number of wintering granivorous species that feed on cereal grains and weed seeds leftovers from harvest (Butler et al., 2005; Robinson and Sutherland, 1997). However, food availability in stubble fields is negatively related to herbicides use during the growing season and improved harvest tools that spill fewer seeds (Stoate et al., 2009). In addition, the area of stubble available for birds in winter is decreasing due to the shift from spring-sown to autumn-sown cereals, which offers higher yields (Beres et al., 2010; Cuesta-Marcos et al., 2015) but is associated with earlier stubble ploughing (Newton, 2004). If some insectivorous species can use stubble fields they generally prefer grasslands and set-aside fields where they find more invertebrates (Moreira et al., 2005; Perkins et al., 2000). Hence, these species have been directly affected by the overall decrease in grassland and set-aside field areas in Europe (Traba and Morales, 2019). They have also suffered from mechanical weed control during the growing season and the use of herbicides and insecticides that reduce invertebrate biomass during winter (Goded et al., 2018; Newton, 2004).

Some studies found inconsistent effect of the maintain of stubble fields on the bird abundance and species richness (e.g. Bradbury et al., 2004; Redhead et al., 2018; Siriwardena et al., 2007; Suárez et al., 2004). One hypothesis to explain these inconsistent results is that there may be interaction between crop type and some landscape variables that were not accounted for in these previous studies (Geiger et al., 2010).

Landscape heterogeneity has a major effect on the composition of the bird community wintering in farmland (Morales et al., 2015). An increase in the compositional heterogeneity of an agricultural landscape by increasing semi-natural areas or crop diversity may provide resources to different bird guilds and increase the species richness (Morales et al., 2015). The size of crop field size (configurational heterogeneity) could also impact the wintering bird abundance but with contrasting effect regarding the guild and location (Concepción and Díaz, 2019). Despite their relative small proportion in the landscape, field margins represent important habitat for wintering birds (Wuczyński and Wuczyński, 2019). The characteristics and management of field margins, such as the width of grass strips (Blank et al., 2011) or hedgerow cutting practices (Staley et al., 2012), influence their carrying capacities. Field margins are used as an additional food resources area because they are usually not sprayed with synthetic inputs and less disturbed habitat, resulting in high seed densities (Vickery et al., 2002). Field margins can also be used as shelter against predators, with hedgerows or reed strips being more efficient for this purpose than grass strips (Haviland et al., 2016). Interactions between the effect of landscape heterogeneity and crop type have been studied during the breeding season, but to our knowledge, Heath et al. (2017) is the only study that addresses these interactions during the winter season. This study took place in cereal fields and orchards and only investigated the effect of woody edge type.

In this paper, we evaluated the effect of landscape heterogeneity and winter crop type on both granivorous and insectivorous wintering passerines in the Camargue (Rhone delta, France). This region hosts 104 species of wintering passerines, including a significant proportion of the national wintering population of the insectivorous meadow pipit (*Anthus pratensis* ; Fraixedas et al., 2019; Issa and Muller, 2015) and large wintering groups of granivorous passerines including chaffinch (*Fringilla coelebs*) or reed bunting (*Emberiza schoeniclus*) from populations breeding in Central and Northern Europe (Blondel and Isenmann, 1981). We conducted bird surveys in 86 organic crop fields during winter. We hypothesized that both landscape variables and the type of crop in the sampled fields have an effect on the abundance and species richness of insectivorous and granivorous wintering birds. We predicted that (i) stubble is the most interesting winter crop for granivorous due to the

expected higher availability of seeds, while grassy fields are more attractive for insectivorous due to the expected higher availability of insects; (ii) field margins that provide refuge areas such as hedgerows and reed strips are more attractive than grass strips for both guilds; (iii) hedgerows and reed strips are more favorable to passerines if these structures are located around food-rich crop fields.

2 Material and methods

2.1 Study area and sampled field selection

Our study was conducted in the Camargue Regional Natural Park, located in the Rhone delta (Southern France). This area is composed by 56 000 ha of semi-natural area and 37 300 ha of farmland area (PNRC, 2016). Rice is the main crop accounting for 49 % of the total agricultural area (PNRC, 2016). This crop is seeded in May and flooded from May-June to September, two weeks before the harvest. In order to retain water into crop fields, field margins of rice paddy landscapes are often wide (> 3 m) and reed strips, hedgerows or grass strips often co-occur within the same field margin. Winter wheat is the other dominant cereal, occupies 19 % of the total agricultural area and is sown from October to January.

We conducted bird surveys in organic crop fields to limit potential biases related to variations in the intensity of agricultural practices (Fig. 1). The classic organic crop rotation in Camargue is rice, wheat and alfalfa (Mouret, 2018a). Spring-sown crops such as sunflower and vegetables are also included in the rotation. To select sampled crop fields, we built a land cover map of our study area using 2019 data from the BD TOPO®, the OSO Land Cover Map and the Camargue Regional Natural Park. We used the moving window method to calculate the area of semi-natural cover types and the length of hedgerows (the only field margin layer available on the different land use maps) within a 500 meters square, with a step size of 100 meters. We then used the method developed by Pasher et al., (2013) to select a combination of 86 crop fields that maximize the gradients of semi-natural cover and hedgerow length, while minimizing the correlation between them.

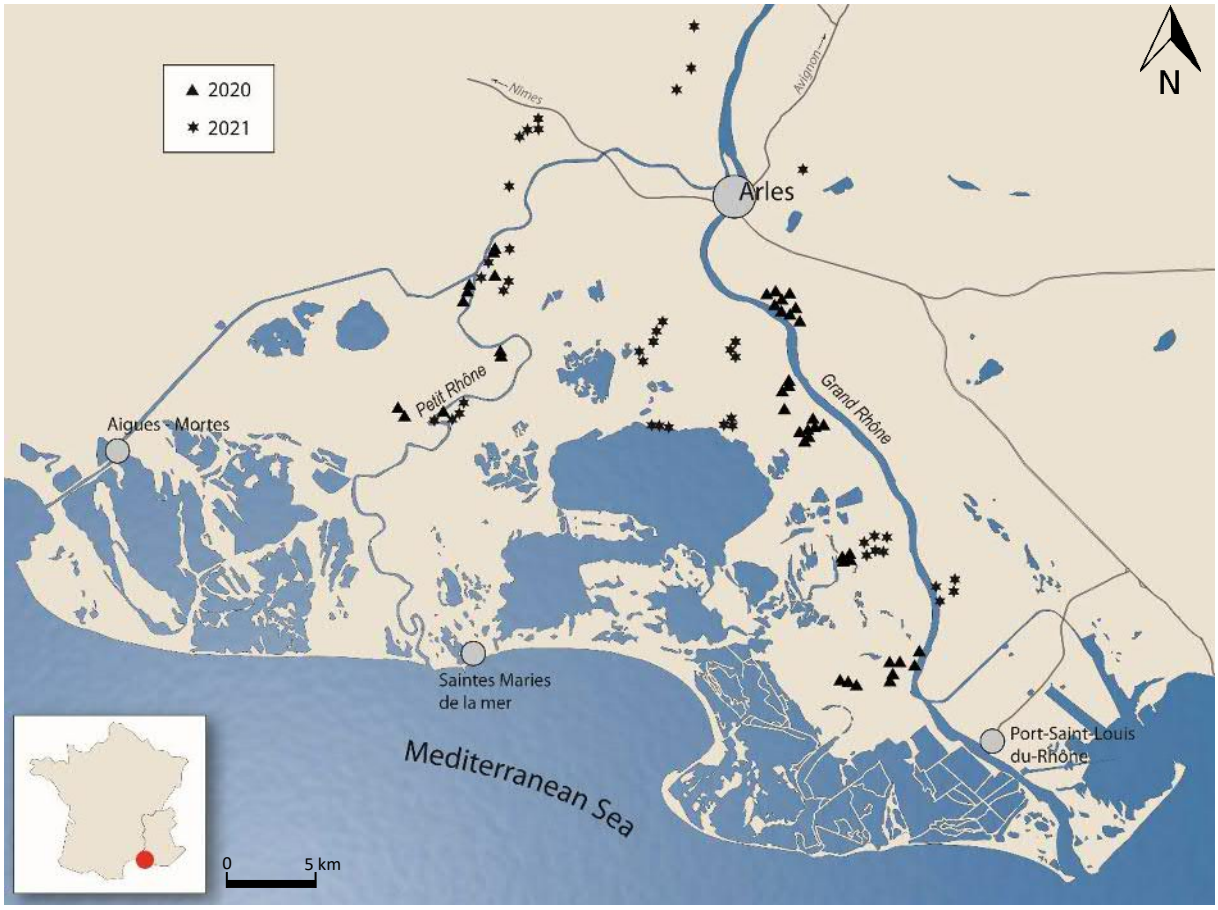


Figure 2: *Location of the eighty-six fields selected for winter bird survey in the Camargue, Rhône delta. Triangles represent crop fields monitored in the 2020-21 winter and stars crop fields monitored in the 2021-22 winter.*

2.2 Landscape description

Following recommendations from Morales et al. (2015), we calculated landscape variables within a 500 m radius buffer centered on each sampled crop field. We conducted ground-truthing surveys in June 2020 and June 2021 to map all semi-natural cover types and field margins. The description of winter cover crops was based on field observations during bird surveys (n = 172), i.e. once between mid-November and mid-December and once in January (see following section). This two-step description is necessary since winter cover crops can change during this time of the year (stubbles are ploughed, winter crops are sowed…). Winter cover crops were classified into four categories 1) rice stubble (n = 29); 2) bare ground when the crop field was ploughed (n = 51); 3) winter wheat for crop fields with freshly sown, sparse winter cereals 5-10 cm high (n = 34); and 4) grassy for alfalfa and crop fields with spontaneous vegetation between 5 and 20 cm height (n = 58). A fifth category was used only for crop fields within the landscape: 5) woody crops, consisting of vineyards and orchards. Following Heath

et al. (2017), we studied the effect of the direct field margin. Thus, we calculated field margin area 10 m around sampled crop fields. The description of the three types of fields margins (hedgerows, grass strips and reed strips; Table 2) was also based on field observations during bird surveys, once in December and once in January. At the landscape scale, all field margins type were pooled to control their potential effect.

2.3 Winter bird surveys

Birds were counted during 10-minute walking transects along the edges of each sampled crop field. Wintering passerines were mainly detected by calls or flight when flushed by the observer. The area covered during the surveys was therefore similar across all fields and we did not find any correlation between bird abundance or species richness and crop field size (Pearson coefficient < 0.19). Two visits were conducted in each sampled crop field between mid-November and January with at least 2 weeks between the two visits, following the protocol from the French common wintering bird census scheme (Jiguet, 2014). The same professional ornithologist (T. Blanchon) conducted all surveys. Birds flying high over the area were excluded from further analyses because they were not interacting directly with the landscape around the crop field. Observations of birds outside the crop field or beyond the field margin were also discarded to avoid detection bias potentially generated by hedgerows preventing the observer from seeing birds beyond trees.

We classified each passerines species as insectivorous or granivorous according to their primary winter diet (Table 1). Species were assigned to one of two guilds based on the expert knowledge of one professional ornithologist (T. Galewski).

Table 1: Lists of wintering species studied within the two guilds based on expert knowledge.

Insectivorous wintering passerines	Granivorous wintering passerines
Long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*)	Eurasian skylark (*Alauda arvensis*)
Meadow pipit (*Anthus pratensis*)	European goldfinch (*Carduelis carduelis*)
Cetti's warbler (*Cettia cetti*)	European greenfinch (*Chloris chloris*)
Zitting cisticola (*Cisticola juncidis*)	Western jackdaw (*Corvus monedula*)
Sardinian warbler	Blue tit (*Cyanistes caeruleus*)

(*Curruca melanocephala*)

European robin (*Erithacus rubecula*)

Bluethroat (*Luscinia svecica*)

White wagtail (*Motacilla alba*)

Grey wagtail (*Motacilla cinerea*)

Black redstart (*Phoenicurus ochruros*)

Common chiffchaff (*Phylloscopus collybita*)

Eurasian magpie (*Pica pica*)

Common firecrest (*Regulus ignicapilla*)

Goldcrest (*Regulus regulus*)

European stonechat (*Saxicola rubicola*)

Common starling (*Sturnus vulgaris*)

Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*)

Eurasian wren (*Troglodytes troglodytes*)

Common blackbird (*Turdus merula*)

Song thrush (*Turdus philomelos*)

Fieldfare (*Turdus pilaris*)

Corn bunting (*Emberiza calandra*)

Cirl bunting (*Emberiza cirlus*)

Yellowhammer (*Emberiza citrinella*)

Reed bunting (*Emberiza schoeniclus*)

Chaffinch (*Fringilla coelebs*)

Brambling (*Fringilla montifringilla*)

Crested lark (*Galerida cristata*)

Great tit (*Parus major*)

House sparrow (*Passer domesticus*)

Tree sparrow (*Passer montanus*)

Dunnock (*Prunella modularis*)

European serin (*Serinus serinus*)

2.4 Data analysis

We ran a linear mixed-effect model for each of our two response variables: abundance and species richness for each of the two passerine guilds. We considered each bird survey as a replicate, so we have 86*2 i.e. 172 points. We used crop cover type, the area of field margins and landscape variables as fixed effects (Table 2). We used survey date and field ID as random

effects, to account for temporal and spatial variability. We included interactive effects between the type of crop cover and the area of each type of field margin. All explanatory variables were centered and scaled and there was no correlation among explanatory variables (Pearson correlation coefficients < 0.51, Appendix A). We accounted for spatial autocorrelation by using an exponential structure on crop field coordinates (Kristensen and McGillycuddy, 2022), and checked for the absence of autocorrelation in the residuals. We used a negative binomial error distribution (type 2: variance increases quadratically with the mean) to deal with the overdispersion of abundances and a Poisson distribution for species richness.

We ran models with all combinations of effects which could be derived from this general model using the dredge function in R (Barton, 2020). We ranked these models using the Akaike's information criterion for small samples (AIC_c; Burnham & Anderson, 2002). Then, we averaged parameters of all models with an AIC_c delta smaller than two. We discussed the effect of variables when confidence intervals of their estimate did not overlap zero. To test whether differences between pairs of crop cover types were significant, we used Tukey post-hoc tests (Redhead et al., 2018). Statistical analyses were run using glmmTMB (Magnusson et al., 2020), entropart (Marcon and Hérault, 2015), MuMin (Barton, 2020) and emmeans (Lenth et al., 2022) in R 4.0.5 (R Core Team, 2017).

Table 2: Description of the explanatory variables used for the linear mixed-effect modeling.

Variable	Description	Scale	Mean ± SE
Crop type	Factor with four levels to describe the type of winter crop cover	Crop field	-
Hedgerow area	Area covered by tree lines and bushy areas	10 m	0.15 ± 0.01 (ha)
Reed strip area	Area covered by reeds growing in and along irrigation or drainage earthen ditches	10 m	0.23 ± 0.02 (ha)
Grass strip area	Area covered by grassy field margins including grassy tracks or dirt roads used for the moving of agricultural machinery	10 m	0.18 ± 0.01 (ha)
Semi-natural area	Area of all types of semi-natural cover types (grassland, woodland, wetland)	500 m	29.63 ± 1.61 (ha)
Field margin area	Area of all types of field margins (hedgerow, reed strip, grass strip)	500 m	11.53 ± 0.30 (ha)
Crop mean field size	Mean size of all crop fields in the landscape	500 m	2.32 ± 0.10 (ha)
Crop diversity	Shannon diversity index: $-\sum_{i=1}^{n} pi \ln pi$, where pi is the proportion of crop cover type i in the landscape	500 m	0.97 ± 0.02

3 Results

There was no effect of the crop cover on the insectivorous guild (Table 3). Insectivorous abundance was positively related to the area of hedgerows in stubble fields (Fig. 2.A, Table 3), and to the area of reed strips in all types of winter crop cover (Fig. 3.A, Table 3). Insectivorous species richness was positively related to the area of grass strips in stubble fields (Fig. 2.B, Table 3), and to the area of hedgerows in all types of winter crop cover (Fig. 3.B, Table 3).

Granivorous abundance and species richness were positively related to the presence of stubble compared to grassy and winter wheat cover (Fig. 5.A and B). The positive effect of stubble was no significant compare to bare cover (Fig. 5.A and B). Granivorous abundance and species richness were positively related to crop diversity (Fig. 4.A and B, Table 3).

Table 3: Estimates ± SE of the effect of variables retained after model selection and averaging, for abundance (Ab) and species richness (SR) of each guild. Coefficients in bold are significant and stars indicate the level of significance ($P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$). Winter crop cover effect is retained on each model and is significant for granivorous abundance and species richness (Fig. 5).*

		Insectivorous Ab	Insectivorous SR	Granivorous Ab	Granivorous SR
Crop cover type * Field margin type	Hedgerow around Stubble	**0.69 ± 0.29***			
	Grass strip around Stubble		**0.53 ± 0.14*****		
Field margin type	Hedgerow	**0.37 ± 0.15***	**0.20 ± 0.05*****		
	Grass strip	0.15 ± 0.11	-0.15 ± 0.09	0.07 ± 0.15	
	Reed strip	**0.33 ± 0.12****	0.07 ± 0.06		
Landscape (500 m)	Semi-natural area		0.06 ± 0.06		0.05 ± 0.07
	Field margin area	-0.17 ± 0.10	-0.09 ±0.06	-0.04 ± 0.15	-0.04 ± 0.06
	Crop mean field size	0.11 ± 010	-0.07 ± 0.06		0.10 ±0.05
	Crop diversity	-0.11 ± 0.10	-0.08 ± 0.05	**0.35 ± 0.13****	**0.22 ± 0.06*****

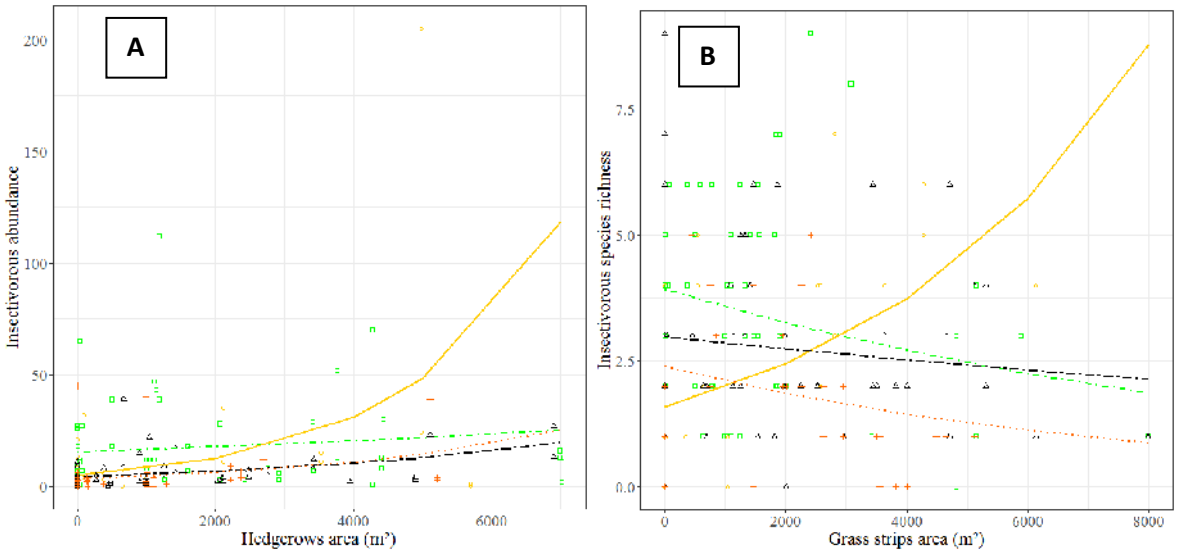


*Figure 2: (**A**) Effect of the area of hedgerows on insectivorous bird abundance and (**B**) Effect of the area of grass trips on the species richness of insectivorous wintering passerines. Solid yellow line corresponds to the model prediction for stubble cover and yellow circles correspond to the associated observed data. Dashed dotted green line corresponds to the model prediction for grassy cover and green square are the associated observed data. Two dashed black line corresponds to the model prediction for bare ground cover and black triangles are the associated observed data. Dotted red line corresponds to the model prediction for Winter wheat cover and red crosses are the associated observed data.*

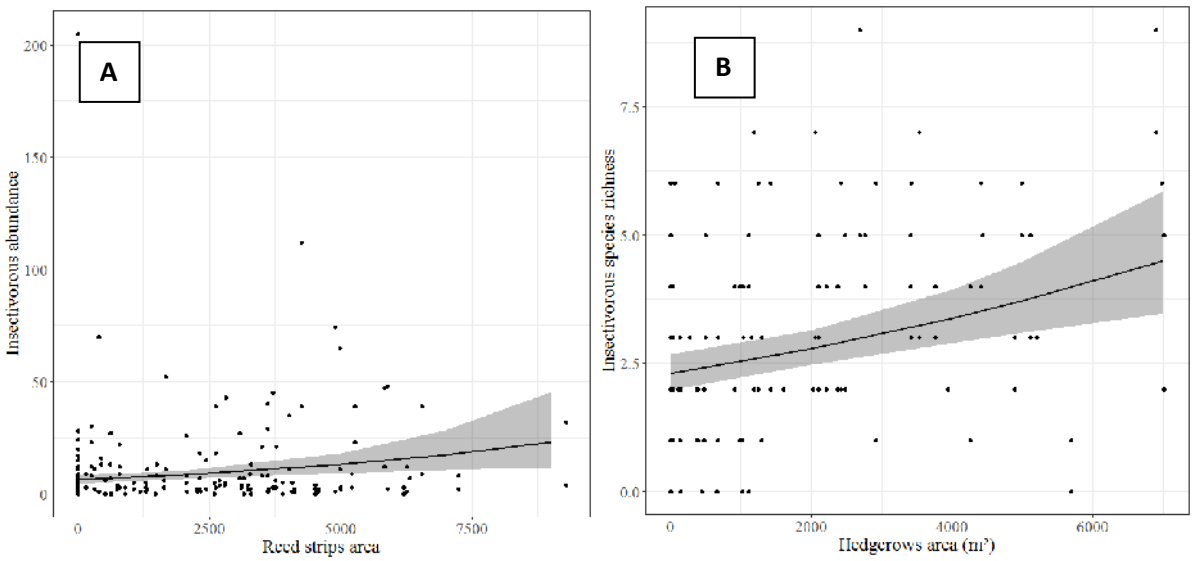


*Figure 3: (**A**) Effect of the area of reed strips on abundance and (**B**) effect of the area of hedgerows on species richness of insectivorous wintering passerines. Grey zones delimit the confidence intervals at 95% and points correspond to observed data.*

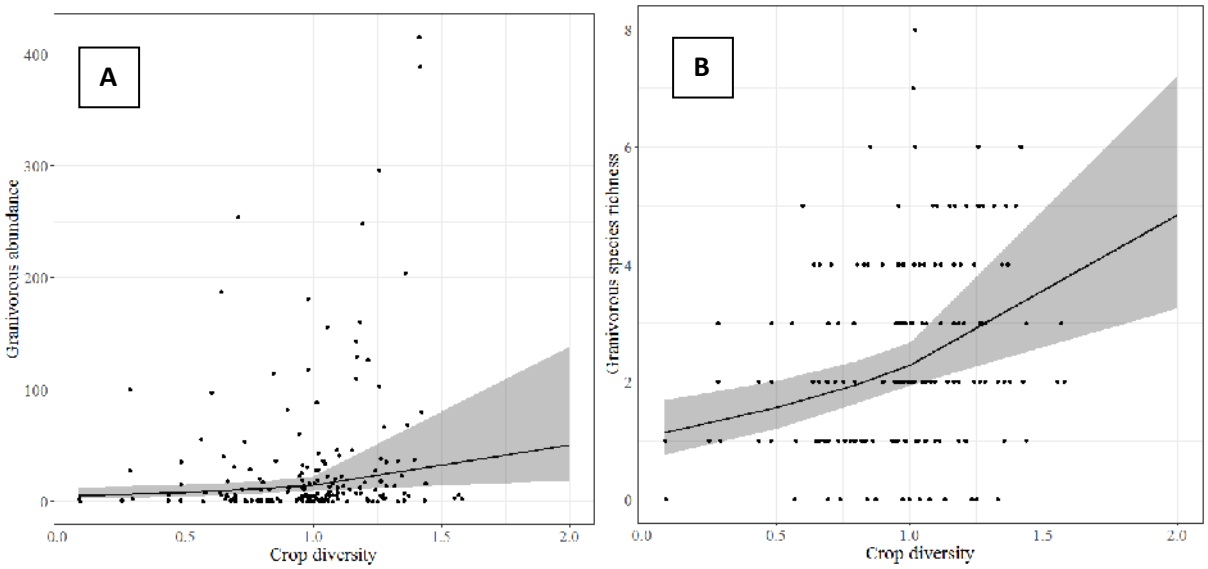


*Figure 4: Effect of crop diversity on (**A**) abundance and (**B**) species richness of granivorous wintering passerines. Grey zones delimit the confidence intervals at 95% and points correspond to observed data.*

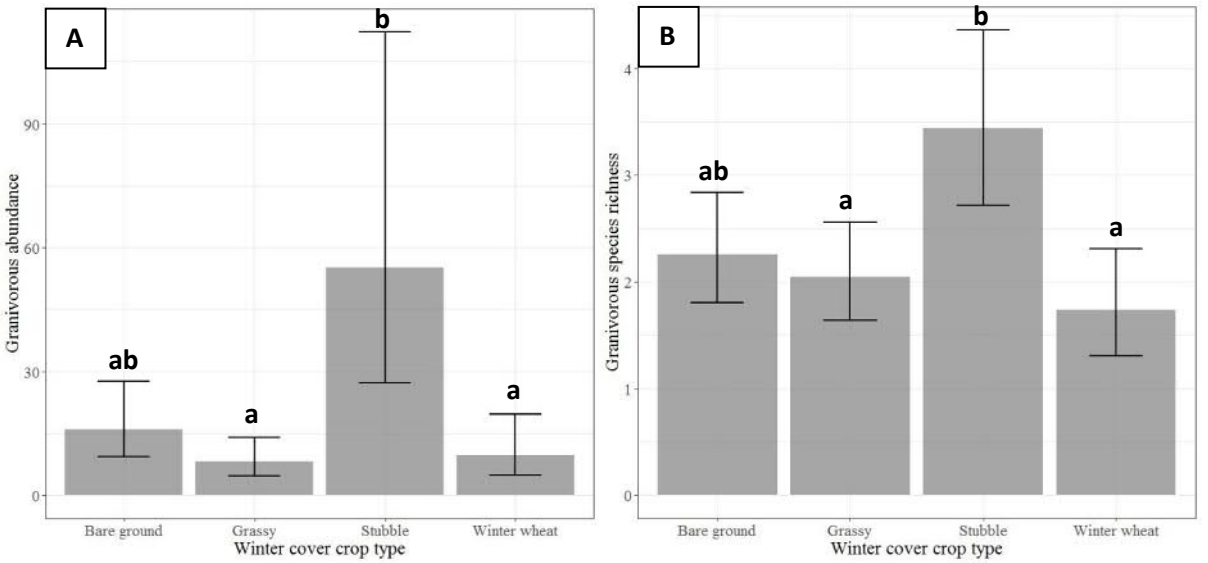


*Figure 5: (**A**) abundance and (**B**) species richness of granivorous wintering passerines for different types of winter crop cover. Vertical bars delimit the confidence intervals at 95%. Letters (a,b) distinguish abundance and species richness means that are significantly different according to a post-hoc Tukey's test.*

4 Discussion

Our results show that stubble fields provide an important food resource for wintering passerines but that, for insectivorous species, their attractiveness varies depending on field margin types. Furthermore, we show that a diversity of field margin types is necessary to

increase the species richness of insectivorous wintering passerines. Our study highlights that granivorous passerines are highly dependent on cultivated fields and are not influenced by semi-natural area or field margins.

4.1 Insectivorous wintering passerines

The species richness of insectivorous wintering passerines was positively related to the presence of grass strips around stubble fields. Grass strips are known to be a feeding place for insectivorous species (Vickery et al., 2002). Stubble fields are known to be a seed source for granivorous species, but this crop cover could also supports invertebrate species (Butler et al., 2005; Whittingham et al., 2006). Alternatively, even if some insectivorous species feed primarily on invertebrates, some, such as the common magpie, may also eat significant amount of cereal grains available in stubble (Perkins et al., 2000). The positive effect of grass strip around stubble fields highlights the favorable complementation of these two habitats for insectivorous species.

Consistent with our hypothesis, we found that the area of field margins with dense vegetation, reed strips and hedgerows, had a positive effect on insectivorous abundance. The role of hedgerows on the abundance of insectivorous wintering passerines may however vary depending on the context. Indeed, a study conducted in Spanish vineyards found a negative effect of hedgerows on this guild (Rollan et al., 2019) while a positive effect of hedgerows was observed in Switzerland orchard landscapes (Rime et al., 2020). The present study, as well as the two previous ones (Rime et al., 2020; Rollan et al., 2019), included different proportions of species associated with open areas (e.g. meadow pipit) and species associated with forest edges (e.g. European blackcap) within the insectivorous guild. The prevalence of open areas birds or forest edge birds in the sampling may therefore explain differences observed among these three studies. Indeed, hedgerows have contrasting effects on these guilds during the breeding season (Mallet et al., Chapter 2) and may also have similarly contrasting effects during winter. Further analyses should take into account these variations among species and thus improve our understanding of the role of hedgerows for the distribution of insectivorous species during winter. Insectivorous passerines abundance was also positively correlated with the area of reed strips surrounding the sampled field, regardless of the type of crop cover. The dense structure of reed strips could be used as shelter by this guild. Reed strips could also be a potential sources of supplementary food as they host many invertebrates (spiders, ground beetles, and long-

legged flies) at least during the breeding season (Decleer et al., 2015; Martin H Schmidt et al., 2005).

Hedgerows had a positive effect on insectivorous species richness regardless of crop cover. This results is in line with other studies conducted in different agricultural contexts, e.g. annual crops in central Chile during the austral winter (Muñoz-Sáez et al., 2017) and in orchards in Switzerland (Rime et al., 2020). During winter, hedgerows offer shelter against predators but also food resources such as insects using hedgerows for overwintering (Gallé et al., 2018; Maudsley et al., 2002). Some species considered here as insectivorous may also feed on fruits during winter, e.g. the common blackbird or the Eurasian blackcap (Aymí et al., 2020; Collar and Christie, 2020). The presence of fruit trees such as blackthorn (*Prunus spinosa*) in hedgerows of the Camargue region could therefore contribute to this positive effect.

Contrary to Morales et al. (2015), we observed no effect of landscape variables (i.e. semi-natural areas, field margins or crop diversity) within a 500 m buffer around the sampled crop field.

4.2 Granivorous wintering passerines

Our results partially support our prediction about the positive effect of stubble on granivorous bird species. Indeed, stubble fields were associated with significantly higher abundance and species richness compared to winter wheat and grassy cover, but not compared to bare ground. This result is consistent with previous studies that observed a similar positive effect of stubble for granivorous wintering passerines (e.g. Kasprzykowski and Goławski, 2012; Maeda, 2001; Robinson and Sutherland, 1997). This positive effect is also consistent with the fact that stubble offers more food resources in terms of grain leftover than other types of crop cover (Moorcroft et al., 2002). However, granivores abundance and species richness were not significantly higher in stubble than in bare ground. The fact that tilling brings seeds to the upper soil layer may result in a high availability of seeds in crop fields covered by bare ground and explain the lack of difference between these two types of crop cover (Tarjuelo et al., 2020). Moreover, our results show that a diversity of crop cover in the surroundings of the sampled field has a positive effect on both abundance and species richness of granivorous passerines. These results suggests that this guild may use a diversity of crop cover types to find food resources despite their preference for stubble. This results is consistent with previous studies showing that granivorous species use a variety of winter crop covers such as fallow land, where they can find grasses and weeds (Kasprzykowski and Goławski, 2012; Redhead et al., 2018).

Our results on the role of crop fields and the absence of effect of semi-natural areas and field margins on granivorous species suggest that crop fields are critical habitats for this guild.

4.3 Synthesis and application

This study shows a positive effect of hedgerows and reed strips on the abundance and species richness of wintering insectivores. Given the positive effects of linear semi-natural elements at the edges of crop fields for both wintering and breeding birds, there is a need to encourage farmers and other stakeholders to conserve and restore their diversity. Our results also show that the presence of stubble fields have a positive effect on the two wintering passerine guilds studied. The value of this type of winter crop cover can be increased by the presence of hedgerows and grass strips in field margins. This work could contribute to design new agri-environmental schemes that help increasing the diversity of wintering birds. For instance, new schemes could provide subsidies to farmers who keep cereal stubble in crop fields surrounded by hedgerows, grass strips or reed strips. This subsidy would help them overcome the financial risk of delaying crop tillage operations, since it may be more difficult to achieve crop tillage in early spring if the weather is wet, while providing an incentive to preserve a diversity of field margins.

Acknowledgements

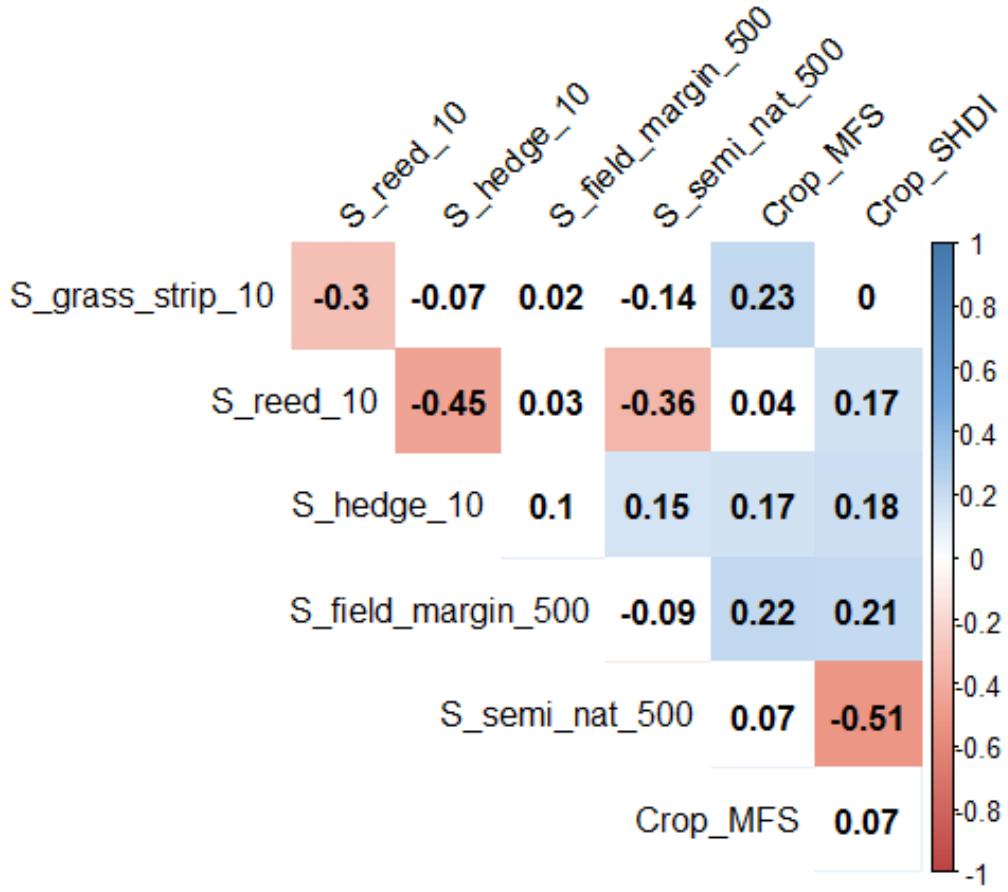
We are grateful to all farmers and landowners who graciously permitted us to work in their fields.

Funding

This research received the support of the French Ministry of Agriculture [2019-2021] and the company “Alpina-Savoie” [2019-2021].

Supplementary material

Appendix A: Correlation table among explanatory variables.



Chapitre 4 : Optimisation spatiale de l'aménagement des bordures pour la conservation de la biodiversité et les services/disservices écosystémiques associés

Les chapitres précédents de cette thèse mettent en évidence l'intérêt des différents types de bordures pour la conservation de la biodiversité. Cependant, les chapitres 1 et 2 montrent qu'il peut exister des effets antagonistes lors de l'aménagement des bordures en fonction des espèces considérées. Je propose d'explorer dans ce chapitre différents scénarios pour identifier les zones les plus favorables pour la mise en place des haies en Camargue.

La mise en place de haies dans les milieux agricoles est une mesure agroécologique phare en Europe pour restaurer la biodiversité qui est notamment subventionnée par la PAC (Tilzey, 2021). Du point de vue de la biodiversité, les haies peuvent constituer un habitat pour un large éventail d'espèces (Hinsley and Bellamy, 2019; Morandin and Kremen, 2013), et accroître la connectivité des habitats, c'est-à-dire la mesure dans laquelle un paysage facilite ou entrave le déplacement, la dispersion ou la migration des espèces entre les tâches d'habitats (Montgomery et al., 2020). Cependant, les haies peuvent servir de corridors pour des prédateurs de certaines espèces à enjeux de conservation (e.g. les oiseaux prairiaux ; Besnard and Secondi, 2014) ou agir comme des obstacles au déplacement de certains taxons, tels que les syrphes (Wratten et al., 2003), et ainsi entraîner une diminution de leur richesse spécifique dans les paysages agricoles (Chapitre 1). Il est donc nécessaire d'examiner les réponses spécifiques des espèces à la présence ou à la densité des haies afin de déterminer les coûts et les avantages de la restauration des haies dans un paysage donné.

Les chauves-souris sont des auxiliaires des cultures qui consomment la pyrale du riz, un bioagresseur de cette culture (Puig-Montserrat et al., 2015). Les chauves-souris, comme les grands rhinolophes (*Rhinolophus ferrumequinum*), utilisent les haies comme des corridors pour atteindre les sites d'alimentation et les gîtes de reproduction (Pinaud et al., 2018). Les haies limitent également la présence des flamants roses (*Phoenicopterus roseus*), qui sont considérés comme des bioagresseurs, car ils piétinent et mangent les grains de riz après le semis (Ernoul et al., 2014). J'ai donc étudié les synergies possibles entre l'augmentation de la connectivité de l'habitat du grand rhinolophe et la limitation de la probabilité d'incursion du flamant rose par la

plantation de haies dans les paysages de rizières de Camargue. Pour ce faire, H. Boussard et moi avons développé un modèle de connectivité de l'habitat pour le grand rhinolophe et utilisé un modèle développé par Tourenq et al. (2001) sur la probabilité d'incursion du flamant rose dans les parcelles agricoles de Camargue. Nous avons ensuite utilisé ces modèles pour explorer quatre scénarios de plantation de haies : (i) aléatoire ; (ii) pour minimiser les incursions du flamant rose ; (iii) pour maximiser la connectivité de l'habitat ; et (iv) pour optimiser les deux simultanément.

Nous avons constaté que l'effet maximal des plantations de haies sur la probabilité d'incursion et la connectivité de l'habitat a été obtenu avant de planter l'ensemble des nouvelles haies possibles. La plantation de seulement 30 % de l'ensemble des nouvelles haies possibles était suffisante pour augmenter la connectivité des habitats de 53 % et la probabilité d'incursion de 89 % par rapport à la situation actuelle. La plantation d'un nombre limité de haies peut donc augmenter de manière significative la fourniture de services écosystémiques tout en limitant les effets négatifs potentiels sur les autres espèces.

Ce travail permet d'identifier les zones prioritaires pour la plantation de haies en Camargue. Il complète l'outil en ligne Camgis (https://camgis.geomatys.com) mis à jour par A. Béchet et moi au cours de cette thèse avec l'aide du bureau d'étude Géomatys. Utilisé par les gestionnaires pour visualiser les effets de la plantation des haies une par une chez les agriculteurs volontaires, Camgis ne permet pas d'avoir une vision sur l'ensemble du territoire.

Article :

Mallet P., Béchet A., Galewski T., Sirami C., Boussard H., 2023, Multi-species spatial modelling allows to identify hedgerow plantation strategies that optimize biodiversity conservation and ecosystem disservices in an agricultural wetland, *work in progress*

Multi-species spatial modelling allows to identify hedgerow plantation strategies that optimize biodiversity conservation and ecosystem disservices in an agricultural wetland

Mallet Pierre [1,2,3,4], Béchet Arnaud [2], Sirami Clélia [4], Galewski Thomas [2], Mesléard François [3], Boussard Hugues [5]

1. ENGREF AgroParisTech, 75000, Paris, France

2. Tour du Valat Research Institute, Le Sambuc, 13200, Arles, France

3. Mediterranean Institute of marine and terrestrial Biodiversity and Ecology, Avignon Université, UMR CNRS IRD Aix Marseille Université, IUT Site Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon Cedex 09, France

4. UMR Dynafor, INRAE, Toulouse University, 31326 Castanet Tolosan, France

5. UMR Bagap, INRAE, Rennes

Correspondence author :

Name: Pierre Mallet

Adresse: Institut de recherche de la Tour du Valat. Le Sambuc, 13200 Arles, France

E-mail: mallet@tourduvalat.org

ORCID: 0000-0002-0139-3745

Abstract

Hedgerows may have contrasted effect on different species occurring in agricultural landscapes, providing habitat for some while being natural barriers for others. Bats are crop auxiliaries that consume moths and use hedgerows as corridors to reach feeding and roosting sites. Hedgerows also limit the presence of greater flamingos (*Phoenicopterus roseus*), which are considered as pests because they trample and eat rice seeds after sowing. On the other hand, hedgerows reduce the attractiveness of crop fields for some endangered bird guilds such as grassland birds and waterbirds that do not damage crops. The aim of this study was to optimize the hedgerow restoration strategy in order to reach the best trade-off between the management of ecosystem disservices and biodiversity conservation. To do so, we developed spatial models on habitat connectivity for the greater horseshoe (*Rhinolophus ferrumequinum*) and incursion probability for the greater flamingo within crop fields. We then used these models to explore four hedgerow plantation scenarios: (i) random; (ii) to minimize greater flamingo incursions; (iii) to maximize habitat connectivity; and (iv) to optimize both simultaneously. We found that incursion probability and habitat connectivity display a curvilinear response to the amount of hedgerow planted, so the maximum effect of hedgerow plantations was obtained before planting all possible new hedgerows. Planting only 30 % of all possible new hedgerows was sufficient to increase habitat connectivity and incursion probability by more than 50 % compared to the current situation. Planting a limited number of hedgerows can therefore significantly increase the provision of ecosystem services while limiting potential negative effects on other guilds. This spatial modeling provides useful recommendations for stakeholders to design hedgerow plantation strategies and prioritize restoration actions.

Keywords: bats, connectivity, crop damage, greater flamingo, greater horseshoe, hedgerows, multi-criteria, multi-objectives, rice fields, spatial planning, trade-offs

1 Introduction

Agricultural intensification has led to landscape simplification, with subsequent loss of biodiversity and its associated ecosystem services (Dainese et al., 2019). This simplification includes an increase in the size of crop fields, which has led to the loss of adjacent semi-natural habitats and, in particular, field margins such as hedgerows (Báldi and Batáry, 2011). In Poland, for example, the length of hedgerows decreased by 71% between 1950 and 2005 (Sklenicka et al., 2009). In Europe, the conservation, restoration and management of hedgerows is subsidized through the Common Agricultural Policy (Tilzey, 2021). In many agricultural areas, planting hedgerows has become one of the main agroecological measures to restore landscape heterogeneity and to bring back biodiversity in agricultural systems while preserving the area under production (Tilzey, 2021). From a biodiversity point of view, hedgerows may provide habitat for a wide range of species (Hinsley and Bellamy, 2019; Morandin and Kremen, 2013), and increase habitat connectivity i.e. the extent to which a landscape facilitates or impedes the movement, dispersal or migration of species between patches of habitat (Montgomery et al., 2020). However, hedgerows may also act as barriers to the movement of certain taxa, such as hoverflies (Wratten et al., 2003), and result in a decrease in their species richness in agricultural landscapes (Mallet et al., 2022). Moreover, hedgerows can be corridors for predators of grassland birds, a highly endangered bird guild (Besnard and Secondi, 2014; Rosenberg et al., 2019). It is therefore necessary to consider the species-specific responses to the presence or density of hedgerows in order to determine the costs and benefits of restoring hedgerows in a given landscape. Moreover, the effect of restoring hedgerows may depend on the distribution of existing hedgerows or forest patches in the landscape. As a result, landscape characteristics may influence the strategy when planting new hedgerows. A spatialized multi-criteria and multi-objectives modelling approach is therefore required to prioritize restoration actions.

Rice fields are artificial wetlands that accommodate a great diversity of species such as aquatic macro invertebrates or waterbirds. Among these species, a few are considered agricultural pests such as the rice borer moth (*Chilo supressalis*; Puig-Montserrat et al., 2015) or the greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*; Ernoul et al., 2014). Hedgerows can be a lever to limit the negative impact of these rice pests. Indeed, hedgerows increase the habitat connectivity for bats, which use them as corridors to reach alimentation and roosting places (Froidevaux et al., 2017; Pinaud et al., 2018). This crop auxiliaries species consume moths, a regulation service estimated at 21 €/ha in rice paddy landscape (Puig-Montserrat et al., 2015).

Moreover, hedgerows have also been shown to limit the incursion of greater flamingos into rice fields (Tourenq et al., 2001a). This species trample and eat the rice seeds after rice sowing in early May and until the rice germination period in June (Mathevet et al., 2002). The incursion of greater flamingos into rice fields can cause significant damage locally. Between 2007 and 2009 in the Camargue, an average of 2.1 % of the area of rice fields was damaged by this species, representing a total cost of about 190,000 € (Ernoul et al., 2014).

However, for the biodiversity of rice-growing plains, it may not be desirable to plant too many hedgerows unlike most cereal agricultural contexts. Indeed, hedgerows compete with other types of field margins that are important for the conservation of wetland species, such as reed strips used as substitute habitat by reedbed birds (Mallet et al., Chapter 2) or grass strips which may accommodate a high plant diversity (Fried et al., 2022). Furthermore, while hedgerows deter flamingos, this is also the case for other waterbirds that do not cause direct damage to crops (Katayama et al., 2019) or other species of conservation concerns such as collared pratincole (*Glareola pratincola*) that use crop fields as nesting place (Vincent-Martin, 2007). Secondly, there are both agronomic and financial barriers to the establishment of hedgerows in rice paddy landscape. The windbreak effect of hedgerows limits land drainage after rain flooding, which delays tillage and increases the risk of moisture-related fungal diseases on plants (Migairou-Leprince et al., 2021). Planting, maintaining and irrigating hedgerows can be a significant cost for farmers (around 10 000 € per kilometer ; Barennes et al., 2021). Hedgerows planting and management must therefore be carefully planned with consideration of antagonistic effects with both biodiversity and agronomy requirements. Finally, we can expect a curvilinear effect of hedgerow on habitat connectivity and incursion probability, i.e. a lowering of the positive effect after the first kilometers of hedgerows have been replanted. Indeed, the bat roosting places are not homogeneously distributed so that the addition of hedgerows far from the roosting places will not have an effect on the connectivity. For flamingos, as incursions also depend on crop field size, hedgerows planted along the largest crop fields will have little or no effect. Thus, there is potentially an optimal efficiency in hedgerow planting that allows for limited hedgerow planting while maximizing their effects.

In this paper, we investigate possible synergies between increasing habitat connectivity for the greater horseshoe (*Rhinolophus ferrumequinum*) and limiting the probability of greater flamingo incursion through hedgerow planting in rice paddy landscapes of the Camargue (France). We modeled the effect of hedgerow planting on habitat connectivity for the greater

horseshoe using an the QGIS software plugin "Chloé - landscape metrics" developed by Boussard and Baudry (2017) and on the greater flamingo incursion probability using a logistic model developed by Tourenq et al. (2001). We predicted that (i) the relationship between connectivity (respectively incursion probability) and hedgerow cover is curvilinear, which means that the maximum effect of hedgerow plantations is obtained before planting all possible new hedgerows in the study area and (ii) it is possible to optimize both without planting all possible new hedgerows in the study area. We study four hedgerow planting scenarios (i) random; (ii) to minimize greater flamingo incursion; (iii) to maximize habitat connectivity and (iv) to optimize both simultaneously.

2 Material and methods

2.1 Study area

The Camargue (Rhone delta, south of France; Fig.1) is a major Mediterranean biodiversity hotspot, internationally recognized as a biologically rich area and listed in the Ramsar Convention for the conservation of wetlands (Blondel et al., 2019). The Mediterranean climate, as well as fresh water pumped from the Rhône River, allows rice cultivation. Rice is sown in flat-flooded fields by the end of April. Seed germination takes place ten days later and rice plants emerge from water approximately 30 days after sowing. Rice fields are drained some days before harvest in September. This cereal is the main crop cultivated in Camargue covering approximatively 49 % of the 37 300 ha of the agricultural area (PNRC, 2016). In Camargue, the area of semi-natural habitats decreased from 67 % to 39 % between 1942 and 1984 and is now stable covering around 58 000 ha including 11 000 ha of permanent water (Tamisier and Grillas, 1994). Woodlands and hedgerows where largely cut down in the beginning of the 1980 when rice cultivation was modernized by national subsidies programs. Nowadays, a total of 984 km of hedgerows remains in the study area (PNRC, 2016, Fig. 1).

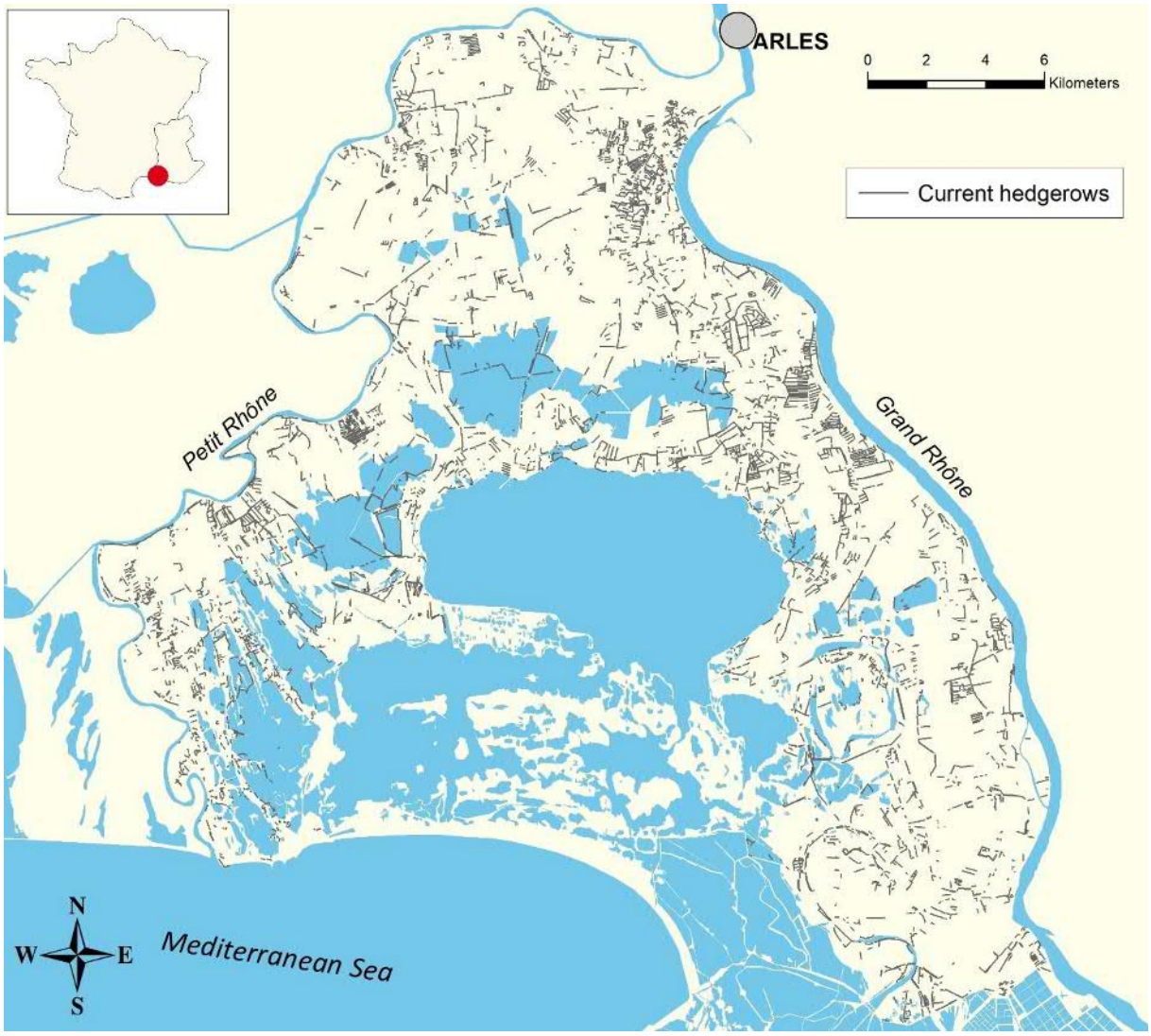


Figure 1: Mapping of the current hedgerows in the Camargue. Our study takes place in the heart of the Regional Natural Park of the Camargue between the two branches of the Rhône River.

The Camargue host the only breeding colony of greater flamingos in France and one of the major colony of the Mediterranean, with on average 10 000 breeding pairs (Balkiz et al., 2010; Bechet and Johnson, 2008). Greater flamingos are strictly protected in Europe, and their population is increasing with an estimated 144,000 individuals (BirdLife International, 2022). Greater flamingo diet is diversified and mainly composed of aquatic invertebrates and seeds found in natural wetlands. They are not rice-dependent for their survival, yet they take advantage of this resource available for a short period of time at the start of Spring. The greater horseshoe is a near threatened bat species in Europe (IUCN, 2019) with a population in Camargue estimate to be around 750 breeding females (6 % of the national population; PNRC, 2014). The greater horseshoe is an umbrella species because increasing habitat connectivity for

this species has been shown to increase the density of other bat species (Finch et al., 2020). The Camargue has an important responsibility for bat conservation (Mas et al., 2021) and a Life+ program on the greater horseshoe and the Geoffroy's bats (*Myotis emarginatus*) emphasized the importance of habitat connectivity to protect these species (PNRC, 2014).

2.2 Greater flamingo incursion probability model and its evaluation

Tourenq et al. (2001) found that the incursion probability of greater flamingos into a crop field of the Camargue depended of different landscape variables. The resulting incursion probability follows the equation:

$$P_{Incursion} = 1 / (1 + exp(-1 * (-0.2743 * dSN + 0.5841 * area + 4.6766 * dHedgerow - 1.3430))$$

with $P_{Incursion}$, the incursion probability of greater flamingo in a crop field, *dSN* the distance (in km) of the center of the crop field to the nearest semi-natural habitat, *area* the area (in ha) of the crop field, and *dHedgerow* the distance (in km) of the center of the crop field to the nearest hedgerow. Thanks to this model, we obtain a cartography of the incursion probabilities of the greater flamingo for each crop fields of the Camargue. In order to compare the current and the potential risk probability maps, these one are rasterized at 5 m of resolution (Fig. 2). The overall score of incursion probability in the study area was then estimated as the average over all crop fields of the pixel-specific incursion probability.

2.3 Greater horseshoe habitat connectivity model and its evaluation

In order to evaluate habitat connectivity for the greater horseshoe, a model was set up based on *a priori* knowledge of the species' behavior according to a local expert of the species and confirmed by a literature survey (Finch et al., 2020; Pinaud et al., 2018; von Hirschheydt et al., 2020). This model is implemented on the whole study area based on a raster representation (at 5 m resolution) using an accessibility calculation via the QGIS plugin software "Chloé – landscape metrics" (Boussard and Baudry, 2017). The model aims at identifying the probability of occurrence of the species as a function of the identified source habitats and taking into account the permeability of the habitat encountered in the surrounding of the source habitat. Additionally, we set a maximum distance of displacement i.e. a distance beyond which the probability of seeing the species is zero here 100 m. This distance corresponds to a maximum distance of displacement of 1 km in a favorable habitat characterized by a friction of 0.1, such

as hedgerow, and a maximum distance of displacement of 50 m in a non-woody habitat characterized by a friction of minimum 2, such as reedbeds (Pinaud et al., 2018). The source habitats, roosting places, were defined as the isolated farms located within 100 m of linear wooded elements. The permeability was defined in the form of friction coefficient assigned to each type of land use from the land cover map of the Regional Natural Park of the Camargue (Appendix A). Friction is, in contrast to permeability, the expression of the difficulties for the species to cross a habitat. For example, a habitat *h* with a friction equal to 2 (e.g. redbeeds) is twice more difficult to cross for the species than a habitat *k* of friction equal to 1 (e.g. rivers). Hence, in this habitat *h* the bat will therefore be able to move only half the distance it may move in *k*. This spatial model of functional distances was then converted into probabilities of occurrence of the species using a decreasing linear function standardized between 1 (0 m equals 100 % chance of appearance, and 0 (100 m (maximum travel distance) and beyond equals 0 % chance of appearance). The artificial lighting has an impact on the habitat connectivity for bats (Azam et al., 2016). Yet, because the weak human population density in the study area (<10 inhabitants per km²) mainly located in small villages or isolated farms where artificial lighting at night is scarce or absent, we decided not to consider this variable. Thanks to this model, we obtained a cartography of the probabilities of occurrence of the greater horseshoe in the study area at 5 m of resolution. On this basis, we estimated habitat connectivity as the average value of the occurrence probability of the greater horseshoe bat in the habitats potentially visited by the species, i.e., we excluded lagoons, marshes, reedbeds, high and low sansouïres, beaches, streams, dunes with (sparse) vegetation and rocks (Appendix A).

2.4 Optimization of hedgerow planting

In order to study and optimize the environmental effects of the plantation of new hedgerows we first established a fictive map of 13 503 new hedgerows (for a total of 2 400 km) over the whole study area along the edges of all crop fields of the Camargue. We then developed four scenarios for implementing these new hedgerows. Each new hedgerow has a direct effect on both the habitat connectivity for greater horseshoe and the flamingo incursion probability. In order to save computation time, we estimated changes of these variables at the study area scale only every time 5 % of the new potential hedgerows was added. The large area of our study area limits the possible bias of choosing multiple close hedgerows with the same effect. The initial situation corresponding to 0 % planting also contains hedgerows, which are the hedgerows already existing in the current land use map. We scored the effect of each 5 % of

additional hedgerows as the gain of connectivity from the previous state for horseshoe bat and the decrease in incursion risk for the flamingos (Fig. 2).

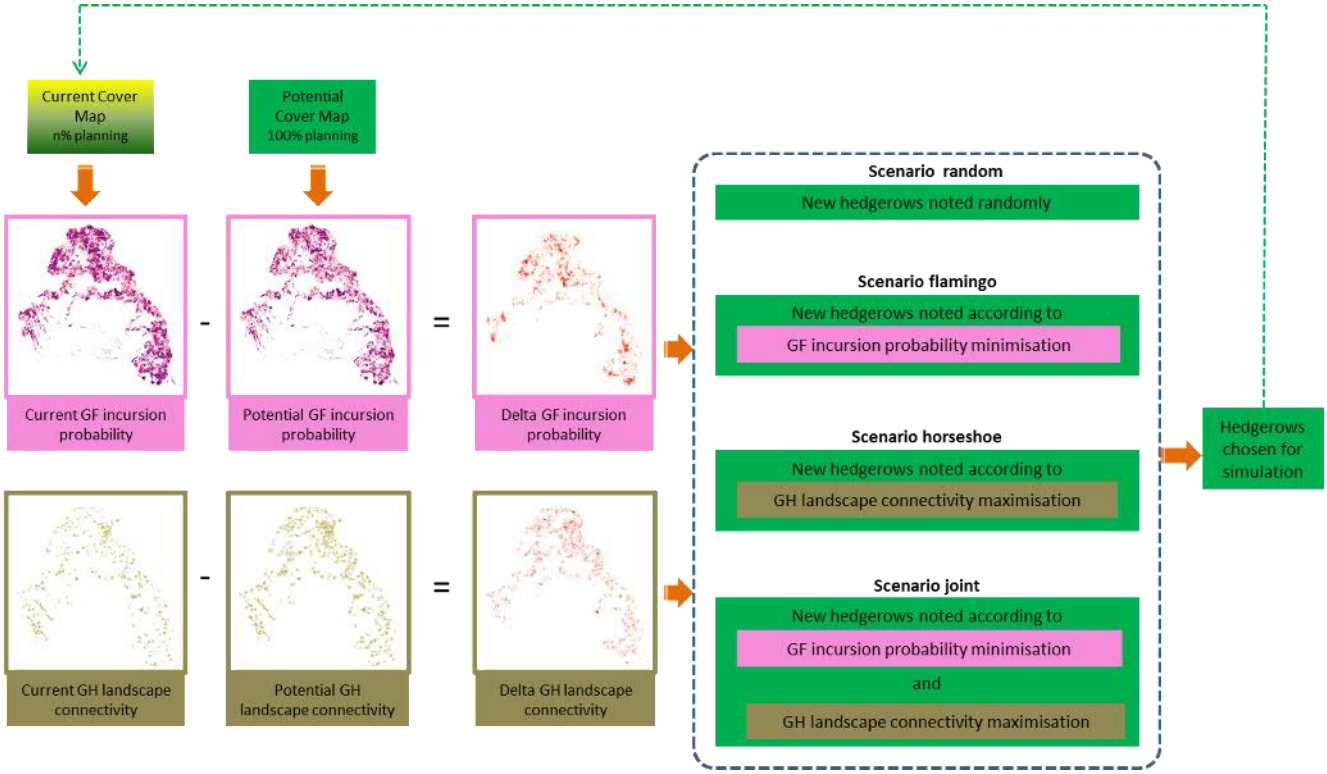


Figure 2: The experimental design in 4 scenarios using the local environmental improvement potential of hedgerows

First, we built a random scenario in which hedgerows are planted randomly, i.e. independently of their effect for both horseshoe and flamingos. As this planning system of hedgerow planting is stochastic, we run 20 repetitions of each 5 % additional hedgerows from the pool of possible additional ones. This allowed to obtain an estimate of the average gain for each of the two biological models.

Second, we run a flamingo scenario in which we planted first the hedgerows which provided the highest decrease in incursion risk probability in the adjacent crop field. To do this, a moving window of 25 m radius estimate the average incursion risk probability of each pixel of a new hedgerow. The estimated the gain of the additional hedgerow is characterized as the highest average decrease of incursion probability. Then we ranked the gains of each new hedgerow against the gains obtained by other potential hedgerows (Fig. 2) and we planted the first 5% hedgerows providing the highest gains. In order to further optimize the simulation process, the ranking was recalculated at each planting step (every 5 % of planting), considering

newly established hedgerows as hedgerows that are now part of the new initial situation with a lower overall incursion risk.

For the horseshoe scenario, the hedgerow scores are allocated according to the estimated local influence of the hedgerows on the habitat connectivity for the greater horseshoe. In this scenario, the raster map difference is made between the mapping with the current hedgerows and the new potential one (Fig. 2). We characterize the whole study area according to the level of increase of connectivity after the implementation of new hedgerows. The score of a new hedgerow is the score of the pixel presenting the highest connectivity value in this hedgerow. The greater the increase, the better the score, since it is assumed that the hedgerow contributes to the increase. Similarly, as the rating of the flamingo scenario, the horseshoe rating system is recalculated at each 5 % step of planning, considering the newly established hedgerows as hedgerows that are now part of the new initial situation.

Finally, for the joint scenario, an overall environmental score was assigned to each hedgerow by considering simultaneously the effect of additional hedgerows for flamingos and horseshoe. The global score for each hedgerow was then calculated as follows:

Score(joint) = Score(flamingo)/99th(flamingo) + Score(horseshoe)/99th(horseshoe)

where *Score(flamingo)* is the score of the hedgerow calculated as in the flamingo scenario and *99th(flamingo)* is the 99th percentile of all these scores. *Note(horseshoe)* is the score of the hedgerow calculated as in the horseshoe scenario, and *99th(horseshoe)* is the 99th percentile of all these scores. Standardizing by the 99^{th} percentile of the score of gain from each model species allow putting on the same scale the possible gains of an additional hedgerow. This is a convenient method to take into account the distribution of the hedgerow scores from the previous two models. Again, this scoring system is recalculated at each management step, considering newly established hedgerows as hedgerows that are now part of the current situation.

3 Results

3.1 Incursion probability modeling

Because of the field size structure which is high and constrain the distance of hedgerows to the center of the field, covering the study area by all feasible hedgerows around fields would only reduce the incursion probability from 76.2 % to 69.7 % (Fig. 3, Appendix 2). The horseshoe scenario has a linear effect on the incursion probability (Fig. 3). The scenario optimized for habitat connectivity reaches the maximum for hedgerow planting equal to 70 % (Fig. 5, Appendix 2). Before this threshold, hedgerows are selected to increase connectivity, therefore clustering them (Fig. 6). After this threshold, hedgerows are selected randomly, therefore in a more dispersed in the study area. This change of behavior is visible on the curve of the flamingo scenario, which slope increases after the 75% threshold. The random scenario has a curvilinear effect but is less efficient than the flamingo and the joint scenario (Fig. 3). Hence, planting hedgerows allows reducing incursion probability with only 55 % of the possible new hedgerows in the flamingo scenario and with 70 % of the new hedgerows in the joint scenario (Fig. 3, Appendix 2). Planting only 7.7 % of the new hedgerows in the flamingo scenario allow reaching half of the effect of the incursion probability that is reached by planting all hedgerows (Fig. 3). This “half-effect” is achieved when planting only 9.5 % of hedgerows in the joint scenario (Fig. 3). Hedgerows selected by the flamingo scenario are dispatched in the study area (Fig. 4).

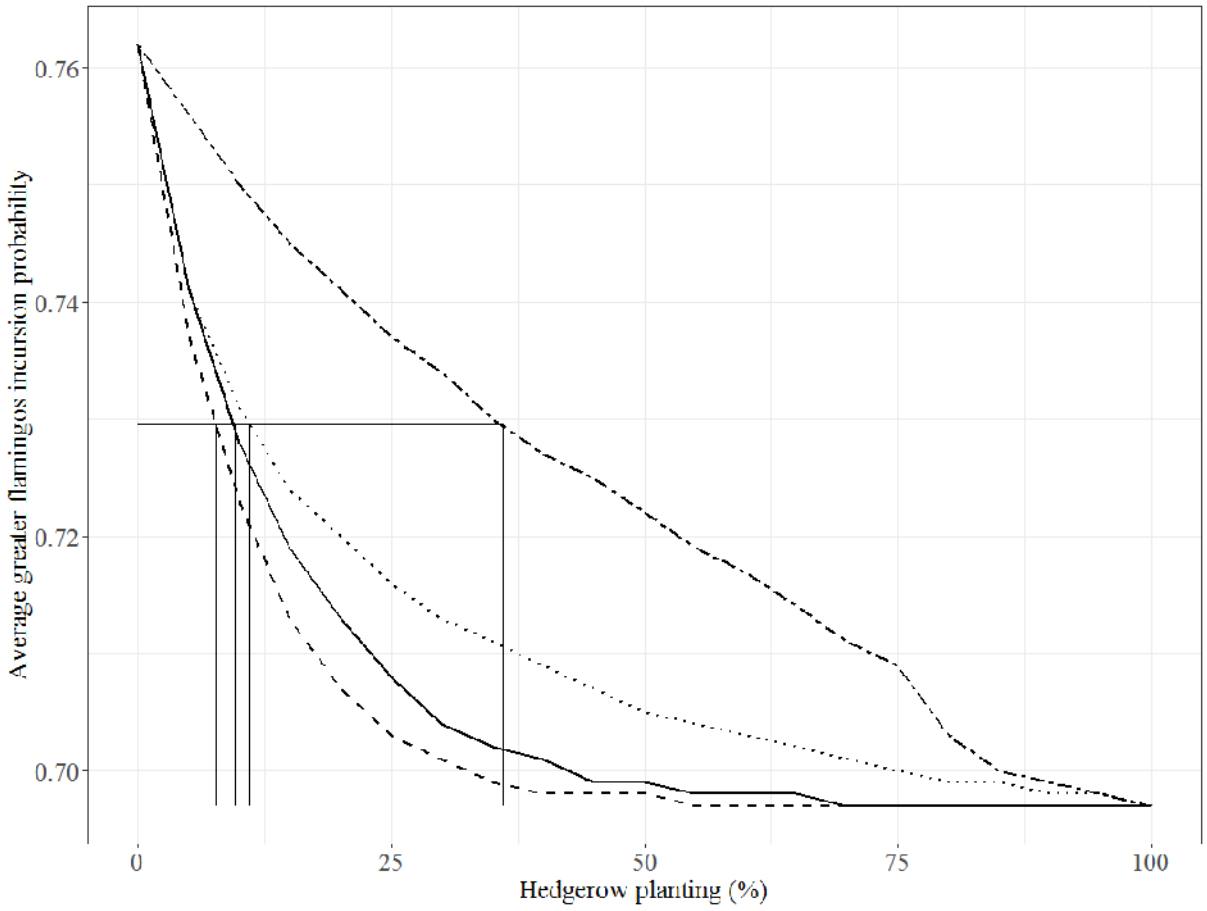


Figure 3: Incursion probability as a function of new hedgerows depending on the scenario. Two dashed line corresponds to the horseshoe scenario, solid line corresponds to the joint scenario, dotted line corresponds to the random scenario and dashed line corresponds to the flamingo scenario. Horizontal line corresponds to the half effect of new hedgerows on incursion probability, here 0.73. Vertical lines correspond to the intersection between the half effect and the different scenarios: 7.7 % for the flamingo scenario, 9.5 % for the joint scenario, 11 % for the random scenario, 36 % for the horseshoe scenario.

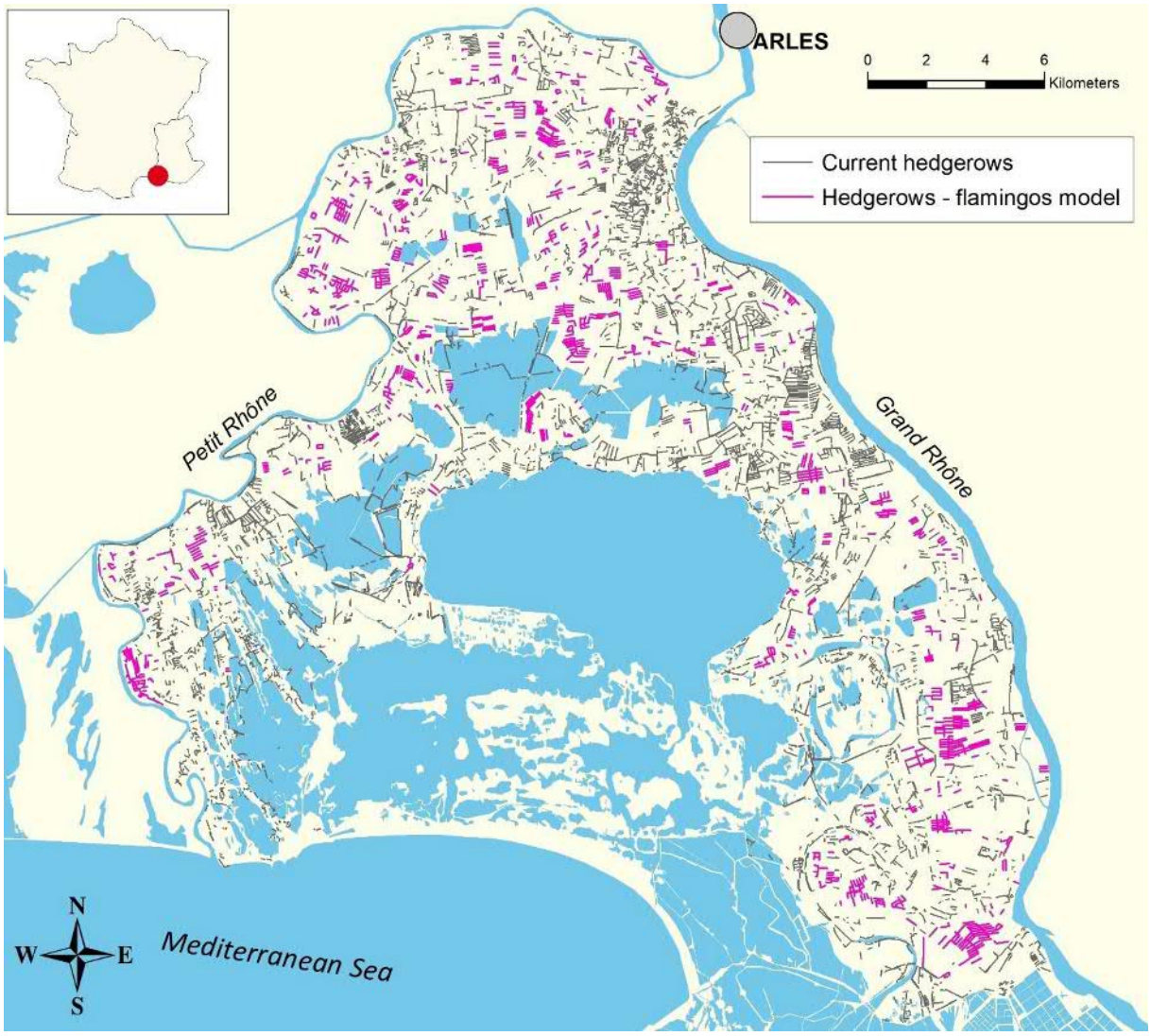


Figure 4: Map of hedgerows selected in the flamingo scenario, representing 10 % of all possible new hedgerows i.e. 295 km

3.2 Connectivity modeling

Because of the patchy distribution of horseshoe roosting places and the limited home range of this species, covering the study area by all feasible hedgerows around fields would only double connectivity, increasing from 0,7 to 0,14 (Fig. 5, Appendix 2). The random and flamingo scenarios have a similar linear effect on habitat connectivity for greater horseshoe (Fig. 5). Yet, as predicted, in the horseshoe scenario, the effect of planting hedgerows on habitat connectivity is curvilinear. Hence, planting hedgerows allow nearly doubling habitat connectivity for the greater horseshoe with only 70 % of the possible new hedgerows in the horseshoe scenario and with 85 % of the new hedgerows in the joint scenario (Fig. 5, Appendix 2). Planting only 15 % of the new hedgerows in the horseshoe scenario allows reaching half of the effect on connectivity that is reached by planting all hedgerows. This “half-

effect" is achieved when planting only 28 % of hedgerows in the joint scenario (Fig. 5). Hedgerows selected by the horseshoe scenario are clustered around potential roosting sites and continuous (Fig. 6).

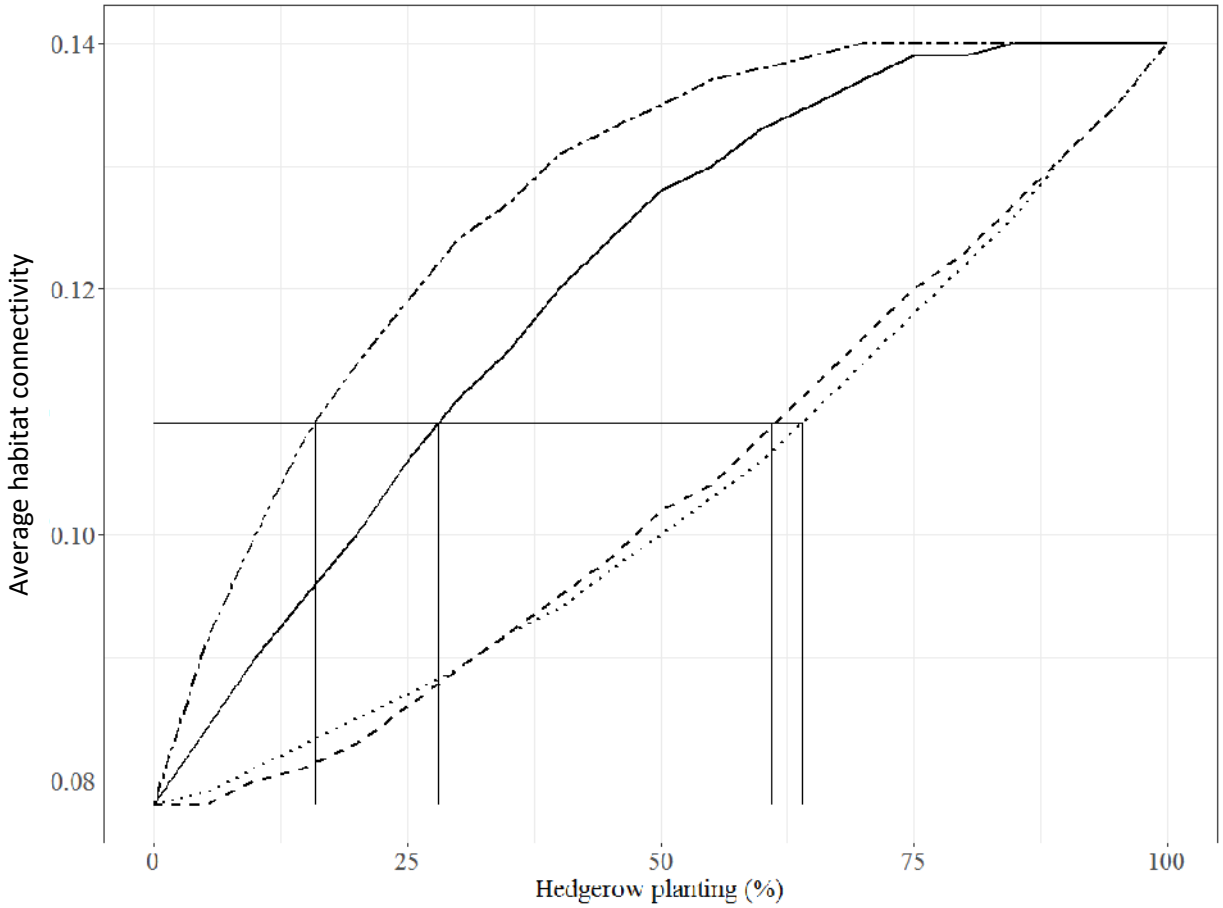


Figure 5: Habitat connectivity as a function of new hedgerows depending on the scenario. Two dashed line corresponds to the horseshoe scenario, solid line corresponds to the joint scenario, dotted line corresponds to the random scenario and dashed line corresponds to the flamingo scenario. Horizontal line corresponds to the half effect of new hedgerows on connectivity, here 0.11. Vertical lines correspond to the intersection between the half effect and the different scenarios: 16 % for the horseshoe scenario, 28 % for the joint scenario, 61 % for the flamingo scenario, 64 % for the random scenario.

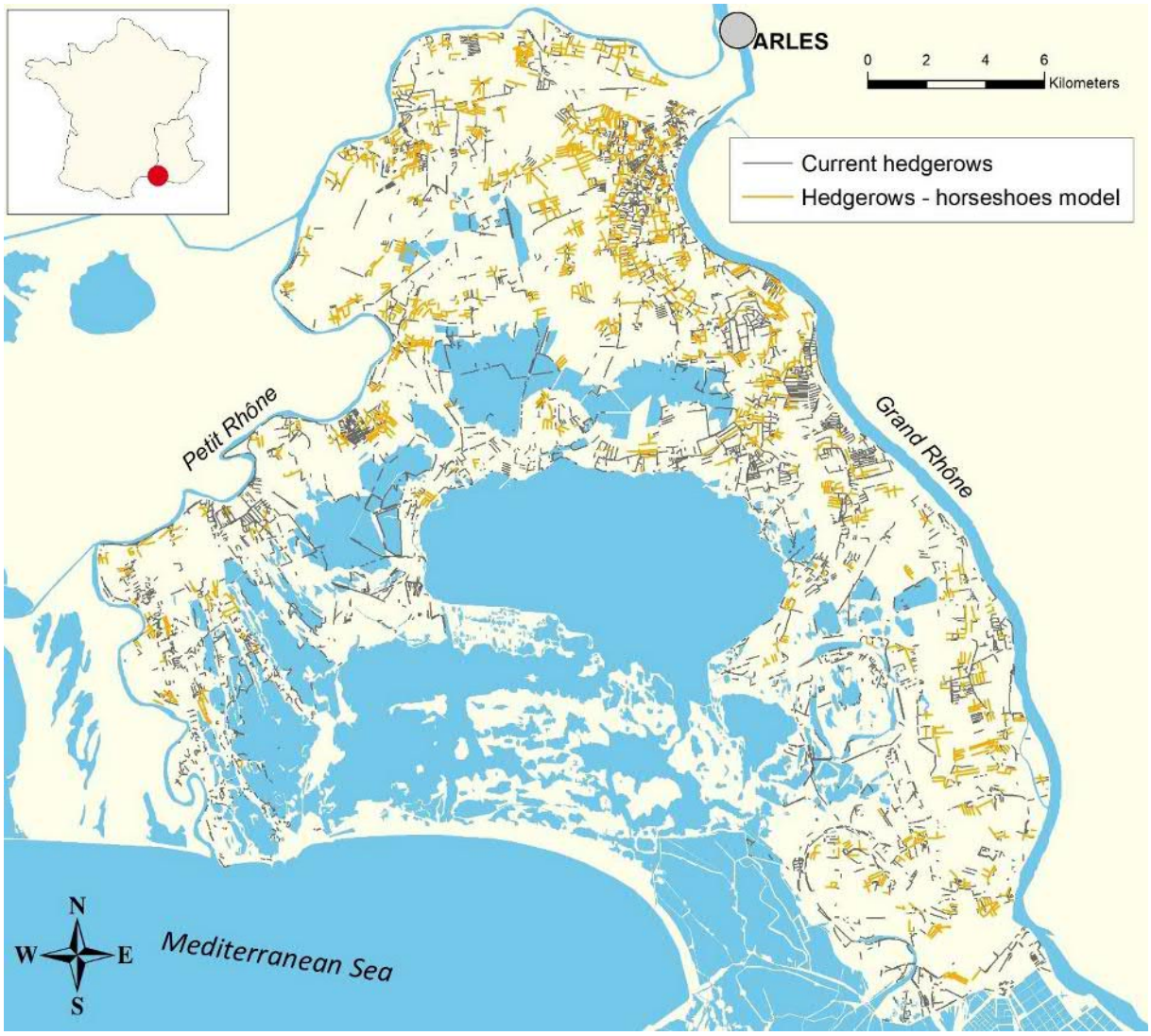


Figure 6: Map of hedgerows selected in the horseshoe scenario, representing 15 % of all possible new hedgerows i.e. 399 km

The addition of 30 % new hedgerows exceeds the "half-effect" for habitat connectivity and incursion probability in the joint scenario (Fig. 7, Appendix 2). In fact, habitat connectivity will increase up to 0.11, i.e. 53 % gain from current situation, and incursion probability will decrease up to 0.70, i.e. 89 % gain from current situation.

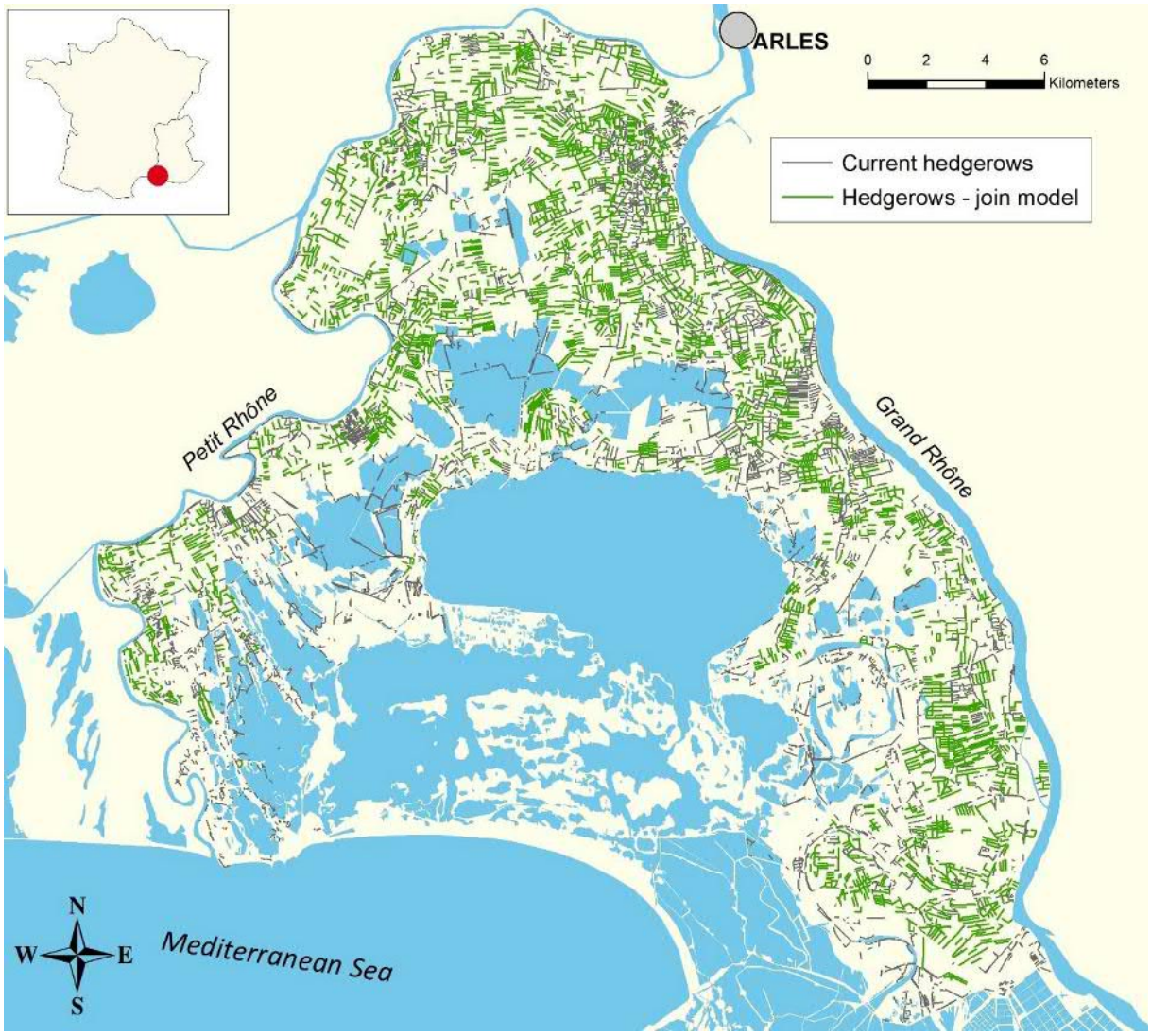


Figure 7: Map of hedgerows selected in the joint scenario, representing 30 % of all possible new hedgerows i.e. 909 km

4 Discussion

Our results show that hedgerow planting can be optimized at the study area level to simultaneously limit ecosystem disservices and improve biodiversity conservation. Furthermore, we show that only 30 % of all possible new hedgerows are sufficient to simultaneously increase habitat connectivity and decrease incursion probability by more than 50 % compared to the current situation. This study thus provides stakeholders with a key planning tool for landscape management in the Camargue. It also demonstrates that spatial multi-criteria modelling is a good way to help landscape managers to respond to local demands in ecosystem service provision and biodiversity conservation.

4.1 Greater flamingo incursion probability

This study highlights that the incursion probability of greater flamingo decreased only from 76.2 % to 69.7 % between the current situation and a complete hedgerow coverage of the study area. The minimum incursion probability is reached quickly (55 % of hedgerows planted) with both the flamingo and joint scenarios and then, this probability remains constant. The effect of hedgerows seems therefore limited and we highlight that a few amounts of hedgerow is necessary to reduce the probability greater flamingo incursion. The limited effect of hedgerow planting result from the field size structure which is high and constrain the distance of hedgerows to the center of the field. Hence, a complementary way to limit greater flamingo incursion would be to reduce the crop field size therefore enhancing the effect of hedgerows (Tourenq et al., 2001a). In addition to the effect of crop field size on greater flamingos, this measure is well known for its positive effect on several farmland taxa and is therefore to be encouraged in addition to hedgerow planting (Sirami et al., 2019).

4.2 Greater horseshoe habitat connectivity

Our study shows that planting hedgerows could almost double habitat connectivity for the greater horseshoe at the maximum hedgerow coverage level. This positive effect of hedgerows on habitat connectivity for greater horseshoes is in line with other studies on this species (e.g. Froidevaux et al., 2017; Pinaud et al., 2018). Increasing habitat connectivity is the main challenge for bat conservation as fragmentation is considered as a major threat to bat populations (Weller et al., 2009). In addition, Finch et al. (2020) showed that increasing habitat connectivity for greater horseshoes increases the density of other bat species, such as *Pipistrellus spp.*, a taxonomic group that is well kwon as crop auxiliary for rice or vineyard (Puig-Montserrat et al., 2015; Thiéry et al., 2018). At some point, the high resistance of unfavorable habitats like water or sand and the patchy distribution of horseshoe roosting places limit the overall connectivity of the study area. Consistent with our hypothesis, our results suggest that a small amount of new hedgerow is sufficient to achieve half of the maximum effect with the horseshoe and joint scenarios. If the greater flamingo incursion model has been tested and validated (Tourenq et al., 2001a), the connectivity model remains uncontrolled with empirical observations in the Camargue (although based on empirical knowledge), as it could not be validated by field data so far. However, our friction classification is similar to other habitat connectivity studies for the greater horseshoe (Pinaud et al., 2018), thus, we considered our model satisfactory to answer our research question on hedgerow landscape planning.

4.3 Optimize hedgerow planting

Despite differences in the ecological requirements of these two species, our multi-criteria modeling shows that it is possible to optimize hedgerow ecosystem services with only few new hedgerows in the study area. Based on the joint scenario, we recommend planting 30 % of the possible additional hedgerows to increase habitat connectivity for greater horseshoe by 53 % and limit incursion probability of greater flamingos by 89 %. This limited amount of new hedgerow planting allows famers and local stakeholders to achieve this landscape planning with little financial resources. The estimated cost of planting 30 % more hedgerows, i.e. 909 km, in the Camargue is 9 090 000 €.

Waterbirds, other than greater flamingos, which are of conservation concern and do not cause direct damage to crops, find substitute habitats to natural wetlands in rice fields (Fasola and Brangi, 2010; Pierluissi, 2010). However, the woodland cover limits the attractiveness of rice field to these species too (Elphick, 2000; Katayama et al., 2019). For instance, the Camargue hosts the only French breeding population of the collared pratincole (*Glareola pratincola*) with from 37 to 127 breeding pairs since 2000 (Kayser, 2018). This species uses bare crop field as nesting site and their presence is negatively correlated to the hedgerow cover (Vincent-Martin, 2007). Therefore, limiting hedgerow cover in rice paddy landscape is also important for the conservation of other species and guilds that were not taken into account in our model. This modeling approach can be used to address a variety of local issues, for example in the Camargue to plan the management of field margin to maximize passerine guild abundance (Mallet et al., 2022 Chapter 2), or more generally, when land planners wish to optimize the provision of ecosystem services and biodiversity conservation.

4.4 Involvement of stakeholders in landscape planning

The present study was based on a participatory approach involving stakeholders of the Camargue. Indeed, the inclusion of stakeholders is key to identify balanced and realistic expected outcomes of landscape planning, and limit conflicts between these outcomes (Jolibert and Wesselink, 2012). We followed the scheme proposed in Kaim et al. (2018) by involving stakeholders from the onset of the study in order to identify relevant outcomes and formulate a sound modelling approach. Interviews with farmers allowed us to identify that greater flamingo incursion is one of the main issues for rice farmers in the Camargue, second after weeds but before the rice borer moth (Barennes et al., 2021). Two preliminary studies have identified the

advantages, drawbacks and obstacles to the establishment of hedgerows as well as the types of farms most likely to plant hedgerows according to their socio-economic situation (Barennes et al., 2021; Migairou-Leprince et al., 2021). On the other hand, the conservation of bats is included in the objectives of the PNRC and should be one of the priorities of all wetlands (Mas et al., 2021).

The PNRC is carrying out hedgerow planting actions for their double effect on great flamingos and bats. However, these plantations are currently done rather randomly, based on the requests made by voluntary farmers. The present study showed that random plantations are far from being the most efficient. Hence, an online decision support tool to simulate the hedgerow planting effect was developed in collaboration with the Regional Natural Park of the Camargue and the rice growers' union and was updated in the beginning of 2022 (https://camgis.geomatys.com). This tool allows users to draw fictitious hedgerows one by one and simulate their effects on the incursion probability of greater flamingo and the habitat connectivity for the greater horseshoe. Our research complements this tool, in particular for the Camargue Regional Nature Park in order to identify and solicit farmers in areas where hedgerow planting will have the most effect.

Funding

This research received the support of the French Ministry of Agriculture [2019-2021], the company “Alpina-Savoie” [2019-2021] and the Fondation de France [2021-2024].

Conflict of interest disclosure

The authors declare they have no conflict of interest relating to the content of this article.

Supplementary materials

Appendix 1: Friction value of each habitat type of the land cover map from the Regional Natural Park of the Camargue edited in 2021 with a spatial resolution of 5 meters. 0.1 Very easy to move around, very favorable habitat, 1 Easy movement, low mortality, no avoidance, 2 Movement possible, but limitations, low avoidance, 3 Not easy to move, risk of mortality, moderate avoidance, 4 Difficult to move, strong avoidance, important mortality, 5 Very difficult to move, very unfavorable habitat and/or high mortality.

Name	Friction
Hedgerow	0.1
Diffuse buildings	1
Isolated building	1
Ponds	3
Lagoons	5
Pre-concentration lagoons	5
Swamp	3
Reedbeds	2
Low sansouïres	4
High sansouïres	2
Wheat	5
Rapeseed	5
Market gardening	5
Recent fallow land	3
Alfalfa	3
Corn	5
Permanent grassland	3
Temporary grassland	3
Rice	5
Sorghum, soybeans	5
Sunflower	5
Orchard, olive grove	2
Vineyard	3
Cereals and oilseeds	3
Vegetable crops	3
Olive groves	3
Natural grasslands and pastures	3
Grasslands	3
Rice fields	3
Orchard	3
Vineyards	3
Riparian forests and alluvial woodlands	0.1
Shallow sand bank (up to 5 m.)	5
Collective building	5

Individual building	2
Channel	2
Workcamps	5
Rivers and waterways	1
Landfills and material deposits	2
Dunes with shrubby vegetation	1
Poorly vegetated dunes	2
Vegetated dunes	1
Equipment, water, energy, ICT, waste	3
Built-up areas for sports and recreation	5
Open spaces for sports and recreation	5
Extraction of materials	5
Coniferous forests	0.1
Hardwood forests	0.1
Mixed forests	0.1
Shrubby to wooded fallow	0.1
Herbaceous fallow	4
Herbarium (eelgrass...)	5
Rocky environments of anthropic origin	5
Developed parks	1
Parking	5
Trails and paths	2
Places	2
Beaches	5
Highway networks and associated spaces	5
Railway networks and associated spaces	5
Main road networks and associated spaces	5
Secondary road networks and associated spaces	5
Rocks and bare soil	5
Wasteland, urban wasteland	3
Airy urban fabric	4
Compact urban fabric	5
Economic activity zones, industry	5
Zones of collective equipment	5
Port areas	5

Appendix 2:

Table S2.1: Flamingo incursion probability in function of the new possible hedgerows planting according to the four different scenarios.

New possible hedgerow rate (%)	Random scenario	Flamingo scenario	Horseshoe scenario	Joint scenario
0	0.762	0.762	0.762	0.762
5	0.741	0.737	0.756	0.741
10	0.731	0.723	0.75	0.728
15	0.724	0.713	0.745	0.719
20	0.72	0.707	0.741	0.713
25	0.716	0.703	0.737	0.708
30	0.713	0.701	0.734	0.704
35	0.711	0.699	0.73	0.702
40	0.709	0.698	0.727	0.701
45	0.707	0.698	0.725	0.699
50	0.705	0.698	0.722	0.699
55	0.704	0.697	0.719	0.698
60	0.703	0.697	0.717	0.698
65	0.702	0.697	0.714	0.698
70	0.701	0.697	0.711	0.697
75	0.7	0.697	0.709	0.697
80	0.699	0.697	0.703	0.697
85	0.699	0.697	0.7	0.697
90	0.698	0.697	0.699	0.697
95	0.698	0.697	0.698	0.697
100	0.697	0.697	0.697	0.697

Table S2.2: Greater horseshoe habitat connectivity in function of the new possible hedgerows planting according to the four different scenarios.

New possible hedgerow rate (%)	Random scenario	Flamingo scenario	Horseshoe scenario	Joint scenario
0	0.078	0.078	0.078	0.078
5	0.079	0.078	0.091	0.084
10	0.081	0.08	0.1	0.09
15	0.083	0.081	0.108	0.095
20	0.085	0.083	0.114	0.1
25	0.087	0.086	0.119	0.106
30	0.089	0.089	0.124	0.111
35	0.092	0.092	0.127	0.115
40	0.094	0.095	0.131	0.12
45	0.097	0.098	0.133	0.124
50	0.1	0.102	0.135	0.128
55	0.103	0.104	0.137	0.13
60	0.106	0.108	0.138	0.133
65	0.11	0.112	0.139	0.135
70	0.114	0.116	0.14	0.137

75	0.118	0.12	0.14	0.139
80	0.122	0.123	0.14	0.139
85	0.126	0.127	0.14	0.14
90	0.131	0.131	0.14	0.14
95	0.135	0.135	0.14	0.14
100	0.14	0.14	0.14	0.14

5 Discussion

5.1 Synthèse des principaux résultats

Les résultats de mes travaux de thèse mettent en avant le rôle majeur des infrastructures et des pratiques agroécologiques pour la préservation de la biodiversité dans les systèmes de grandes cultures en Camargue. La quantité d'infrastructures agroécologiques, notamment les infrastructures présentes en bordure de parcelle, influence significativement de nombreux taxons (Tableau 2). Cependant, la diversité des niches des espèces rencontrées dans les milieux agricoles camarguais induit des réponses contrastées aux variations de la quantité de ces différents types d'infrastructures. Il est donc nécessaire de promouvoir une diversité d'infrastructures agroécologiques pour promouvoir la biodiversité de cette région. L'augmentation de la diversité des cultures et le maintien des chaumes de riz sont également des pratiques favorables notamment pour l'abondance et la richesse spécifique des oiseaux hivernants. Une adaptation des modes de productions agricoles pourrait donc être favorable à la biodiversité en Camargue.

Tableau 2 : Synthèse des principaux résultats de la thèse. Les couleurs font références aux différents chapitres. Le symbole ⊕ indique un effet positif, ⊖ indique un effet négatif et ∅ indique une absence d'effet.

			Printemps – Chapitres **1**, **2** et **4**	Hiver – Chapitre **3**
Hétérogénéité des infrastructures agroécologiques	Milieux semi-naturels linéaires	Canaux/roseaux	⊖ Abeilles si IFT faible (rs), ⊕ Abeilles si IFT fort (rs) ⊕ Oiseaux paludicoles (ab) ⊖ Oiseaux de lisières (ab)	⊕ Oiseaux insectivores (ab)
		Bandes enherbées	⊕ Araignées (ab, sr) ∅ Oiseaux si IFT faible (ab) ⊕ Oiseaux si IFT fort (ab)	⊕ Oiseaux insectivores si chaumes de riz (sr) ∅ si autre culture (sr)
		Haies	⊖ Syrphes (sr) ⊕ Oiseaux de lisières (ab) ⊖ Oiseaux prairiaux (ab) ⊕ Grand rhinolophe (connectivité*) ⊖ Flamant rose (incursion*)	⊕ Oiseaux insectivores si chaumes de riz (ab) ∅ si autre culture (ab) ⊕ Oiseaux insectivores (sr)
	Milieux semi-naturels surfaciques	Pourcentage de milieux semi-naturels	⊖ Carabes (ab, sr) ∅ Araignées si IFT faible (ab, rs) ⊕ Araignées si IFT fort (ab, rs)	∅ Oiseaux granivores et insectivores (sr, ab)
		Marais	⊕ Oiseaux prairiaux (ab) ⊕ Oiseaux paludicoles (ab)	
		Milieux ouverts	⊕ Oiseaux prairiaux (ab)	
		Boisements	⊖ Oiseaux prairiaux (ab)	
Hétérogénéité des parcelles agricoles	Diversité des cultures		∅ Oiseaux (ab) ⊖ Carabes (ab) ⊖ Abeilles si IFT faible (ab) ∅ Abeilles si IFT fort (ab)	⊕ Oiseaux granivores (ab, rs)
	Taille des parcelles agricoles		∅ Oiseaux (ab)	∅ Oiseaux granivores et insectivores (ab, sr)
Pratiques agricoles	IFT		∅ Hors interactions	
	Interculture			⊕ Oiseaux granivores si chaumes de riz (ab, rs)

Abréviations, IFT : Indice de Fréquence de Traitement, ab : abondance, rs : richesse spécifique

* L'effet des haies sur la connectivité des habitats pour les chiroptères et sur la probabilité d'occurrence des flamants dans les rizières ne sont pas des résultats de ma thèse. En revanche, cette thèse a été l'occasion de quantifier l'augmentation de la connectivité et la diminution de l'occurrence des flamants dans un paysage où toutes les haies entourant les parcelles auraient été replantées (Chapitre 4).

5.2 Réponse de la biodiversité des systèmes de grandes cultures de Camargue à l'hétérogénéité des paysages et aux pratiques agricoles

5.2.1 Les bordures de parcelles : des éléments clés dans les paysages agricoles

5.2.1.1 La nécessité d'une diversité de types de bordures

Malgré la pérennité des aménagements paysagers, peu d'études s'intéressent aux effets de la structure du paysage au cours d'une saison complète (e.g. Assandri et al., 2017; Muñoz-Sáez et al., 2017). Nos résultats illustrent que les effets positifs de la quantité des linéaires de roseaux ou de haies sur l'abondance et la richesse spécifique de différentes guildes d'oiseaux peuvent se maintenir tout au long de l'année. En effet, nous avons montré qu'en Camargue les haies et les linéaires de roseaux constituent des habitats de substitution pour les oiseaux paludicoles et les oiseaux de lisière forestière durant la saison de reproduction (Chapitre 2) et qu'ils constituent probablement des sites d'alimentation complémentaires ou des refuges face aux prédateurs en hiver pour les passereaux insectivores (Chapitre 3).

Ces résultats contrastent avec d'autres études qui ont montré des effets différents de la structure du paysage selon les saisons (Assandri et al., 2017; Muñoz-Sáez et al., 2017). C'est le cas de la proportion de prairies dans les paysages de polyculture en Italie qui a un effet positif sur l'abondance des pies bavardes (*Pica pica*) en hiver et un effet négatif au printemps (Gianpasquale and Alberto, 2019). Ces antagonismes peuvent provenir des changements de régime alimentaire au moment de la reproduction ou des changements de la composition spécifique des communautés du fait de la migration.

Les aménagements paysagers peuvent également avoir des effets antagonistes au cours d'une même saison, entre différents taxons, ou entre différentes espèces d'un même taxon. Par exemple, la proportion de milieux semi-naturels a un effet positif sur l'abondance d'araignées, mais un effet négatif sur l'abondance et la richesse spécifique des carabes (Chapitre 1). La quantité de haies a un effet positif sur l'abondance des oiseaux de lisière forestière, mais pas sur les oiseaux paludicoles, et à l'inverse, la quantité de linéaires de roseaux a un effet positif sur l'abondance de ces dernières, mais pas sur les premières (Chapitre 2). Dans ces situations, des arbitrages sur les recommandations de gestion doivent être réalisés par les différentes parties prenantes. En effet, la replantation de haies peut se faire au détriment de la largeur d'une bande enherbée ou de la longueur de linéaire de roseaux et il y a donc une corrélation négative entre l'incrémentation de la longueur des haies et les autres types de bordures.

Dans certains cas, les modèles de prospective territoriale peuvent aider à arbitrer entre différentes recommandations ou à mieux les concilier (Kaim et al., 2018). Ces modélisations

permettent de simuler l'effet de la mise en œuvre d'une recommandation sur la biodiversité, mais aussi sur d'autres variables comme les rendements agricoles ou les coûts de mise en place de ces recommandations (Chapitre 4; Yang et al., 2019). Les coûts et les bénéfices d'une recommandation peuvent varier spatialement. Une ripisylve située proche d'un boisement est par exemple plus intéressante pour la diversité fonctionnelle en diatomées des rivières et stocke plus de carbone qu'une ripisylve ayant la même surface mais étant isolée (Witing et al., 2022). De plus, il peut exister une incompatibilité entre les différentes mesures de gestion, c'est-à-dire, qu'on ne peut pas les appliquer simultanément partout. C'est le cas pour la gestion des différents types de bordures (Chapitre 2) ou la gestion de la proportion de grandes cultures et de milieux semi-naturels puisque l'augmentation d'un de ces milieux entraine mécaniquement la diminution des autres milieux (Segre et al., 2022). Identifier les zones les plus favorables pour la mise en place des recommandations de gestion permet donc de maximiser les effets positifs des aménagements tout en limitant leurs effets négatifs (Memmah et al., 2015; Witing et al., 2022).

La modélisation de prospective territoriale réalisée dans cette thèse permet de quantifier les gains de la plantation de haies en bordure des parcelles en termes de connectivité des habitats boisés pour le grand rhinolophe et en termes de réduction de la probabilité d'incursion des flamants roses dans les rizières (Chapitre 4). Nous avons modélisé l'effet de la plantation de haies sur la connectivité de l'habitat du grand rhinolophe à l'aide d'un plugin du logiciel QGIS "Chloé – métrique paysagère" développé par Boussard and Baudry (2017) et sur la probabilité d'incursion des flamants roses à l'aide d'un modèle logistique développé par Tourenq et al. (2001). La plantation de l'ensemble des 2 400 km de nouvelles haies possibles (984 km actuellement) permet de doubler la connectivité des habitats pour le grand rhinolophe, mais cette connectivité reste faible (Fig. 5, page 142). La distance de dispersion maximum le long d'un élément boisé paramétrée actuellement dans le modèle est de 1 km. Cette distance correspond à la distance de déplacement moyenne des individus en automne (Bontadina et al., 2002), et est peut-être trop restrictive pour caractériser la connectivité d'un paysage pour cette espèce. De nouveaux tests vont être réalisés en autorisant une distance de déplacement de 5 km le long des éléments boisés, ce qui correspond à la distance de déplacement maximum moyenne des femelles après la mise bas (Boireau and Le Campion, 2014). Pour ce qui est des flamants roses, la diminution de la probabilité d'incursion grâce à la plantation de nouvelles haies semble faible au niveau de l'ensemble du territoire (diminution de 76,2 % à 69,7 % ; Chapitre 4). Cependant, il existe peut-être des variations de gains très importantes entre les parcelles. En effet, le modèle de calcul de la probabilité d'incursion utilise une fonction exponentielle

décroissante pour modéliser l'effet de la distance entre le centroïde des parcelles et la haie la plus proche (Tourenq et al., 2001a). La probabilité d'incursion peut donc être fortement réduite par la plantation de haies pour les parcelles de petite taille et inchangée pour les grandes parcelles. La décroissance plus rapide de la probabilité globale d'incursion des flamants roses observée lors de la plantation des dix premiers pour cent de nouvelles haies (Figure 3, page 140) est donc peut être liée à la décroissance forte de cette probabilité pour un nombre limité de petites parcelles. Ce travail suggère que la plantation de nouvelles haies est un bon moyen de lutte contre les flamants roses si elle est accompagnée par une réduction de la taille des parcelles agricoles.

Optimiser la plantation de haie permet de limiter la compétition entre cette infrastructure agroécologique et les autres types de bordures (bandes enherbées et linéaire de roseaux). Plusieurs méthodes existent pour optimiser les modèles de prospective territoriale, comme le front de Pareto ou les algorithmes génétiques (Andreotti et al., 2018; Kaim et al., 2018). Il serait intéressant de mesurer la performance de ces différentes méthodes afin de savoir laquelle est la plus adaptée pour répondre à notre problématique.

Le modèle de prospective territoriale actuellement développé porte sur deux espèces qui fournissent des services écosystémiques (consommation des pyrales du riz par les grands rhinolophes) et des disservices (consommation des grains de riz par les flamants roses ; Chapitre 4). Ce modèle pourrait être facilement applicable à d'autres variables de la biodiversité ou des services/disservices associés. L'abondance des espèces d'oiseaux nicheurs pourrait par exemple être modélisée en fonction de l'aménagement des différentes infrastructures agroécologiques mises en place en bordure de parcelle (Chapitre 2).

5.2.1.2 Interaction entre bordures de parcelles et pratiques agricoles

L'effet de l'intensité des pratiques agricoles peut modifier l'effet des différentes structures paysagères sur la biodiversité (Carrié et al., 2017; Tscharntke et al., 2012b). Nos résultats ont permis de mettre en évidence l'effet positif de la longueur de canaux pour les abeilles et de la longueur des bandes enherbées pour les oiseaux dans le cas d'une utilisation intensive de pesticides (Chapitre 1). La synthèse de Kiviat (2013) montre que les roseaux (*Phragmites australis*) présents le long des canaux d'irrigation et de drainage sont utilisés comme gîtes par certaines espèces de pollinisateurs. Il en est de même pour les oiseaux prairiaux qui utilisent les bandes enherbées comme sites de reproduction (Marshall et al., 2006). L'utilisation de pesticides impacte négativement la disponibilité en ressources alimentaires (pollen, graines, insectes) dans les parcelles agricoles (Boatman et al., 2004; Bohnenblust et al.,

2016). Les ressources présentes dans les parcelles en agriculture conventionnelle sont donc insuffisantes pour accueillir ces taxons mais les milieux semi-naturels environnants comme les bordures peuvent compenser en apportant des habitats et ressources complémentaires (Carrié et al., 2017 ; Chapitre 1). En revanche, dans les parcelles en agriculture biologique l'absence de pesticides permet probablement de garantir une ressource alimentaire suffisante au sein des parcelles agricoles, ce qui réduit l'effet des milieux semi-naturels adjacents sur la biodiversité observée au sein des parcelles (Batáry et al., 2010).

Plusieurs études ont observé une atténuation des effets négatifs des pesticides sur la biodiversité grâce à la présence de milieux semi-naturels surfaciques dans le paysage (Carrié et al., 2017; Park et al., 2015; Ricci et al., 2019). Notre étude montre quant à elle qu'une diversité de milieux semi-naturels, dont les bordures de parcelles, peut atténuer les effets négatifs des pesticides. En effet, nous avons constaté qu'une longueur de bandes enherbées supérieure à 3 km par km² (3,9 km par km² en moyenne en Camargue sur un échantillon de six exploitations ; Georget et al., 2022) peut atténuer les effets négatifs des pesticides sur l'abondance des oiseaux, et qu'une longueur de canaux supérieure à 9,1 km par km² (7,5 km par km² en moyenne en Camargue sur un échantillon de douze exploitations; Georget et al., 2022) peut atténuer ces effets sur la richesse spécifique en abeilles (Chapitre 1). Ces résultats permettent d'affiner l'hypothèse de 'complexité intermédiaire du paysage' développée par Tscharntke et al. (2012) qui prédit un effet de modération des effets des pesticides lorsque la proportion de milieux semi-naturels est intermédiaire i.e. comprise entre 1 % et 20 % (cf. 1.1.2.1). En montrant que plusieurs composantes de la complexité du paysage modèrent l'influence de l'utilisation des pesticides sur différents groupes taxonomiques, notre étude suggère qu'il est peu probable qu'un seuil unique de milieux semi-naturels soit pertinent pour déclencher un effet de modération pour l'ensemble des taxons. Nicholson et al. (2017) observent par exemple que 50 % de milieux semi-naturels sont nécessaires pour modérer l'effet des pesticides sur les pollinisateurs tandis que selon Jonsson et al. (2015), 25 % sont nécessaires pour modérer ces effets sur les espèces de parasitoïdes. Il semble donc important de considérer plusieurs seuils pour plusieurs composantes du paysage afin de comprendre la distribution des différents groupes taxonomiques dans les paysages agricoles. Notre étude confirme la nécessité de poursuivre les recherches sur l'effet de modération du paysage, en prenant en compte à la fois de multiples variables paysagères et de multiples taxons et en explorant des gradients paysagers suffisamment étendus.

Les types de couverts cultivés influencent également l'effet des bordures sur la biodiversité à travers la modification de la fertilité des sols des bordures (Aavik et al., 2008;

Blaix and Moonen, 2020) ainsi que par la ressource alimentaire disponible aux abords des bordures (Haenke et al., 2014; Holzschuh et al., 2016). Ces interactions entre bordures et couvert cultivé ont été très peu explorées au cours de la période hivernale. En Californie, Heath et al. (2017), n'observent pas de différence d'abondance d'oiseaux hivernants dans les haies qui bordent les vergers par rapport aux haies entourées de céréales. Au contraire, en Camargue, nous mettons en évidence un effet positif des linéaires de roseaux et des haies pour les passereaux insectivores seulement lorsque la parcelle adjacente est couverte de chaumes de riz (Chapitre 3). Nous pouvons émettre deux hypothèses pour expliquer ce résultat. Les bordures peuvent constituer des zones refuges permettant aux oiseaux exposés aux prédateurs aériens (e.g. épervier d'Europe, faucon émerillon) dans une parcelle agricole de se camoufler dans la végétation dense (Graham et al., 2018). Les bordures peuvent également constituer des zones d'alimentation complémentaires, car elles peuvent abriter différents invertébrés ou baies (Gallé et al., 2018). En revanche, ces interactions ne sont pas perceptibles dans les parcelles qui ne sont pas en chaumes. Le faible effectif des oiseaux dans les autres types de couverts qui sont a priori moins intéressants pour les oiseaux hivernants (sol nu, luzerne, céréales) pourrait expliquer l'absence de signal. Au vu de l'importance des milieux agricoles en hiver pour la dynamique des populations d'oiseaux (Gillings et al., 2005; Robb et al., 2008), il est nécessaire de continuer d'explorer les effets de la structure du paysage en interaction avec les effets des pratiques agricoles, notamment identifier les ressources qui sont consommées dans les parcelles et les bordures afin d'affiner les recommandations de gestion de ces habitats.

5.2.1.3 Interactions entre bordures et milieux semi-naturels

L'effet des bordures de parcelles sur la biodiversité peut être modifié du fait des interactions avec la présence de milieux semi-naturels (Ernoult et al., 2013; Holzschuh et al., 2009). Nous avons mis en évidence que les différents types de bordures de parcelles constituent des habitats semi-naturels précieux pour la biodiversité des paysages agricoles (Chapitre 2). En revanche, à surface égale, ces habitats linéaires ne semblent pas aussi favorables que les habitats semi-naturels surfaciques. En effet, l'effet de la surface de marais sur l'abondance des oiseaux des roselières est 1,4 fois plus fort que l'effet de la surface de linéaires de roseaux (β_{marais} = 0,79 ; $\beta_{Lroseaux}$ = 0,58 ; page 99). La méta analyse de Riva and Fahrig (2022) met en évidence qu'à surface égale, les habitats semi-naturels de petites surfaces sont plus intéressants que les habitats semi-naturels de grande surface pour la conservation de la biodiversité. Notre étude semble aller à l'encontre de ce résultat. Cette différence soulève la question de l'importance de la configuration spatiale des habitats semi-naturels : un patch de roseaux

circulaire de 100 m² est-il plus intéressant pour les espèces paludicoles qu'une bordure de roseaux de 100 m de long sur 1 m de large ? McMahon et al. (2010) ont tenté de répondre à cette question en prenant en compte la configuration des parcelles agricoles grâce à la variable périmètre/aire qui permet d'évaluer la longueur de bordure par rapport à la surface. Leurs résultats mettent en évidence que les oiseaux steppiques évitent les bordures de parcelles et donc que les parcelles circulaires ou carrées, formes qui minimisent le périmètre par rapport à la surface, sont les plus favorables pour ces espèces (McMahon et al., 2010).

La biodiversité au sein des bordures peut aussi être dépendante de la distribution d'habitats semi-naturels surfaciques dans le paysage. La quantité d'habitats semi-naturels dans le paysage ainsi que la connexion entre ces habitats et les bordures permettent d'augmenter la biodiversité des bordures (Ernoult et al., 2013; Holzschuh et al., 2009). Les oiseaux pourraient donc utiliser uniquement les bordures de parcelles adjacentes à des milieux semi-naturels surfaciques et non les bordures isolées.

Les milieux semi-naturels pourraient également être des habitats sources (habitats où une espèce donnée présentent un rapport positif entre les naissances et les morts et qui constituent donc une source d'individus migrateurs) tandis que les bordures seraient des habitats puits (habitats où une espèce donnée présentent un rapport négatif entre les naissances et les morts et qui dépendent de l'immigration en provenance des habitats sources). Un cas extrême de la théorie source-puits est le rôle de piège écologique que peuvent avoir les habitats puits, c'est-à-dire des habitats utilisés préférentiellement par les individus mais qui présentent des caractéristiques défavorables pour leur survie ou leur succès reproducteur (Kristan, 2003; Robertson and Hutto, 2006). Des analyses de dynamique des populations au sein des différents habitats seraient nécessaires pour identifier si les bordures de parcelles peuvent se révéler être des pièges écologiques (Hale and Swearer, 2016).

5.2.2 Gestion intégrée et séparée dans les paysages agricoles

5.2.2.1 Gestion intégrée des bordures en Camargue

Cette thèse met en avant plusieurs modes de gestion intégrée favorables à la conservation de la biodiversité en milieu agricole, avec en premier lieu, l'aménagement de haies, de linéaire de roseaux et de bandes enherbées en bordure de parcelles. Dans les différents chapitres de cette thèse, les effets des linéaires ou des surfaces des bordures ont été étudiés en regroupant les bordures en trois grands types (haies, bandes enherbées, linéaires de roseaux). Ce regroupement permet de limiter le nombre de variables utilisées dans les modèles et donc de gagner en puissance statistique (Zuur et al., 2009). En revanche, tous les types de bordures

n'ont pas le même potentiel d'accueil de la biodiversité. C'est par exemple le cas des haies dont l'effet peut varier en fonction de leurs caractéristiques physiques (largeur et hauteur), leur composition en espèces végétales, ainsi qu'en fonction de leur mode de gestion (Dondina et al., 2016; Graham et al., 2018; Montgomery et al., 2020). En Camargue, on peut distinguer six types de haies différentes, la catégorie la plus abondante étant celle des haies arbustives (50,3 % du linéaire ; Tableau 3). Au vu de la littérature, la catégorie de haie la plus intéressante, notamment pour les oiseaux, semble être les haies multi-strates car leur volume et diversité végétale est plus importante (Graham et al., 2018; Montgomery et al., 2020).

Tableau 3 : Longueur des différents types de haies présentent sur l'île de Camargue (PNRC, 2016).

Type de haies	Description	Longueur (km)
Arbustive	Haie de feuillus (tamaris, aubépine…) et d'une hauteur de 2 à 3 m	462,0
Multi-strates feuillues	Haie haute (>7 m) d'essences variées (souvent des peupliers blancs, saules ou chênes), et composée d'un sous-étage arbustif	237,3
Résineux	Alignement de résineux, principalement des cyprès	103,1
Canne de Provence	Alignement de cannes de Provence	61,5
Ripisylve	Haie d'arbres et d'arbustes, généralement large (>20 m) et située en bords de cours d'eau	32,7
Peuplier ou Platane	Alignement de peupliers d'Italie ou de platanes	22,5

Les alignements de roseaux sont eux plus homogènes, car monospécifique (*Phragmites australis*) et d'une hauteur constante d'environ 1,5 m. Les canaux auxquels ils sont associés ont en revanche des caractéristiques variables, et peuvent être classés en trois catégories. Une dizaine de canaux d'assainissement et d'irrigation larges et en permanence en eau parcourent la Camargue. Du fait de la présence d'eau en continu, ces canaux abritent une biodiversité riche (Roché, 2017). De plus petits canaux d'irrigation relient certains des grands canaux aux parcelles agricoles et sont en eau tout au long de la culture du riz de mai à octobre. Afin d'économiser l'eau et de réduire les coûts de gestion, on observe de plus en plus de canaux d'irrigation enterrés ou bétonnés en Camargue (obs. pers.). Ces évolutions pourraient avoir des conséquences néfastes pour la biodiversité, car leur rôle de corridors pour la faune et la flore aquatique n'est plus assuré (Liqin et al., 2009) et parce que les canaux bétonnés offrent moins ou pas de ressources alimentaires aux espèces de zones humides comme les oiseaux (Katoh et al., 2009). L'eau des rizières est ensuite évacuée des parcelles par des canaux de drainage qui sont en eau de manière intermittente entre mai et octobre. La réglementation n'oblige pas la

présence d'une bande tampon de 5 m entre les parcelles et les canaux de drainage, car ces derniers ne sont pas considérés comme des cours d'eau BCAE (Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales ; Légifrance, 2011). Or, les eaux de drainage des parcelles agricoles en Camargue sont toutes redirigées vers le Vaccarès ce qui conduit à des taux de pesticides importants dans cette lagune (S.N.P.N., 2013). La concentration des pesticides dans le Vaccarès est par exemple soupçonnée d'avoir fortement dégradé les herbiers de zostères (*Zostera noltei* ; Espel et al., 2019), des habitats clés qui abritent une biodiversité riche et qui rendent de nombreux services écosystémiques (Waycott et al., 2009). La présence de bandes tampons permettrait de limiter le lessivage des pesticides (Lorenz et al., 2022), ainsi que d'assurer une surface suffisante pour la mise en place de bordures comme les haies ou les bandes enherbées.

Nos résultats mettent en évidence un effet positif des bandes enherbées seulement pour la richesse spécifique des araignées et l'abondance des araignées et des oiseaux (Chapitre 1). Le peu d'effet de ce type de bordures peut s'expliquer par le fait que ces bandes sont fréquemment fauchées et utilisées par les agriculteurs pour se déplacer dans les parcelles agricoles, ce qui entraîne des perturbations susceptibles d'empêcher la nidification (Vickery et al., 2009). L'effet des bandes enherbées sur la biodiversité pourrait être amélioré par l'implantation de bandes fleuries qui ont un effet positif sur la richesse spécifique et l'abondance des auxiliaires de culture (Tschumi et al., 2016). La présence de ces auxiliaires pourrait avoir des bénéfices pour les agriculteurs en termes de lutte biologique, notamment dans les systèmes rizicoles (Ali et al., 2019; Settele and Settle, 2018).

5.2.2.2 Gestion intégrée de l'hétérogénéité des cultures en Camargue

L'augmentation de l'hétérogénéité des cultures (nombre et diversité des cultures, taille moyenne des parcelles) est un autre mode de gestion intégrée qui permet de favoriser la biodiversité des milieux agricoles sans diminuer la surface dédiée à la production agricole (Chapitre 3; Lindsay et al., 2013; Sirami et al., 2019).

La diminution de la taille des parcelles agricoles est une mesure favorable à la biodiversité car elle permet d'augmenter les zones d'interfaces entre parcelles, ou entre parcelles et milieux semi-naturels (Monck-Whipp et al., 2018; Šálek et al., 2018). La taille réduite des parcelles facilite ainsi l'accès à différentes ressources pour les taxons ayant besoin de plusieurs ressources complémentaires (Batáry et al., 2017; Sirami et al., 2019). Contrairement à Sirami et al. (2019) qui mettent en évidence un effet fort de la taille des parcelles mais un effet faible de la présence d'infrastructures agroécologiques de bordure, les résultats obtenus dans cette thèse mettent en avant un effet des bordures sur l'abondance et la

richesse spécifique des oiseaux, mais aucun effet de la taille des parcelles (Chapitres 2 et 3). Les parcelles agricoles camarguaises présentent la particularité d'être de petites tailles (2,32 ± 0.10 ha en moyenne pour les 86 parcelles des chapitres 2 et 3) et entièrement entourées de bordures larges afin de maintenir l'eau lors de leur inondation au moment de la culture du riz. La réduction de la taille des parcelles agricoles permet donc d'augmenter la longueur des interfaces entre culture et bordure de parcelle favorisant ainsi la complémentation entre ces deux types d'habitats. L'absence d'effet de la taille des parcelles agricoles suggère que les parcelles camarguaises sont suffisamment petites pour permettre la complémentation entre les cultures et les bordures (Chapitre 3).

Sur les sept taxons étudiés au cours du projet FarmLand : plantes, abeilles, papillons, syrphes, carabes, araignées et oiseaux, on ne relève aucun effet positif de la diversité des cultures et même au contraire un effet négatif sur l'abondance des carabes et l'abondance des abeilles lorsque l'intensité des pesticides est faible en Camargue (Chapitre 1). Sirami et al. (2019) mettent quant à eux en évidence un effet positif de l'augmentation du nombre de cultures échantillonné dans le paysage et un effet positif de la diversité des cultures dans les paysages avec plus de 11 % de milieux semi-naturels sur l'ensemble des taxons des huit régions étudiées au cours du projet FarmLand. L'effet positif du nombre de cultures échantillonné s'explique par la présence de davantage d'espèces spécialistes lorsque le nombre de milieux échantillonnés augmente (spécialisation dans un seul habitat ; Weibull et al., 2003). L'effet positif de la diversité des cultures dans les paysages avec une proportion de milieux semi-naturels élevée s'explique par une complémentation des ressources lorsque le nombre de milieux augmente (Dunning et al., 1992). En Camargue, le nombre de cultures échantillonné est très fortement corrélé à la diversité de Shannon des cultures que nous avons utilisée dans les différentes analyses (coef. Pearson > 0,7) et la proportion moyenne de milieux semi-naturels dans les différents paysages échantillonnés est supérieure à 20 %. Une des hypothèses pour expliquer l'absence d'effet de la diversité des cultures repose sur la proportion élevée d'espèces associées aux zones humides dans cette région. En effet, les parcelles de riz sont utilisées par ces espèces comme des habitats de substitution face à la diminution des surfaces de marais naturels (Edirisinghe and Bambaradeniya, 2006; Elphick, 2000; Rosecchi et al., 2006). Les parcelles de riz ont donc un rôle plus important pour la biodiversité de Camargue que les autres cultures. L'importance de la culture du riz pour la biodiversité se retrouve dans d'autres paysages rizicoles, comme au Népal où la proportion de riz n'a pas d'effet sur la richesse spécifique des oiseaux, mais augmente leur abondance (Katuwal et al., 2022). De plus, cette thèse met en évidence l'effet bénéfique de cette culture pour les passereaux terrestres hivernants en raison

de l'abondance des résidus de récolte exploitables par de nombreuses espèces d'oiseaux granivores et insectivores (Chapitre 3). Cette culture est aussi utilisée en hiver par les oiseaux d'eau comme les canards (Pernollet et al., 2015b) et les grues cendrées (*Grus grus* ; Encadré 3). La diminution des surfaces cultivées en riz, même si elle s'accompagnait d'une augmentation de la diversité des cultures, pourrait donc se révéler être une menace pour la biodiversité caractéristique du territoire camarguais. De plus, la présence d'une culture inondée dans la rotation oblige les agriculteurs à garder des bordures larges pour maintenir l'eau et des parcelles de taille réduite afin de gérer facilement les niveaux d'eau. La diminution des surfaces cultivées en riz pourrait donc être défavorable à l'hétérogénéité des milieux agricoles en Camargue.

Encadré 3 : Grue cendrée et paysage en Camargue

La population de grues cendrées hivernantes en Camargue a fortement augmenté entre 2004 quand seulement 200 individus étaient recensés (Kayser et al., 2018) et aujourd'hui où 27 000 individus ont été comptés le 15 janvier 2022 sur l'ensemble des dortoirs. Cette espèce, dont les populations hivernantes sont « quasi menacées » en France, utilise principalement les parcelles agricoles pour se nourrir (Le Roy, 2010). En Camargue les grues affectionnent particulièrement les chaumes de riz qui sont riches en résidus de culture (Kayser et al., 2018; Pernollet et al., 2016). Cependant, elles peuvent également se nourrir des grains de blé fraîchement semés et localement occasionner des dégâts importants, ce qui crée des tensions avec les agriculteurs (Lemierre, 2020).

Du 12 novembre 2021 au 9 février 2022, les grues présentes sur un ensemble de 282 parcelles agricoles ont été comptées de manière hebdomadaire. Ces parcelles ont été sélectionnées le long d'un gradient de taille de parcelle et de densité de haies. Les effets de la taille des parcelles, la densité de haies, la distance entre le centre de la parcelle et la haie la plus proche, la distance au dortoir, la date d'observation, le couvert d'interculture et la culture précédente ont été analysés grâce à un modèle linéaire à effet mixte, l'ID de la parcelle étant en effet aléatoire.

Les analyses préliminaires de ces données montrent un effet positif de la taille des parcelles sur l'abondance de grues (Fig. 10.A). Tout comme pour les flamants (Tourenq et al., 2001a), la présence de bordure peut avoir un effet dissuasif pour les grues. L'abondance des grues sur les parcelles en hiver est également positivement corrélée à la présence de riz lors de la saison culturale précédente (Fig. 10.B). Les grues peuvent donc certainement accéder aux résidus de culture du riz même si ces derniers ont été enfouis par les opérations de travail du sol. Nos données semblent montrer que le taux d'occupation des parcelles de blé ainsi que le nombre de grues observées sur ces parcelles augmentent au cours de la saison (Tableau 4). Les stocks de graines de riz s'épuisant au cours de l'hiver (Pernollet et al., 2016), on peut émettre l'hypothèse que les grues se reportent vers les parcelles de blé au cours de la saison.

Encadré 3 suite : Grue cendrée et paysage en Camargue

Tableau 4 : Taux d'occupation et abondance des grues dans les parcelles de blés suivis au cours des mois d'hivernage.

	Novembre	Décembre	Janvier	Février
Nombres de parcelles	138	254	223	114
Taux d'occupation	0 %	1,6 %	0,9 %	2,6 %
Abondance	0	122	94	261

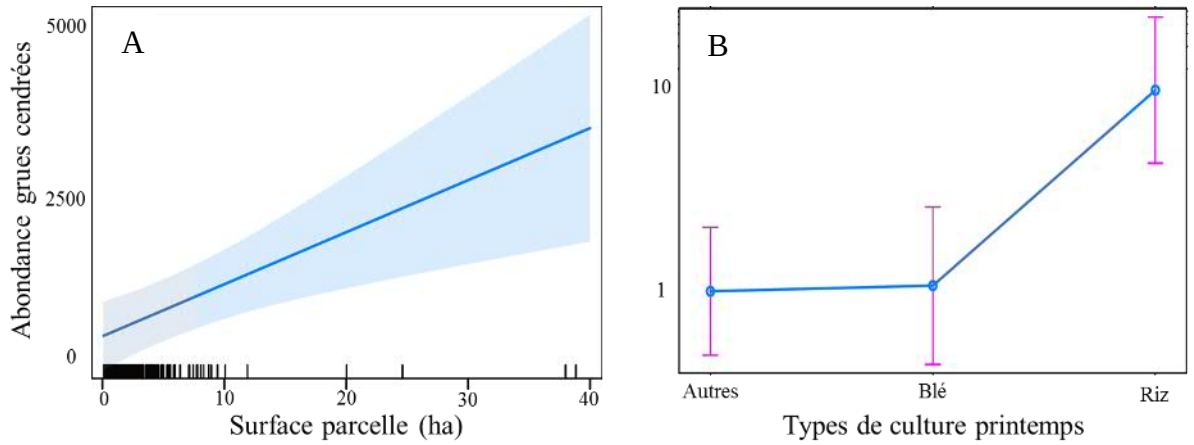


Figure 10 : Abondance des grues en fonction (A) de la surface des parcelles agricoles et (B) du type de culture.

Recommandations

Cette étude met en avant l'intérêt de limiter la taille des parcelles agricoles afin de réduire la probabilité d'incursion des grues dans les parcelles agricoles. Ce résultat renforce l'intérêt de cette mesure qui permet également de limiter la probabilité d'incursion des flamants rose dans les rizières au printemps (Tourenq et al., 2001a). Les résultats de ces analyses semblent également encourager les agriculteurs à réaliser des semis précoces sur les grandes parcelles et celles avec un précédent riz.

En Camargue, l'assolement des parcelles de grandes cultures est dominé par le riz qui représente 44,2 % des surfaces cultivées en 2020 (Fig. 11). Cependant, les agriculteurs camarguais cherchent depuis plusieurs années à diversifier leur assolement et à réduire les surfaces cultivées en riz qui sont passées de 16 153 ha en 2000 à 11 789 ha en 2021 sur la zone IGP riz de Camargue. L'ouverture des marchés mondiaux en 1995, qui a entraîné une diminution du prix du riz, et la fin des aides couplées suite à la réforme de la PAC en 2014 sont

des facteurs économiques qui expliquent en partie cette diminution des surfaces (Mouret, 2018b). A cela s'ajoutent des contraintes techniques, car seules six substances actives (flufénacet, cycloxydime, cyhalofop-butyl, bensulfuron-méthyl, halosulfuron-méthyl, pénoxsulame) utilisant trois modes d'action différents (4 inhibiteurs de l'enzyme acétolactate synthase, 1 inhibiteur de l'acétyl-coenzyme A carboxylase, 1 inhibiteur de la synthèse des acides gras) sont autorisées pour lutter contre les adventices en riziculture (Marmotte and Thomas, 2018), ce qui limite l'efficacité des traitements et favorise l'apparition de plantes résistantes (Nauen et al., 2008).

Le développement de l'agriculture biologique, qui représente 20 % de la surface agricole utile en Camargue en 2020, nécessite de diversifier les assolements, car 4 à 5 années de cultures sèches sont nécessaires avant le retour du riz pour éviter les problèmes d'adventices (Mouret, 2018a). La luzerne est largement utilisée dans les rotations des agriculteurs biologiques pour l'apport azoté de cette culture, mais elle est difficilement valorisée par les fermes qui ne possèdent pas de bétail (Migairou-Leprince et al., 2021). Le blé, le tournesol et l'orge complètent les rotations classiques réalisées en agriculture biologique et conventionnelle (Fig. 11). Le maraîchage composé principalement de culture de tomates et de melons entre de plus en plus fréquemment dans les rotations, car c'est un bon précédent agronomique aux céréales du fait du paillage des tomates et melons qui épuise le stock de graines d'adventice et des résidus de matière organique importants après ces cultures (Migairou-Leprince et al., 2021). Cependant, le paillage du sol est réalisé à l'aide de toiles en plastique ce qui laisse de nombreux résidus dans le sol après ces cultures. Ces résidus de plastiques et le travail du sol important posent des questions sur l'effet de ces cultures sur la biodiversité du sol. Une autre limite de ces productions est leur recours à de la main-d'œuvre nombreuse pour effectuer des opérations manuelles et répétitives. Les entreprises d'intérim ont souvent recours à des travailleurs détachés pour lesquels les conditions de travail sont difficiles et souffrent parfois d'abus (cf. procès de Terra Fecundis : société d'intérim condamnée à 500 000 € d'amende en 2021 et 375 000 € en 2022 pour violation des règles européennes du travail détaché).

Selon nous, le développement de l'agriculture biologique en Camargue devrait donc être réalisé en limitant le recours au maraîchage et en assurant des apports d'eau dans le delta aujourd'hui réalisé grâce à l'inondation des rizières, afin de continuer à alimenter les milieux humides. L'inondation hivernale des parcelles peut être une solution pour maintenir les apports d'eau et favoriser les espèces associées aux zones humides en fournissant par exemple des remises pour les canards hivernants (Brogi et al., 2015). Cette pratique peut aussi être bénéfique

aux agriculteurs en faisant germer des adventices aquatiques présentes dans les parcelles, épuisant ainsi le stock de graines d'adventices du riz (Uno et al., 2021).

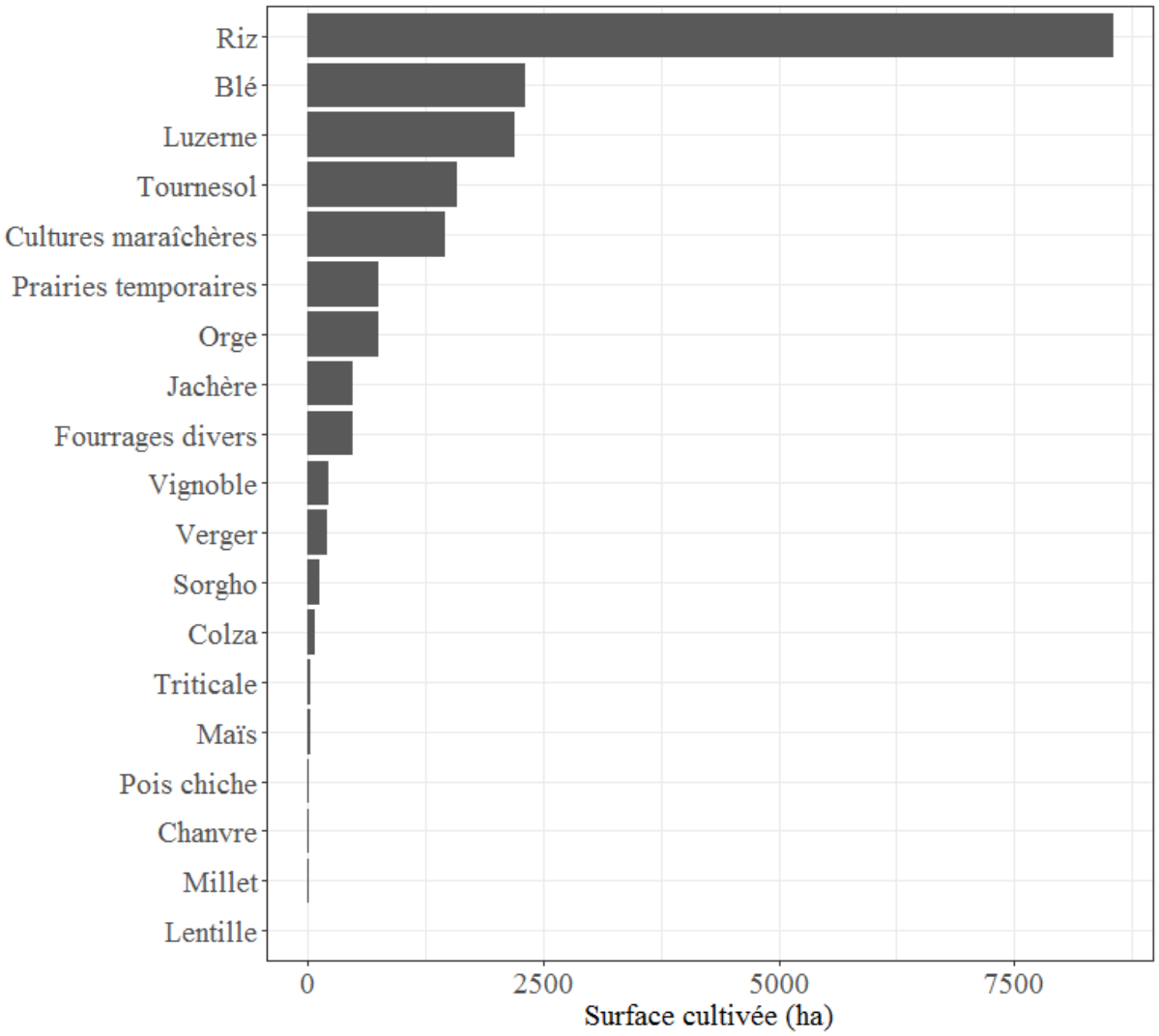


Figure 11 : Surface des différentes cultures cultivées sur en Camargue en 2020 (RPG, 2020).

5.2.2.3 Gestion séparée des milieux semi-naturels en Camargue

Contrairement à la gestion intégrée qui cherche à ménager des espaces accueillants pour la biodiversité au sein de la matrice agricole, les modes de gestion séparée du paysage cherchent à maximiser la production agricole sur des surfaces limitées afin de laisser de la place à la biodiversité dans des milieux semi-naturels en dehors des zones de production (Green et al., 2005).

En Camargue, il existe une diversité de milieux semi-naturels spécifiques comme les marais saumâtres, les mares et marais temporaires d'eau douce ou les sansouïres (Blondel et al., 2019). Ces milieux semi-naturels sont majoritairement situés dans de vastes espaces

protégés comme la réserve nationale de Camargue (13 200 ha), ou la réserve naturelle régionale de la Tour du Valat (2 600 ha). De nombreuses études ont mis en évidence la richesse de ces milieux semi-naturels (e.g. Balkiz, 2006; Brochet et al., 2009; Ficheux et al., 2014; Johnson, 1997; Mathevet and Tamisier, 2002). Les suivis ornithologiques et odonatologiques réalisés au cours de cette thèse montrent que certaines espèces connues des milieux semi-naturels, et notamment des espaces protégés, sont absentes des parcelles agricoles échantillonnées (Encadré 4). C'est le cas de la lusciniole à moustaches (*Acrocephalus melanopogon*) ou du leste fiancé (*Lestes sponsa*) qui se reproduisent dans les roselières des marais semi-naturels de Camargue, mais que l'on ne retrouve pas dans les linéaires de roseaux en bordure de parcelle (Chapitre 2). Il en est de même pour les espèces steppiques historiquement présentes en Camargue, comme l'alouette calandrelle (*Calandrella brachydactyla*) ou l'alouette calandre (*Melanocorypha calandraqui*), qui ont disparu au cours du siècle dernier et ne subsistent plus que dans la plaine de Crau, à l'est de la Camargue (Galewski and Devictor, 2016). Ces espèces steppiques ont besoin de grandes surfaces d'habitats ouverts d'un seul tenant, avec un rapport superficie/périmètre élevé afin d'y trouver suffisamment de ressources et de limiter les risques de prédation par les mammifères terrestres (Delgado et al., 2010). Les outardes canepetières (*Tetrax tetrax*) peuvent ainsi utiliser les jachères suffisamment grandes comme des habitats complémentaires (Wolff, 2004). Les exigences écologiques de ces espèces ne peuvent être satisfaites avec la mise en place de petites parcelles ou de bandes enherbées, même si la superficie totale de ces dernières était identique à la superficie occupée par des parcelles en jachère, du fait de leur trop faible rapport superficie/périmètre. Ces résultats mettent encore davantage en avant l'importance de la conservation des grands blocs de milieux semi-naturels subsistants en Camargue.

Encadré 4 : Suivis des odonates

Les enjeux de conservations concernant les odonates sont importants en Camargue du fait de la diversité d'espèces que l'on trouve dans cette région et des pressions que subissent les zones humides (Kalkman et al., 2018). Les libellules représentent également une ressource alimentaire importante pour certains oiseaux à enjeu de conservation (ex : rollier d'Europe, sterne hansel). De plus, les odonates sont des auxiliaires de cultures, car ce sont des prédateurs d'insectes ravageurs tels que les chironomes (Mesléard et al., 2005). Les odonates sont impactés par les pratiques culturales et l'hétérogénéité des paysages (Katayama et al., 2019).

Dans cette thèse, les odonates ont été échantillonnés le long d'un gradient d'hétérogénéité du paysage sur les 86 parcelles agricoles étudiées dans les chapitres 2 et 3. Les échantillonnages ont été réalisés le long de trois transects de 25 m situés en bordure de parcelle, selon le protocole RhoMéO (RhoMéO, 2014). Les suivis ont été effectués au cours des périodes de chasses des odonates, entre 16h et 20h (Grand and Boudot, 2006), et lors de la période phénologique la plus propice en Camargue, c'est-à-dire, entre le 1er et le 15 août (Papazian et al., 2017). L'objectif de ce travail en cours est d'évaluer l'effet des dates de mises en eau et d'assec des rizières ainsi que la quantité de canaux et des marais semi-naturels sur l'abondance et la richesse en espèce de ce taxon.

Sur les 40 espèces d'odonates présentes en Camargue (Papazian et al., 2017), seules les huit espèces les plus communes de Camargue ont été observées au sein des parcelles agricoles (Tableau 5). Ces relevés mettent en évidence le rôle clé des milieux semi-naturels, tels que les marais permanents et temporaires, pour la conservation des espèces de ce taxon.

Tableau 5 : Synthèse des espèces d'odonates observées sur les 86 parcelles agricoles suivies lors des campagnes d'échantillonnages de 2021 et 2022.

Espèces	Pourcentage de parcelles occupées (N= 86)	Nombre moyen d'individus par parcelles occupées	Statut IUCN France 2016
Crocothemis erythraea	100 %	33	LC
Orthetrum cancellatum	76,7 %	2	LC
Ischnura elegans	65,1 %	12	LC
Sympetrum foscolombii	62,8 %	8	LC
Orthetrum albistylum	51,2 %	2	LC
Ischnura pumilio	4,7 %	2	LC
Anax imperator	3,5 %	1	LC

5.2.3 Gestion combinée de la biodiversité

L'avantage des mesures de gestion intégrée est qu'elles consomment peu de surface productive, ce qui leur permet d'être plus facilement acceptables par les politiques publiques accompagnant les agriculteurs. Elles ne peuvent cependant constituer la seule réponse puisque certaines espèces ont besoin de grands habitats continus (Fahrig, 2003). Il est difficile de fournir des habitats continus suffisamment étendus si l'on se cantonne à l'échelle des exploitations. Les actions de gestion séparée doivent donc être réfléchies à une plus large échelle spatiale. Les parcs naturels régionaux ou nationaux pourraient être les coordinateurs d'actions collectives entre exploitations afin de garantir la mise en place et accompagner les agriculteurs dans la gestion de ces milieux semi-naturels étendus.

Depuis 2006 et la réforme des parcs naturels nationaux, cette mission apparaît dans la loi sous le terme de « solidarité écologique » (loi n° 2006-436 du 14 avril 2006). Au sein de la zone d'adhésion qui entoure la zone cœur de protection forte des parcs nationaux, les différents signataires de la charte du parc sont tenus de réaliser des actions de solidarité écologique qui relèvent d'actions de conservation, de limitation des externalités négatives des différentes activités, de valorisation des usages respectueux de l'environnement et de soutien financier à ces actions (Mathevet et al., 2010). On voit ici comment le concept de solidarité écologique permettrait de combiner, au lieu de les opposer, les concepts de gestion séparée (zones cœurs des parcs naturels nationaux) et de gestion intégrée (zone d'adhésion où se retrouvent notamment des activités agricoles). Les parcs naturels régionaux, qui incluent souvent des espaces protégés, pourraient être les animateurs de cette stratégie en proposant des modes de gestion intégrée aux agriculteurs afin de réduire les externalités négatives liées à l'agriculture et les accompagner dans la gestion des milieux semi-naturels de leur exploitation afin d'augmenter la capacité d'accueil des milieux agricoles et de mettre en place des corridors entre les espaces naturels protégés. Dans cette logique, les différents chapitres de cette thèse permettent de fournir des recommandations d'aménagements au parc naturel régional de Camargue (Encadré 5). Ces recommandations pourront aider les gestionnaires du parc naturel régional de Camargue à accompagner les agriculteurs dans la mise en place d'une gestion intégrée de la biodiversité dans leurs exploitations.

Encadré 5 : Recommandations de gestion à destination des agriculteurs et des gestionnaires d'espaces naturels.

- Assurer une diversité de type de bordure avec :

-Un minimum de 3 km de bande enherbée par km² (Chapitre 1)

-Un minimum de 9,1 km de canaux par km² en favorisant les canaux en terre afin de favoriser la présence de roseaux (Chapitre 1)

-Un développement du réseau de haies sur le territoire en planifiant la plantation de 900 km de linéaire (Chapitre 4)







- Maintenir ou restaurer une diversité de milieux semi-naturels notamment des marais et des milieux ouverts (Chapitre 2)





- Favoriser le maintien des chaumes de riz en hiver (Chapitre 3)



5.2.4 Des résultats généralisables

Les résultats obtenus dans la plaine rizicole de Camargue peuvent être extrapolés aux autres systèmes rizicoles du bassin méditerranéen comme le delta de l'Ebre, du Guadalquivir et la région de Valence en Espagne, la plaine du Pô en Italie, la plaine de Thessaloniki en Grèce ou le delta du Nil en Egypte. Les étés chauds typiques du climat méditerranéen ainsi que l'eau douce pompée dans les grands fleuves de ces différentes régions, y permettent la culture du riz inondée de mai à octobre (Blondel et al., 2019; Elmoghazy and Elshenawy, 2019). Les systèmes de production de riz dans ces régions sont similaires à ceux de la Camargue, avec du riz cultivé en rotation avec des céréales d'hiver (blé ou orge) ainsi que des cultures maraîchères ou de la luzerne (De Barreda et al., 2021; Elmoghazy and Elshenawy, 2019). Ces régions partagent aussi un cortège d'espèces communes qui sont susceptibles de répondre de la même manière aux pratiques agricoles et à la structure des paysages (Billerman et al., 2020).

Ces régions sont aussi soumises aux mêmes effets du changement climatique (Ozturk et al., 2015). La diminution des apports d'eau douce via la diminution des précipitations et la diminution des débits des grands fleuves est la première conséquence majeure du changement climatique sur l'agriculture dans le bassin méditerranéen (Drobinski et al., 2020). Cette diminution d'apport d'eau douce va limiter la culture des plantes irriguées qui sont fortement consommatrices d'eau : 20 000 m^3/ha pour le riz (Mouret, 2018a), 6 000 m^3/ha pour la tomate (Migairou-Leprince et al., 2021), 9 700 m^3/ha pour le maïs (Ozturk et al., 2016). Des apports conséquents d'eau douce sont pourtant nécessaires pour dessaler les terres agricoles de ces régions. Les effets du sel se font déjà ressentir en Camargue où par exemple jusqu'à 20 % des vignes du secteur des vins de sable dans le Gard sont mortes à cause des remontées de sel qui ont eu lieu en 2021 du fait d'un déficit répété de précipitations. L'autre menace qui concerne plus spécifiquement les deltas est l'élévation du niveau de la mer Méditerranée. Les différentes projections tablent sur une élévation globale du niveau des océans entre 50 et 150 cm d'ici 2100 (Horton et al., 2018), le bassin méditerranéen devant suivre la même évolution (Tsimplis et al., 2013). Il est difficile de prédire les conséquences que pourrait avoir une avancée du trait de côte, mais l'on peut imaginer une apparition de nouveaux deltas plus en amont des fleuves et potentiellement couplés avec de la production rizicole.

Les guildes d'oiseaux hivernants étudiés dans le chapitre 3 sont communes à d'autres paysages agricoles hors zone humide en France et en Europe (Morales et al., 2015; Morelli et al., 2019). Les pratiques d'intercultures sont elles aussi semblables, avec la présence de chaumes de céréales, de luzerne, de couverts d'interculture et de sol nu (Morales et al., 2013). Les résultats concernant les effets des interactions entre les pratiques agricoles et la quantité de bordures de

parcelles peuvent donc être extrapolés à l'ensemble des systèmes de grandes cultures européens ou les trois types de bordures étudiés (linéaire de roseaux, haies et bandes enherbées) peuvent se rencontrer, comme par exemple au nord de la Belgique (Decleer et al., 2015).

5.3 Vers des systèmes agricoles riches en biodiversité

5.3.1 Conservation de la biodiversité pour elle même

Cette thèse met en évidence l'importance des milieux agricoles comme des zones de conservation de la biodiversité pour elle-même (Tableau 6). Ces résultats vont dans le sens de plusieurs articles d'opinions qui pointent la nécessité d'intégrer les milieux agricoles dans les programmes de conservation de la biodiversité (Grass et al., 2021; Jeanneret et al., 2021a; Tscharntke et al., 2021, 2012a). Contrairement aux recommandations permettant de favoriser les services écosystémiques et ayant des retombées économiques directes pour les agriculteurs, il est difficile de faire porter aux agriculteurs seuls le poids financier et le temps d'aménagement des mesures de conservation de la biodiversité pour elle-même. La solution actuelle en Europe est de subventionner les agriculteurs via des aides de la PAC, les mesures agroenvironnementales et climatiques (MAEC ; Pe'er et al., 2022). Les aides MAEC constituent la plus grosse enveloppe européenne dédiée à la protection de l'environnement (Batáry et al., 2015) et sont complétées dans la nouvelle PAC 2023-2027 par les aides des éco-régimes sensées accompagner la transition vers des systèmes agricoles plus vertueux envers l'environnement et le climat (Pe'er et al., 2022). Cependant, la majorité des états membres manquent de volonté pour mettre en place des éco-régimes ambitieux, d'autant plus dans le contexte actuel de crise sanitaire et diplomatique (Pe'er et al., 2022). Quant aux MAEC retenues dans la nouvelle PAC 2023-2027, elles manquent également considérablement d'ambition face aux enjeux actuels en termes de biodiversité et de climat (Mace et al., 2018). La nouvelle PAC fixe par exemple un objectif de 4 % de surfaces non productives par exploitation contre un minimum entre 10 et 20 % recommandé par la stratégie biodiversité de l'Union européenne et les études scientifiques (Kremen and Merenlender, 2018; Tscharntke et al., 2021). Les aides MAEC sont aussi critiquées pour leur manque d'obligation de résultat (O'Rourke et al., 2020). Plusieurs études mettent ainsi en évidence l'absence d'effet positif pour la biodiversité de certaines de ces mesures (e.g. Finn et al., 2009; Kleijn and Sutherland, 2003). Une absence de résultat qui peut en partie s'expliquer par le fait que ces mesures ne sont pas appliquées au niveau du paysage, niveau pourtant le plus pertinent pour avoir des effets écologiques (Concepción et al., 2012; Geiger et al., 2010).

Tableau 6 : Liste des espèces d'oiseaux menacées au niveau français contactées dans les milieux agricoles camarguais en période de reproduction lors des 2 années de suivis. EN « En danger », VU « Vulnérable », NT « Quasi menacée ».

Nom scientifique	Statut IUCN nicheur 2016
Curruca conspicillata	EN
Passer montanus	EN
Tetrax tetrax	EN
Acrocephalus arundinaceus	VU
Botaurus stellaris	VU
Carduelis carduelis	VU
Charadrius hiaticula	VU
Chloris chloris	VU
Cisticola juncidis	VU
Gelochelidon nilotica	VU
Phoenicopterus roseus	VU
Serinus serinus	VU
Streptopelia turtur	VU
Actitis hypoleucos	NT
Alauda arvensis	NT
Cettia cetti	NT
Chroicocephalus ridibundus	NT
Coracias garrulus	NT
Curruca melanocephala	NT
Dryobates minor	NT
Falco tinnunculus	NT
Hirundo rustica	NT
Locustella naevia	NT
Nycticorax nycticorax	NT
Phylloscopus sibilatrix	NT
Plegadis falcinellus	NT
Rallus aquaticus	NT
Saxicola torquatus	NT
Vanellus vanellus	NT

Une alternative aux MAEC qui prend notamment en compte le contexte local d'application est la mise en place de paiements fondés sur les résultats destinés à la biodiversité (O'Rourke et al., 2020). Ces payements dérivent des payements pour services environnementaux, mais sont soumis à une obligation de résultat comme la présence d'un certain nombre d'espèces protégées ou d'habitats particuliers (Matzdorf et al., 2008; Russi et al., 2016; Wittig et al., 2006). Les programmes existants de paiements fondés sur les résultats sont financés par des fonds publics tels que la politique agricole commune de l'UE, des fonds

nationaux ou régionaux, ainsi que des initiatives privées. Cette approche permet de donner aux agriculteurs les moyens d'utiliser leurs connaissances et leur expérience, et encourager l'innovation afin de protéger la biodiversité (de Snoo et al., 2013). Il est cependant nécessaire de trouver des indicateurs facilement mesurables par les agriculteurs et qui dépendent des actions mises en place et non d'autres facteurs tels que le climat (Uthes and Matzdorf, 2013). Des recherches préalables sont nécessaires afin de fournir des listes d'actions qui peuvent permettre d'atteindre les objectifs fixés afin d'aider les agriculteurs à atteindre les objectifs (Moxey and White, 2014).

Cette thèse a été réalisée en partenariat avec un transformateur de céréales, Alpina-Savoie, qui a financé les suivis de biodiversité réalisés pendant deux ans et certaines actions en faveur de la biodiversité comme la pose de 65 nichoirs à oiseaux et de 20 gîtes à chiroptères. Le partenariat entre la Tour du Valat et Alpina-Savoie est susceptible de perdurer dans le temps, avec toujours comme objectif principal de proposer des moyens de préserver la biodiversité dans les milieux agricoles. Basé sur l'expertise acquise au cours de cette thèse, le partenariat avec cette entreprise pourrait permettre de financer des paiements fondés sur les résultats destinés à la biodiversité (Encadré 6).

Encadré 6 : Exemple de proposition de paiements fondés sur les résultats destinés à la biodiversité en Camargue.

- Objectif : conservation des oiseaux prairiaux



La présence d'outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) a été relevée dans un complexe continu de parcelles de prairies permanentes et de luzerne lors des suivis ornithologiques réalisés dans le cadre de cette thèse. Cette espèce steppique, menacée au niveau français, européen et mondial (Collar et al., 2020), peut trouver un habitat de substitution favorable dans les complexes de prairies permanentes et de jachères (Morales et al., 2013; Silva et al., 2004). La protection de ce type d'habitat pourrait permettre aussi le retour d'autres espèces steppiques historiquement présentes en Camargue. La présence de l'outarde canepetière pourrait donc permettre de débloquer un paiement aux agriculteurs de la part d'Alpina-Savoie, qui serait corrélé à la surface de prairies permanentes sur leur exploitation.

- Objectif : conservation des oiseaux paludicoles



Des observations de blongios nain (*Ixobrychus minutus*) ont été réalisées lors des suivis ornithologiques de cette thèse, dans les roselières des marais présents sur les exploitations ainsi que dans des linéaires de roseaux bordant les canaux d'irrigations et de drainages. La présence de cette espèce pourrait donc permettre de débloquer un paiement aux agriculteurs qui serait corrélé au linéaire de roseaux sur la ferme ou à la surface de roselière en fonction du lieu d'observation. Ceci permettrait de fournir des roselières de qualité pour l'ensemble des oiseaux paludicoles de Camargue.

5.3.2 Hétérogénéité du paysage ou agriculture biologique comme levier de conservation de la biodiversité ?

Il existe une vive controverse scientifique concernant l'importance de l'hétérogénéité du paysage comparée à l'importance de l'agriculture biologique pour la conservation de la biodiversité (Brühl et al., 2022; Tscharntke et al., 2022, 2021). Cette thèse met en avant les effets positifs de l'hétérogénéité des paysages dans les systèmes agricoles conventionnels (Chapitre 1) et dans les systèmes biologiques (Chapitres 2 et 3). L'agriculture biologique a également des effets positifs sur la biodiversité, avec en moyenne une augmentation de la richesse spécifique d'un tiers et de l'abondance des espèces de moitié, au sein des parcelles agricoles (Bengtsson et al., 2005; Smith et al., 2020). De plus, l'arrêt de l'utilisation des pesticides permet de réduire les externalités négatives de l'agriculture sur la biodiversité dans les milieux semi-naturels adjacents (Brühl et al., 2022). La pollution agricole par les pesticides a par exemple été identifiée comme étant le principal facteur de réduction des populations d'insectes dans les communautés de vertébrés aquatiques en Allemagne (Liess et al., 2021). Il est donc difficile de savoir si les bénéfices de l'arrêt des pesticides dans les parcelles en agriculture biologique sont prépondérants par rapport aux bénéfices attendus de l'augmentation de l'hétérogénéité des paysages dans lequel se trouvent ces parcelles.

Actuellement, seuls 8,1 % de la surface agricole utile en Europe est en agriculture biologique et les objectifs sont d'atteindre 25 % de la surface agricole utile européenne d'ici 2030 (https://agriculture.ec.europa.eu/farming/organic-farming). Ainsi, malgré des bénéfices attendus importants, ils resteront limités à une faible surface. En revanche, les mesures en faveur de l'augmentation de l'hétérogénéité des paysages (augmentation de la part des milieux semi-naturels, réduction de la taille des parcelles et diversification des cultures) peuvent s'appliquer à l'ensemble des systèmes agricoles biologiques et conventionnels (Tscharntke et al., 2021). Loin de trancher le débat, cette thèse renforce l'idée que les infrastructures agroécologiques sont des éléments clés du maintien et de la restauration de la biodiversité dans les milieux agricoles (Chapitres 1, 2 et 3). Aux vues de l'effondrement de la biodiversité au sein des milieux agricoles ainsi que dans les milieux semi-naturels adjacents (Hallmann et al., 2017; Liess et al., 2021), il est nécessaire de combiner l'ensemble des solutions possibles dans le but de réduire l'impact de l'agriculture sur la biodiversité. Les mesures en faveur d'une diminution des pollutions d'origine agricole doivent être maintenues et complétées par le soutien des politiques publiques en faveur de l'augmentation de l'hétérogénéité des paysages.

5.3.3 Un changement de paradigme agricole nécessaire

5.3.3.1 Une agriculture intensive en bout de course

Depuis le milieu du vingtième siècle, une profonde modification des systèmes de production agricole s'est opérée à travers le monde et notamment en Europe. Le passage d'une agriculture principalement vivrière à une agriculture plus intensive a permis d'augmenter les rendements de manière exponentielle (Cassman, 1999). Cette mutation des systèmes agricoles a été rendue possible par l'utilisation croissante d'intrants chimiques de synthèse tels que des fertilisants et des pesticides, le perfectionnement des systèmes d'irrigation, l'amélioration génétique des plantes et d'autres technologies issues de la « révolution verte » (Guichard et al., 2017; Tilman et al., 2001). Ces nouvelles pratiques ont permis d'accroître la sécurité alimentaire et d'améliorer la nutrition à travers le monde (FAO, 2018). Cependant, l'intensification agricole montre aujourd'hui ses limites dans sa capacité à augmenter la production de 50 % par rapport à 2010 d'ici 2050 pour nourrir 10 milliards de personnes (Searchinger et al., 2019). Si entre les années 1960 à 2000, on a pu observer une croissance presque linéaire des rendements de blé, on constate aujourd'hui une stagnation voire une diminution de ces rendements dans 37 % des zones de productions (Le Gouis et al., 2020; Ray et al., 2012). Il en va de même pour les trois autres productions alimentaires principales au niveau mondial, le riz, le maïs et le soja, pour lesquelles une stagnation des rendements a été mise en évidence dans 24 à 39 % des zones de cultures (Ray et al., 2012).

Plusieurs facteurs sont à l'origine de cette stagnation des rendements agricoles : la perte de biodiversité, le changement climatique et la gestion des bioagresseurs. Premièrement, la perte de biodiversité engendrée par l'agriculture conventionnelle via l'utilisation de produits de synthèse et l'érosion des sols (cf. 5.3.3.2.) peut impacter négativement les rendements. Plusieurs études mettent en évidence la corrélation positive entre les rendements et la biodiversité du sol, qui permet entre autres de structurer et d'augmenter les taux de matière organique présents dans les sols (Bona et al., 2017; Rozpadek et al., 2016; Trivedi et al., 2017). Bommarco et al. (2013) se basent sur le concept d'intensification écologique pour exprimer l'idée qu'une production agricole élevée dépend de la biodiversité et des services écosystémiques associés. Dans la récente méta-analyse de Gong et al. (2022), les auteurs n'observent pas de différence entre les rendements biologiques et conventionnels des cultures hors céréales, mais un gain de biodiversité de l'ordre de 20 %. Ce résultat va dans le sens de la dépendance des rendements à la biodiversité. L'objectif de cette thèse n'était pas d'analyser l'effet des pratiques et infrastructures agroécologiques sur les services écosystémiques. Nous avons néanmoins montré que certains aménagements paysagers ont des effets positifs sur certains taxons connus pour leurs services écosystémiques, notamment les araignées qui sont des prédateurs de plusieurs

bioagresseurs comme les aphides (Michalko et al., 2019) et qui sont favorisées par la présence de bandes enherbées et la proportion des milieux semi-naturels, ou les abeilles qui sont des pollinisateurs favorisés par la présence de canaux d'irrigation (Chapitre 1).

Deuxièmement, plusieurs études montrent que dans les régions tempérées comme en Europe, les changements climatiques (augmentation des températures moyennes, inondations, gels tardifs…) induit une réduction des rendements des différentes cultures de céréales (e.g. Malhi et al., 2021; Tripathi et al., 2016). D'après la méta-analyse de Challinor et al. (2014) l'ordre de grandeur de cette diminution de rendement est estimé à 4,9 % par degré Celsius supplémentaire. L'adaptation des pratiques agricoles par l'évolution des variétés, le décalage des dates de semis ou la mise en place d'irrigation pourrait tamponner certains effets des changements climatiques (Challinor et al., 2014). Cette méta-analyse ne prend cependant pas en compte la variabilité du climat et les épisodes extrêmes qui se multiplient et qui ont un impact important sur les rendements (Hawkins et al., 2013; Vogel et al., 2019). En Camargue, les changements climatiques se font ressentir, sur les productions agricoles notamment, et ont été illustrés par la perte de 20 % des vignes en Camargue gardoise en 2021 (cf. 5.2.4). Une autre problématique de plus en plus sensible dans la région est la diminution du débit du Rhône, ce qui réduit la quantité d'eau disponible pour l'agriculture, ainsi que sa qualité du fait de la remontée du sel en provenance de la mer (Ruiz-Villanueva et al., 2015). L'agriculture biologique, qui consomme moins d'eau du fait d'un retour moins fréquent du riz dans les rotations, pourrait donc contribuer à l'adaptation de l'agriculture Camarguaise à la diminution de la disponibilité en eau. Il serait donc intéressant d'étudier la dynamique et les relations entre l'allocation de la ressource en eau et les activités agricoles en Camargue ainsi que l'effet de ces changements de systèmes agricoles sur la biodiversité associée.

Enfin, le pic de substances actives autorisées en Europe dans la formulation des pesticides a été dépassé en 2014 et est passé de 502 à 452 aujourd'hui (Robin and Marchand, 2021). Le durcissement des réglementations notamment sanitaires et environnementales, les verrous techniques et la pression sociétale sont les facteurs principaux de cette diminution dont la tendance risque de se maintenir (Marchand, 2021 com. pers.). Les systèmes agricoles conventionnels ont donc moins de solutions chimiques disponibles pour adapter leur lutte contre de nouveaux bioagresseurs et moins de modes d'action (mécanisme biochimique utilisé par un pesticide pour entraîner la mort du bioagresseur visé) pour réguler les bioagresseurs existants (Rotteveel et al., 2011). Cette diminution du nombre de modes d'action a pour conséquence d'augmenter les probabilités d'apparition de bioagresseurs résistants (Nauen et al., 2008). Or les bioagresseurs peuvent être responsables de 70 % de perte de rendement dans les systèmes

agricoles au niveau mondial si aucun moyen de lutte n'est mis en place (Oerke, 2006). En Camargue, la présence d'adventices peut réduire les rendements rizicoles conventionnels de 27 % en moyenne (Delmotte et al., 2011) et les solutions chimiques pour lutter contre ces bioagresseurs se font de plus en plus rares (cf. 5.2.2.2 et Marmotte and Thomas, 2018). Cette thèse met en avant l'intérêt des haies pour lutter contre deux bioagresseurs du riz qui sont les flamants roses et la pyrale du riz (Chapitre 4). En revanche, concernant la lutte contre les adventices, des solutions agronomiques doivent être explorées comme l'intégration de l'élevage de canard dans les rizières qui ont un effet positif sur le contrôle des adventices (Suh, 2014).

5.3.3.2 Sortir de la dépendance des systèmes agricoles aux ressources fossiles

Les systèmes agricoles conventionnels sont fortement dépendants de minéraux non renouvelables que sont le potassium et le phosphore (Cornish, 2009; Zörb et al., 2014). Ces minéraux sont transformés en engrais (potasse : K_2O, phosphate : P_2O_5) afin d'être assimilables par les plantes et ainsi assurer entre autres la photosynthèse et la croissance racinaire et végétative. Des carences en potassium ou en phosphore peuvent provoquer un ralentissement de la croissance des plantes, un dépérissement des feuilles et la verse des plantes (Cornish, 2009; Zörb et al., 2014). Les principaux gisements se situent aux États-Unis, en Chine, au Maroc et en Russie pour le phosphore (72 % de la production mondiale ; FAO, 2004) et au Canada, en Biélorussie et en Russie pour le potassium (62 % de la production mondiale ; Idoine et al., 2022). Ces ressources sont cependant amenées à diminuer, le pic de production mondiale de phosphore minéral étant par exemple estimé pour 2035 (Cordell and White, 2011; Li et al., 2019). Le prix de ces ressources est en constante hausse du fait de l'augmentation de la demande notamment dans les pays en pleine révolution agricole, comme la Chine et l'Inde (Lecuyer et al., 2013). Les autres fertilisants largement utilisés dans les systèmes agricoles conventionnels sont les engrais azotés (11 millions de tonnes par an en Europe ; EFMA, 2009). La revue de littérature de Jensen et al. (2011) estime que l'absence d'utilisation d'engrais azotés pourrait réduire les rendements des cultures de céréales en Europe de moitié. Les engrais azotés sont dérivés de l'ammoniac (NH_3) qui est synthétisé grâce au procédé Haber-Bosch qui permet de fixer des atomes d'hydrogène à l'azote atmosphérique : $3H_2 + N_2 \rightarrow 2NH_3$. Depuis le début du 20ème siècle, la mise au point du procédé Haber-Bosch permet la production en masse d'engrais azotés (Batáry et al., 2020). Cependant, ce procédé est très gourmand en énergie (Smith et al., 2020), ce qui pose des questions quant à la durabilité de la fourniture de cette ressource. De manière globale, le système intensif de production agricole consomme énormément d'énergie fossile pour l'acheminement des matières premières (alimentation pour le bétail, semences…),

la synthèse des intrants (engrais et pesticides) ainsi que pour les différentes opérations culturales qui nécessitent l'utilisation de machines (Heinberg et al., 2009; Institut Momentum, 2013). Cette dépendance aux énergies fossiles est un des problèmes majeurs auquel l'agriculture doit faire face, dans un monde où le pic de production de pétrole conventionnel a été dépassé en 2008 (International Energy Agency, 2018).

L'agriculture de conservation des sols est un mode d'agriculture basé sur la réduction de la perturbation mécanique des sols, la couverture permanente des sols et la diversification des cultures (INRAE, 2020). La diminution des opérations de travail du sol permet de limiter les consommations d'énergie et l'érosion des sols (Lal, 2015). Cette diminution de l'érosion des sols peut être un levier de lutte contre l'élévation du niveau de la mer dans les milieux agricoles deltaïques. En Camargue, certains agriculteurs expérimentent des pratiques relevant de l'agriculture de conservation des sols, comme l'implantation de couvert de moutarde en hiver ou le semis direct de la luzerne au moment de la récolte de riz. Un des agriculteurs de notre réseau a réalisé des semis directs de riz biologique dans quelques parcelles de luzerne en juin 2020 et a obtenu un rendement similaire à ces autres parcelles de riz de l'ordre de 4 T/ha.

De plus, la combinaison des pratiques d'agriculture de conservation permet de favoriser la biodiversité du sol, ce qui contribue à accroître l'efficacité de l'utilisation de l'eau et des nutriments et à améliorer la production agricole, donc réduire l'utilisation d'intrants (Kassam et al., 2009). Etudier les effets des pratiques culturales sur la biodiversité du sol dans les systèmes rizicoles camarguais semblent donc crucial si l'on souhaite favoriser une agriculture biologique et plus économe en eau. Même si ce pan de recherche est peu exploré, la faune du sol semble également être influencée par l'hétérogénéité du paysage (Zhang et al., 2022). Le panel des 86 parcelles en agriculture biologique échantillonnées au cours de cette thèse, qui reflète l'hétérogénéité des paysages agricoles camarguais (Chapitre 2 et 3), pourrait ainsi servir de sites d'échantillonnages pour étudier les effets de cette variable sur la faune du sol.

5.3.3.3 Une agroécologie à l'échelle européenne

Les projections démographiques indiquent que la population mondiale pourrait atteindre environ 10 milliards d'individus d'ici 2050 (United Nations Department of Economic and Social Affairs: Population Divisions, 2017). Certaines mesures font consensus pour atteindre l'objectif de nourrir l'ensemble des êtres humains, comme la réduction du gaspillage alimentaire qui concerne 32 % de la production agricole (Lipinski et al., 2013). Un changement de régime alimentaire avec moins de viande est aussi nécessaire, car la production de produits carnés utilise près des trois quarts des surfaces agricoles dans le monde et contribue uniquement

pour 16 % des calories ingérées par an (Searchinger et al., 2019). Malheureusement, les tendances actuelles vont vers une mondialisation des régimes alimentaires occidentaux modernes, plus riches en sucre raffiné et en viande et plus pauvres en légumineuse et céréales (Wiggins and Keats, 2014), ainsi que vers une augmentation de nombre de calories par jour et par personne (Alexandratos and Bruinsma, 2012). Enfin, il est nécessaire de limiter les usages non alimentaires sur les terres agricoles comme la production de biocarburant.

Les modélisations du scénario TYFA (Ten Years For Agroecology in Europe) proposent des solutions pour atteindre le niveau de production alimentaire nécessaire pour couvrir les besoins de la population européenne tout en sortant complètement de l'utilisation des intrants de synthèse (Poux and Aubert, 2018). Ce scénario implique une production de biocarburant réduite à zéro, la fin des régions agricoles spécialisées afin de pouvoir gérer localement la fertilisation azotée grâce à l'introduction de légumineuses dans les rotations et de prairies dédiées à l'élevage extensif, une diversification des cultures avec notamment moins de céréales et plus de légumineuses et l'aménagement d'au moins 10 % de milieux semi-naturels dans les fermes pour garantir la fourniture de services écosystémiques. L'application de l'ensemble de ces mesures devrait permettre, selon les prévisions de ce modèle, de retirer 15 % des surfaces cultivées de la surface agricole utile européenne actuelle. Le modèle TYFA apporte donc un nouvel éclairage sur le débat entre les modes de gestion intégrée séparée en répondant à la majeure critique faite à l'encontre de la gestion intégrée qui est la nécessité d'augmenter les surfaces agricoles au détriment des milieux semi-naturels en cas de réduction de l'intensification des pratiques agricoles (Green et al., 2005). Le modèle TYFA n'évalue pas son effet sur la biodiversité, en revanche on peut voir que les solutions proposées sont en accord avec la combinaison de modes de gestion intégrée (agriculture biologique, diversification des cultures) et de modes de gestion séparée (prairies naturelles, 10 % de milieux semi-naturels par ferme, réduction des surfaces agricoles) que l'on préconise localement avec cette thèse.

Références

Aavik, T., Augenstein, I., Bailey, D., Herzog, F., Zobel, M., Liira, J., 2008. What is the role of local landscape structure in the vegetation composition of field boundaries? Appl. Veg. Sci. 11, 375–386. https://doi.org/10.3170/2008-7-18486

Agence BIO, 2021. Organic sector in the European union. Montreuil, France.

Aguilera, G., Roslin, T., Miller, K., Tamburini, G., Birkhofer, K., Caballero-Lopez, B., Lindström, S.A.M., Öckinger, E., Rundlöf, M., Rusch, A., Smith, H.G., Bommarco, R., 2020. Crop diversity benefits carabid and pollinator communities in landscapes with semi-natural habitats. J. Appl. Ecol. 57, 2170–2179. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13712

Alexandratos, N., Bruinsma, J., 2012. World agriculture towards 2030/2050: The 2012 revision. An FAO perspective., World Agriculture.

Ali, M.P., Bari, M.N., Haque, S.S., Kabir, M.M.M., Afrin, S., Nowrin, F., Islam, M.S., Landis, D.A., 2019. Establishing next-generation pest control services in rice fields: eco-agriculture. Sci. Rep. 9, 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-019-46688-6

Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. Biol. Control 77, 76–82. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.06.006

Alignier, A., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Baraibar, B., Fahrig, L., Giralt, D., Gross, N., Martin, J.L., Recasens, J., Sirami, C., Siriwardena, G., Bosem Baillod, A., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Badenhausser, I., Baudry, J., Bota, G., Bretagnolle, V., Brotons, L., Burel, F., Calatayud, F., Clough, Y., Georges, R., Gibon, A., Girard, J., Lindsay, K., Minano, J., Mitchell, S., Patry, N., Poulin, B., Tscharntke, T., Vialatte, A., Violle, C., Yaverscovski, N., Batáry, P., 2020. Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity. J. Appl. Ecol. 57, 654–663. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13585

Altieri, M.A., 2000. Agroecology: principles and strategies for designing sustainable farming systems. Agroecol. action 1–5.

Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agric. Ecosyst. Environ. 74, 19–31. https://doi.org/10.2166/wh.2014.195

Altieri, M.A., Toledo, V.M., 2011. The agroecological revolution in Latin America: Rescuing nature, ensuring food sovereignty and empowering peasants. J. Peasant Stud. 38, 587–

612. https://doi.org/10.1080/03066150.2011.582947

Andersen, E., Baldock, D., Brouwer, F., Elbersen, B., Godeschalk, F.E., Nieuwenhuizen, W., van Eupen, M., Hennekens, S.M., 2004. Developing a high nature value farming area indicator : Final report. European Environment Agency, Copenhagen.

Anderson, D.R., Burnham, K.P., 2003. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. J. Wildl. Manage. 67, 655. https://doi.org/10.2307/3802723

Andreotti, F., Mao, Z., Jagoret, P., Speelman, E.N., Gary, C., Saj, S., 2018. Exploring management strategies to enhance the provision of ecosystem services in complex smallholder agroforestry systems. Ecol. Indic. 94, 257–265. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.048

Anthelme, F., Grossi, J.-L., Brun, J.-J., Didier, L., 2001. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps. For. Ecol. Manage. 145, 57–65. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00574-0

Assandri, G., Bogliani, G., Pedrini, P., Brambilla, M., 2017. Assessing common birds' ecological requirements to address nature conservation in permanent crops: Lessons from Italian vineyards. J. Environ. Manage. 191, 145–154. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.071

Astier, M., 2022. L'Ukraine, nouvel alibi de l'agriculture productiviste. Reporterre.

Aymí, R., Gargallo, G., Christie, D., 2020. Eurasian Blackcap (Sylvia atricapilla), in: Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. https://doi.org/10.2173/bow.blackc1.01

Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.F., Bas, Y., Kerbiriou, C., 2016. Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. Landsc. Ecol. 31, 2471–2483. https://doi.org/10.1007/s10980-016-0417-3

Báldi, A., Batáry, P., 2011. Spatial heterogeneity and farmland birds: Different perspectives in Western and Eastern Europe. Ibis (Lond. 1859). 153, 875–876. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01169.x

Balkiz, O., 2006. Dynamique de la métapopulation de Flamants roses en Méditerranée: implications pour la conservation. Thèse de doctorat. Montpellier 2. https://doi.org/10.1016/S0761-8425(06)71470-X

Balkiz, Ö., Béchet, A., Rouan, L., Choquet, R., Germain, C., Amat, J.A., Rendòn-Martos, M.,

Baccetti, N., Nissardi, S., Özesmi, U., Pradel, R., 2010. Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. J. Anim. Ecol. 79, 1045–1056. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01721.x

Balmford, B., Green, R.E., Onial, M., Phalan, B., Balmford, A., 2019. How imperfect can land sparing be before land sharing is more favourable for wild species? J. Appl. Ecol. 56, 73–84. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13282

Banaszak, J., 1992. Strategy for conservation of wild bees in an agricultural landscape. Agric. Ecosyst. Environ. 40, 179–192. https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90091-O

Barennes, F., Chassagnon, V., Fabre, T., Guinel, B., Hautefeuille, C., Novene, M., Rolley, J., Tiberi, P., Feger, C., Gaudin, A., Bigard, C., 2021. Diffuser l'agroécologie en Camargue : Quelles perspectives ? Montpellier, AgroParisTech.

Barton, K., 2020. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.43.6.

Batáry, P., Báldi, A., Ekroos, J., Gallé, R., Grass, I., Tscharntke, T., 2020. Biologia Futura: landscape perspectives on farmland biodiversity conservation. Biol. Futur. 71, 9–18. https://doi.org/10.1007/s42977-020-00015-7

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

Batáry, P., Fischer, J., Báldi, A., Crist, T., Tscharntke, T., 2011. Does habitat heterogeneity increase farmland biodiversity? Front Ecol Env. 9, 152–153. https://doi.org/https://doi.org/10.1890/11.WB.006

Batáry, P., Gallé, R., Riesch, F., Fischer, C., Dormann, C.F., Mußhoff, O., Császár, P., Fusaro, S., Gayer, C., Happe, A.K., Kurucz, K., Molnár, D., Rösch, V., Wietzke, A., Tscharntke, T., 2017. The former Iron Curtain still drives biodiversity-profit trade-offs in German agriculture. Nat. Ecol. Evol. 1, 1279–1284. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0272-x

Batáry, P., Matthiesen, T., Tscharntke, T., 2010. Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. conventional croplands and grasslands. Biol. Conserv. 143, 2020–2027. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.005

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., Walker, S.C., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. J. Stat. Softw. 67, 1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Baudry, J., Burel, F., 1999. Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. TEC DOC Paris.

Bauer, D.J., Curran, P.J., 2005. Probing interactions in fixed and multilevel regression:

Inferential and graphical techniques. Multivariate Behav. Res. 40, 373–400. https://doi.org/10.1207/s15327906mbr4003_5

Bechet, A., Johnson, A.R., 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo Phoenicopterus roseus breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhone delta, southern France). Ibis (Lond. 1859). 150, 69–79. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00740.x

Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: A meta-analysis. J. Appl. Ecol. 42, 261–269. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x

Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? Trends Ecol. Evol. 18, 182–188. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9

Beres, B.L., Harker, K.N., Clayton, G.W., Bremer, E., Blackshaw, R.E., Graf, R.J., 2010. Weed-competitive ability of spring and winter cereals in the Northern Great Plains. Weed Technol. 24, 108–116. https://doi.org/10.1614/wt-d-09-00036.1

Bertolino, S., Viterbi, R., 2010. Long-term cost-effectiveness of coypu (Myocastor coypus) control in Piedmont (Italy). Biol. Invasions 12, 2549–2558. https://doi.org/10.1007/s10530-009-9664-4

Besnard, A.G., Secondi, J., 2014. Hedgerows diminish the value of meadows for grassland birds: Potential conflicts for agri-environment schemes. Agric. Ecosyst. Environ. 189, 21–27. https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.03.014

Billerman, S.M., Keeney, B.K., Rodewald, B.K., Schulenberg, T.S., 2020. Birds of the World - Cornell Lab of Ornithology [WWW Document]. URL https://birdsoftheworld.org/bow/home (accessed 7.12.22).

BirdLife International, 2022. IUCN Red List for birds [WWW Document]. URL http://datazone.birdlife.org/species/factsheet (accessed 2.25.22).

Blaix, C., Moonen, A.C., 2020. Structural field margin characteristics affect the functional traits of herbaceous vegetation. PLoS One 15, e0238916. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238916

Blank, P.J., Dively, G.P., Gill, D.E., Rewa, C.A., 2011. Bird community response to filter strips in Maryland. J. Wildl. Manage. 75, 116–125. https://doi.org/10.1002/jwmg.3

Blondel, J., Barruol, G., Vianet, R., 2019. L'Encyclopédie de la Camargue, 2nd edn. ed. Buchet-Chastel, Paris.

Blondel, J., Isenmann, P., 1981. Guide des oiseaux de Camargue. Neuchatel-Paris.

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

Bohnenblust, E.W., Vaudo, A.D., Egan, J.F., Mortensen, D.A., Tooker, J.F., 2016. Effects of the herbicide dicamba on nontarget plants and pollinator visitation. Environ. Toxicol. Chem. 35, 144–151. https://doi.org/10.1002/etc.3169

Boireau, J., Le Campion, T., 2014. Etude des terrains de chasse d'une colonie de Grand rhinolophe Rhinolophus ferrumequinum en Presqu'île de Crozon (Bretagne). Symbioses 32, 19–27.

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

Bona, E., Cantamessa, S., Massa, N., Manassero, P., Marsano, F., Copetta, A., Lingua, G., D'Agostino, G., Gamalero, E., Berta, G., 2017. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting pseudomonads improve yield, quality and nutritional value of tomato: a field study. Mycorrhiza 27, 1–11. https://doi.org/10.1007/s00572-016-0727-y

Bontadina, F., Gloor, S., Hotz, T., Beck, A., 2002. Foraging range use by a colony of greater horseshoe bats Rhinolophus ferrumequinum in the Swiss Alps : implications for landscape planning. Conserv. Ecol. 40–64.

Boussard, H., Baudry, J., 2017. Chloe4.0: A software for landscape pattern analysis.

Bradbury, R.B., Browne, S.J., Stevens, D.K., Aebischer, N.J., 2004. Five-year evaluation of the impact of the Arable Stewardship Pilot Scheme on birds. Ibis (Lond. 1859). 146, 171–180. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00348.x

Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., Potts, S.G., 2010. Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination. Biol. Conserv. 143, 1860–1867. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.029

Brochet, A.L., Gauthier-Clerc, M., Mathevet, R., Béchet, A., Mondain-Monval, J.Y., Tamisier, A., 2009. Marsh management, reserve creation, hunting periods and carrying capacity for wintering ducks and coots. Biodivers. Conserv. 18, 1879–1894. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9562-6

Brogi, A., Pernollet, C.A., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., 2015. Waterfowl foraging in winter-flooded ricefields: Any agronomic benefits for farmers? Ambio 44, 793–802. https://doi.org/10.1007/s13280-015-0678-0

Brotons, L., Wolff, A., Paulus, G., Martin, J.L., 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. Biol. Conserv. 124, 407–414. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.046

Brühl, C.A., Zaller, J.G., Liess, M., Wogram, J., 2022. The rejection of synthetic pesticides in organic farming has multiple benefits. Trends Ecol. Evol. 37, 113–114. https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.11.001

Brunet, N., Guichard, L., Omon, B., Pingault, N., Pley-Ber, E., Seiler, A., 2008. L'indicateur de fréquence de traitement (ITF): un indicateur pour une utilisation durable des pesticides. Le Courr. l'environnement l'Inra 56.

Burger, L.D., Burger, L.W., Faaborg, J., 1994. Effects of prairie fragmentation on predation on artificial nests. J. Wildl. Manage. 58, 249. https://doi.org/10.2307/3809387

Butler, S.J., Bradbury, R.B., Whittingham, M.J., 2005. Stubble height affects the use of stubble fields by farmland birds. J. Appl. Ecol. 42, 469–476. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01027.x

Carrié, R., Andrieu, E., Ouin, A., Steffan-Dewenter, I., 2017. Interactive effects of landscape-wide intensity of farming practices and landscape complexity on wild bee diversity. Landsc. Ecol. 32, 1631–1642. https://doi.org/10.1007/s10980-017-0530-y

Cassman, K.G., 1999. Ecological intensification of cereal production systems: Yield potential, soil quality, and precision agriculture. Proc. Natl. Acad. Sci. 96, 5952–5959. https://doi.org/10.1073/pnas.96.11.5952

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proc. Natl. Acad. Sci. 114, 6089–6096. https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114

CFR, 2019. Bilan de campagne 2019. Arles, France.

Challinor, A.J., Watson, J., Lobell, D.B., Howden, S.M., Smith, D.R., Chhetri, N., 2014. A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. Nat. Clim. Chang. 4, 287–291. https://doi.org/10.1038/nclimate2153

Chan, S.F., Severinghaus, L.L., Lee, C.K., 2007. The effect of rice field fragmentation on wintering waterbirds at the landscape level. J. Ornithol. 148, 333–342. https://doi.org/10.1007/s10336-007-0244-z

Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93, 2533–2547. https://doi.org/10.1890/11-1952.1

Choi, G., Do, M.S., Son, S.J., Nam, H.K., 2021. Effect of different management techniques

on bird taxonomic groups on rice fields in the Republic of Korea. Sci. Rep. 11, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-021-01870-7

Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., Tscharntke, T., 2005. Spider diversity in cereal fields: Comparing factors at local, landscape and regional scales. J. Biogeogr. 32, 2007–2014. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01367.x

Collar, N., Christie, D., 2020. Eurasian Blackbird (Turdus merula), in: Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. https://doi.org/10.2173/bow.eurbla.01

Collar, N., Garcia, E., de Juana, E., 2020. Little Bustard (Tetrax tetrax), in: Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. https://doi.org/10.2173/bow.litbus1.01

Concepción, E.D., Díaz, M., 2019. Varying potential of conservation tools of the Common Agricultural Policy for farmland bird preservation. Sci. Total Environ. 694, 133618. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133618

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

Convention sur les zones humides, 2022. Note d'information n° 13 : Zones humides et agriculture : effets des pratiques agricoles et pistes pour la durabilité. Gland, Suisse : Le Secrétariat de la Convention sur les zones humides.

Cordell, D., White, S., 2011. Peak phosphorus: Clarifying the key issues of a vigorous debate about long-term phosphorus security. Sustainability 3, 2027–2049. https://doi.org/10.3390/su3102027

Cornish, P.S., 2009. Research directions: Improving plant uptake of soil phosphorus, and reducing dependency on input of phosphorus fertiliser, in: Crop and Pasture Science. CSIRO PUBLISHING, pp. 190–196. https://doi.org/10.1071/CP08920

Crowley, P.H., 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. Annu. Rev. Ecol. Syst. 23, 405–447. https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.002201

Cuesta-Marcos, A., Kling, J.G., Belcher, A.R., Filichkin, T., Fisk, S.P., Graebner, R., Helgerson, L., Herb, D., Meints, B., Ross, A.S., Hayes, P.M., Ulrich, S.E., 2015. Barley: Genetics and Breeding, in: Encyclopedia of Food Grains: Second Edition. Academic Press, pp. 287–295. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394437-5.00208-4

Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D.S., Kennedy, C.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Letourneau, D.K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H.G., Tscharntke, T., Andersson, G.K.S., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A.D.M., Bianchi, F.J.J.A., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Ćetković, A., Chacoff, N.P., Classen, A., Cusser, S., Da Silva E Silva, F.D., Arjen De Groot, G., Dudenhöffer, J.H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B.M., Garratt, M.P.D., Gratton, C., Hipólito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A.L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T.N., Kishinevsky, M., Klatt, B.K., Klein, A.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Larsen, A.E., Lavigne, C., Liere, H., Maas, B., Mallinger, R.E., Pachon, E.M., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., Mitchell, M.G.E., Molina, G.A.R., Nesper, M., Nilsson, L., O'Rourke, M.E., Peters, M.K., Plećaš, M., Potts, S.G., Ramos, D. de L., Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Rusch, A., Sáez, A., Scheper, J., Schleuning, M., Schmack, J.M., Sciligo, A.R., Seymour, C., Stanley, D.A., Stewart, R., Stout, J.C., Sutter, L., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B.F., Westphal, C., Willcox, B.K., Wratten, S.D., Yoshioka, A., Zaragoza-Trello, C., Zhang, W., Zou, Y., Steffan-Dewenter, I., 2019. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. Sci. Adv. 5, eaax0121. https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121

Dänhardt, Juliana, Green, Martin, Lindström, Åke, Rundlöf, Maj, Smith, Henrik G, Dänhardt, J, Green, M, Lindström, Å, Rundlöf, M, Smith, H G, 2010. Farmland as stopover habitat for migrating birds-effects of organic farming and landscape structure. Oikos 119, 1114–1125. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18106.x

DataBank, 2018. Terres agricoles (% du territoire) - European Union [WWW Document]. URL https://donnees.banquemondiale.org (accessed 4.8.22).

Davey, C.M., Vickery, J.A., Boatman, N.D., Chamberlain, D.E., Parry, H.R., Siriwardena, G.M., 2010. Assessing the impact of entry level stewardship on lowland farmland birds in England. Ibis (Lond. 1859). 152, 459–474. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.01001.x

Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS habitat classification revised 2004.

De Barreda, D.G., Pardo, G., Osca, J.M., Catala-Forner, M., Consola, S., Garnica, I., López-Martínez, N., Palmerín, J.A., Osuna, M.D., 2021. An overview of rice cultivation in spain and the management of herbicide-resistant weeds. Agronomy 11, 1095. https://doi.org/10.3390/agronomy11061095

de Snoo, G.R., Herzon, I., Staats, H., Burton, R.J.F., Schindler, S., van Dijk, J., Lokhorst, A.M., Bullock, J.M., Lobley, M., Wrbka, T., Schwarz, G., Musters, C.J.M., 2013. Toward effective nature conservation on farmland: Making farmers matter. Conserv. Lett. 6, 66–72. https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00296.x

Decleer, K., Maes, D., Van Calster, H., Jansen, I., Pollet, M., Dekoninck, W., Baert, L., Grootaert, P., Van Diggelen, R., Bonte, D., 2015. Importance of core and linear marsh elements for wetland arthropod diversity in an agricultural landscape. Insect Conserv. Divers. 8, 289–301. https://doi.org/10.1111/icad.12110

Delgado, M.P., Traba, J., De La García Morena, E.L., Morales, M.B., 2010. Habitat selection and density-dependent relationships in spatial occupancy by male Little Bustards Tetrax tetrax. Ardea 98, 185–194. https://doi.org/10.5253/078.098.0208

Delmotte, S., Lacombe, C., Couderc, V., Mailly, F., Mouret, J.-C., Lopez-Ridaura, S., Barbier, J.-M., 2013. Freins, leviers et impacts du developpement de l'agriculture biologique en Camargue. Innov. Agron. 32, 213–226.

Delmotte, S., Tittonell, P., Mouret, J.C., Hammond, R., Lopez-Ridaura, S., 2011. On farm assessment of rice yield variability and productivity gaps between organic and conventional cropping systems under Mediterranean climate. Eur. J. Agron. 35, 223–236. https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.06.006

Di Giacomo, A.S., Vickery, P.D., Casaas, H., Spitznagel, O.A., Ostrosky, C., Krapovickas, S., Bosso, A.J., 2010. Landscape associations of globally threatened grassland birds in the aguapey river important bird area, corrientes, Argentina. Bird Conserv. Int. 20, 62–73. https://doi.org/10.1017/S0959270909990177

Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K., Butchart, S.H., Chan, K.M., Garibaldi, L.A., Ichii, K., Liu, J., Mazhenchery Subramanian, S., Midgley, G., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y.J., Visseren Hamakers, I., Willis, K., Zayas, C., 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. https://doi.org/https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579

Diekötter, T., Wamser, S., Wolters, V., Birkhofer, K., 2010. Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. Agric. Ecosyst. Environ. 137, 108–112. https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.006

Djoudi, E.A., Marie, A., Mangenot, A., Puech, C., Aviron, S., Plantegenest, M., Pétillon, J., 2018. Farming system and landscape characteristics differentially affect two dominant taxa of predatory arthropods. Agric. Ecosyst. Environ. 259, 98–110. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.031

Dollinger, J., Dagès, C., Bailly, J.S., Lagacherie, P., Voltz, M., 2015. Managing ditches for agroecological engineering of landscape. A review. Agron. Sustain. Dev. 35, 999–1020. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0301-6

Donadieu, P., 1996. Paysages de marais, 1st edn. ed. Jean-Pierre de Monza.

Dondina, O., Kataoka, L., Orioli, V., Bani, L., 2016. How to manage hedgerows as effective ecological corridors for mammals: A two-species approach. Agric. Ecosyst. Environ. 231, 283–290. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.005

Dong, Z., Ouyang, F., Lu, F., Ge, F., 2015. Shelterbelts in agricultural landscapes enhance ladybeetle abundance in spillover from cropland to adjacent habitats. BioControl 60, 351–361. https://doi.org/10.1007/s10526-015-9648-5

Drobinski, P., Da Silva, N., Bastin, S., Mailler, S., Muller, C., Ahrens, B., Christensen, O.B., Lionello, P., 2020. How warmer and drier will the Mediterranean region be at the end of the twenty-first century? Reg. Environ. Chang. 20, 1–12. https://doi.org/10.1007/s10113-020-01659-w

Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that effect populations in complex landscapes. Oikos 65, 169–175. https://doi.org/10.2307/3544901

Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., Sarthou, J.P., 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. Agron. Sustain. Dev. 35, 1259–1281. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1

Eadie, J.M., Elphick, C.S., Reinecke, K.J., Miller, M.R., 2008. Wildlife values of North American ricelands. Conserv. ricelands North Am. 7–90.

Edirisinghe, J.P., Bambaradeniya, C.N.B., 2006. Rice fields: An ecosystem rich in biodiversity. J. Natl. Sci. Found. Sri Lanka 34, 57–59. https://doi.org/10.4038/jnsfsr.v34i2.2084

EFMA, 2009. Forecast of food, farming and fertilizer use in the European Union 2009–2019.

Ekroos, J., Ödman, A.M., Andersson, G.K.S., Birkhofer, K., Herbertsson, L., Klatt, B.K., Olsson, O., Olsson, P.A., Persson, A.S., Prentice, H.C., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2016. Sparing land for biodiversity at multiple spatial scales. Front. Ecol. Evol. 3, 145. https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00145

Ellison, K.S., Ribic, C.A., Sample, D.W., Fawcett, M.J., Dadisman, J.D., 2013. Impacts of tree rows on grassland birds and potential nest predators: a removal experiment. PLoS One 8, e59151. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059151

Elmoghazy, A.M., Elshenawy, M.M., 2019. Sustainable cultivation of rice in Egypt, in: Handbook of Environmental Chemistry. Springer Verlag, pp. 119–144. https://doi.org/10.1007/698_2018_241

Elphick, C.S., 2015. A history of ecological studies of birds in rice fields. J. Ornithol. 156, 239–245. https://doi.org/10.1007/s10336-015-1194-5

Elphick, C.S., 2000. Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. Conserv. Biol. 14, 181–191. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98314.x

Ernoul, L., Mesléard, F., Gaubert, P., Béchet, A., 2014. Limits to agri-environmental schemes uptake to mitigate human-wildlife conflict: Lessons learned from Flamingos in the Camargue, southern France. Int. J. Agric. Sustain. 12, 23–36. https://doi.org/10.1080/14735903.2013.798897

Ernoult, A., Vialatte, A., Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Jambon, O., Burel, F., 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. 166, 15–27. https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.07.004

Espel, D., Diepens, N.J., Boutron, O., Buffan-Dubau, E., Chérain, Y., Coulet, E., Grillas, P., Probst, A., Silvestre, J., Elger, A., 2019. Dynamics of the seagrass Zostera noltei in a shallow Mediterranean lagoon exposed to chemical contamination and other stressors. Estuar. Coast. Shelf Sci. 222, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.03.019

European Environment Agency, 2017. Common Database on Designated Areas.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on Biodiversity. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34, 487–515. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011a. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. Ecol. Lett. 14, 101–112.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011b. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. Ecol. Lett. 14, 101–112. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x

FAO, 2018. FAO Statistical databases [WWW Document]. Food Agric. Organ. United Nations. URL http://www.fao.org (accessed 4.3.19).

FAO, 2004. Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. Rome.

Fasola, M., Brangi, A., 2010. Consequences of rice agriculture for waterbird population size and dynamics. Waterbirds 33, 160–166. https://doi.org/10.1675/063.033.s112

Ferrero, A., 2006. Challenges and opportunities for a sustainable rice production in Europe and Mediterranean area, in: Paddy and Water Environment. pp. 11–12. https://doi.org/10.1007/s10333-005-0025-3

Ficheux, S., Olivier, A., Fay, R., Crivelli, A., Besnard, A., Béchet, A., 2014. Rapid response of a long-lived species to improved water and grazing management: The case of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Camargue, France. J. Nat. Conserv. 22, 342–348. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.03.001

Figueiredo, L., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Sarmento Cabral, J., 2019. Understanding extinction debts: spatio–temporal scales, mechanisms and a roadmap for future research. Ecography (Cop.). 42, 1973–1990. https://doi.org/10.1111/ecog.04740

Finch, D., Corbacho, D.P., Schofield, H., Davison, S., Wright, P.G.R., Broughton, R.K., Mathews, F., 2020. Modelling the functional connectivity of landscapes for greater horseshoe bats Rhinolophus ferrumequinum at a local scale. Landsc. Ecol. 35, 577–589. https://doi.org/10.1007/s10980-019-00953-1

Finn, J.A., Bartolini, F., Bourke, D., Kurz, I., Viaggi, D., 2009. Ex post environmental evaluation of agri-environment schemes using experts' judgements and multicriteria analysis. J. Environ. Plan. Manag. 52, 717–737. https://doi.org/10.1080/09640560902958438

Fischer, C., Thies, C., Tscharntke, T., 2011a. Small mammals in agricultural landscapes: opposing responses to farming practices and landscape complexity. Biol. Conserv. 144, 1130–1136. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.032

Fischer, C., Thies, C., Tscharntke, T., 2011b. Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 13, 297–303. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.08.001

Fraixedas, S., Galewski, T., Ribeiro-Lopes, S., Loh, J., Blondel, J., Fontès, H., Grillas, P., Lambret, P., Nicolas, D., Olivier, A., Geijzendorffer, I.R., 2019. Estimating biodiversity changes in the Camargue wetlands: An expert knowledge approach. PLoS One 14, e0224235. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224235

Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T.A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoeft, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., Poincelot, R., 2003. Agroecology: The ecology of food systems. J. Sustain. Agric. 22, 99–118. https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10

Fried, G., Plantureux, C., Caillol, P., Hénin, S., Leroy, C., 2022. Field margin flora in the Mediterranean region: floristic diversity and response to agricultural practice. Société Bot. d'Occitanie 90, 1–16. https://doi.org/https://doi.org/10.34971/g64w-yd25

Froidevaux, J.S.P., Boughey, K.L., Barlow, K.E., Jones, G., 2017. Factors driving population recovery of the greater horseshoe bat (Rhinolophus ferrumequinum) in the UK: implications for conservation. Biodivers. Conserv. 26, 1601–1621. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1320-1

Gaget, E., Galewski, T., Jiguet, F., Le Viol, I., 2018. Waterbird communities adjust to climate warming according to conservation policy and species protection status. Biol. Conserv. 227, 205–212. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.019

Galewski, T., Devictor, V., 2016. When common birds became rare: historical records shed light on long-term responses of bird communities to global change in the largest wetland of France. PLoS One 11, e0165542. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165542

Galewski, T., Segura, L., Biquet, J., Saccon, E., Boutry, N., 2021. Living Mediterranean Report-Monitoring species trends to secure one of the major biodiversity hotspots, Tour du Valat. Arles, France.

Gallé, R., Császár, P., Makra, T., Gallé-Szpisjak, N., Ladányi, Z., Torma, A., Ingle, K., Szilassi, P., 2018. Small-scale agricultural landscapes promote spider and ground beetle densities by offering suitable overwintering sites. Landsc. Ecol. 33, 1435–1446. https://doi.org/10.1007/s10980-018-0677-1

Gauthier, G., Giroux, J.F., Reed, A., Béchet, A., Bélanger, L., 2005. Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: What are the consequences for natural wetlands? Glob. Chang. Biol. 11, 856–868. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00944.x

Geertsema, W., Rossing, W.A., Landis, D.A., Bianchi, F.J., Van Rijn, P.C., Schaminée, J.H., Tscharntke, T., Van Der Werf, W., 2016. Actionable knowledge for ecological intensification of agriculture. Front. Ecol. Environ. 14, 209–216. https://doi.org/10.1002/fee.1258

Geiger, F., de Snoo, G.R., Berendse, F., Guerrero, I., Morales, M.B., Oñate, J.J., Eggers, S., Pärt, T., Bommarco, R., Bengtsson, J., Clement, L.W., Weisser, W.W., Olszewski, A., Ceryngier, P., Hawro, V., Inchausti, P., Fischer, C., Flohre, A., Thies, C., Tscharntke, T., 2010. Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: A pan-European approach. Agric. Ecosyst. Environ. 139, 571–577. https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.09.018

Georget, N., Migairou-Leprince, J., Mallet, P., Béchet, A., Galewski, T., 2022. Diagnostique Biodiversité des 15 exploitations agricoles de Camargue.

Gianpasquale, C., Alberto, M., 2019. The occurrence and density of three sympatric corvids in a Mediterranean agroecosystem explained by land use. J. Ornithol. 160, 1133–1150. https://doi.org/10.1007/s10336-019-01679-2

Gillings, S., Newson, S.E., Noble, D.G., Vickery, J.A., 2005. Winter availability of cereal stubbles attracts declining farmland birds and positively influences breeding population trends. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 272, 733–739. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3010

Giuliano, D., Cardarelli, E., Bogliani, G., 2018. Grass management intensity affects butterfly and orthopteran diversity on rice field banks. Agric. Ecosyst. Environ. 267, 147–155. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.019

Goded, S., Ekroos, J., Domínguez, J., Guitián, J.A., Smith, H.G., 2018. Effects of organic farming on bird diversity in North-West Spain. Agric. Ecosyst. Environ. 257, 60–67. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.020

Gong, S., Hodgson, J.A., Tscharntke, T., Liu, Y., van der Werf, W., Batáry, P., Knops, J.M.H., Zou, Y., 2022. Biodiversity and yield trade-offs for organic farming. Ecol. Lett. 25, 1699–1710. https://doi.org/10.1111/ele.14017

Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecol. Lett. 4, 379–391. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined Stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. Science (80-.). 347, 1255957. https://doi.org/10.1126/science.1255957

Graham, L., Gaulton, R., Gerard, F., Staley, J.T., 2018. The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. Biol. Conserv. 220, 122–131. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.017

Grand, D., Boudot, J.P., 2006. Les Libellules de France, Belgique et Louxembourg, Collection Parthénope. Mèze.

Grass, I., Batáry, P., Tscharntke, T., 2021. Combining land-sparing and land-sharing in European landscapes. Adv. Ecol. Res. 64, 251–303. https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.09.002

Grass, I., Loos, J., Baensch, S., Batáry, P., Librán-Embid, F., Ficiciyan, A., Klaus, F., Riechers, M., Rosa, J., Tiede, J., Udy, K., Westphal, C., Wurz, A., Tscharntke, T., 2019. Land-sharing/-sparing connectivity landscapes for ecosystem services and biodiversity

conservation. People Nat. 1, 262–272. https://doi.org/10.1002/pan3.21

Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A., 2005. Farming and the fate of wild nature. Science (80-.). 307, 550–555. https://doi.org/10.1126/science.1106049

Guichard, L., Dedieu, F., Jeuffroy, M.H., Meynard, J.M., Reau, R., Savini, I., 2017. Le plan Ecophyto de réduction d'usage des pesticides en France: décryptage d'un échec et raisons d'espérer. Cah. Agric. https://doi.org/10.1051/cagri/2017004

Haenke, S., Kovács-Hostyánszki, A., Fründ, J., Batáry, P., Jauker, B., Tscharntke, T., Holzschuh, A., 2014. Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. J. Appl. Ecol. 51, 505–513. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12221

Halada, L., Evans, D., Romão, C., Petersen, J.E., 2011. Which habitats of European importance depend on agricultural practices? Biodivers. Conserv. 20, 2365–2378. https://doi.org/10.1007/s10531-011-9989-z

Hale, R., Swearer, S.E., 2016. Ecological traps: Current evidence and future directions. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 283, 20152647. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2647

Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., De Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLoS One 12, e0185809. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809

Haviland, D.R., Caprile, J.L., Rill, S.M., Hamby, K.A., Joseph, A., 2016. Phenology of spotted wing drosophila in the San Joaquin Valley varies by season, crop and nearby vegetation. Calif. Agric. 70, 24–31. https://doi.org/10.3733/ca.v070n01p24

Hawkins, E., Fricker, T.E., Challinor, A.J., Ferro, C.A.T., Ho, C.K., Osborne, T.M., 2013. Increasing influence of heat stress on French maize yields from the 1960s to the 2030s. Glob. Chang. Biol. 19, 937–947. https://doi.org/10.1111/gcb.12069

Haynes, K.J., Diekötter, T., Crist, T.O., 2007. Resource complementation and the response of an insect herbivore to habitat area and fragmentation. Oecologia 153, 511–520. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0749-4

HE, H. ming, LIU, L. na, Munir, S., Bashir, N.H., WANG, Y., YANG, J., LI, C. yun, 2019. Crop diversity and pest management in sustainable agriculture. J. Integr. Agric. 18, 1945–1952. https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62689-4

Heath, S.K., Soykan, C.U., Velas, K.L., Kelsey, R., Kross, S.M., 2017. A bustle in the hedgerow: Woody field margins boost on farm avian diversity and abundance in an intensive agricultural landscape. Biol. Conserv. 212, 153–161.

https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.031
Heinberg, R., Bomford, M., Post Carbon Institute, 2009. The food & farming transition: toward a post carbon food system. sustainlex.org 41.
Herzog, F., Jeanneret, P., Ammari, Y., Angelova, S., Arndorfer, M., Al., E., 2013. Measuring farmland biodiversity. Solutions 4, 52–58.
Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., 2019. Birds of hedgerows and other field boundaries, in: The Ecology of Hedgerows and Field Margins. pp. 210–232. https://doi.org/10.4324/9781315121413-11
Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V., Evans, A.D., 2005. Does organic farming benefit biodiversity? Biol. Conserv. 122, 113–130. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.018
Holzschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J.P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M., Scheper, J., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Smith, H.G., Vilà, M., Vujić, A., Steffan-Dewenter, I., 2016. Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. Ecol. Lett. 19, 1228–1236. https://doi.org/10.1111/ele.12657
Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2009. Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. Ecol. Appl. 19, 123–132. https://doi.org/10.1890/08-0384.1
Horne, B. Van, 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. J. Wildl. Manage. 47, 893. https://doi.org/10.2307/3808148
Horton, B.P., Kopp, R.E., Garner, A.J., Hay, C.C., Khan, N.S., Roy, K., Shaw, T.A., 2018. Mapping sea-level change in time, space, and probability. Annu. Rev. Environ. Resour. 43, 481–521. https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102017-025826
Hussain, S., ZHANG, J. hua, ZHONG, C., ZHU, L. feng, CAO, X. chuang, YU, S. miao, Allen Bohr, J., HU, J. jie, JIN, Q. yu, 2017. Effects of salt stress on rice growth, development characteristics, and the regulating ways: A review. J. Integr. Agric. 16, 2357–2374. https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61608-8
Idoine, N., Raycraft, E., Shaw, R., Hobbs, S., Deady, E., Everett, P., Evans, E., Mills, A., 2022. World mineral production 2016-2020.
INRAE, 2020. L'agriculture de conservation [WWW Document]. URL https://www.inrae.fr/actualites/dossier-lagriculture-conservation (accessed 7.30.22).
Institut Momentum, 2013. Nourrir l'Europe en temps de crise.
International Energy Agency, 2018. World energy outlook 2018: Highlights, International

Energy Agency.
Issa, N., Muller, Y., 2015. Atlas des oiseaux nicheurs de France métropolitaine.
IUCN, 2019. The IUCN red list of threatened species [WWW Document]. URL https://www.iucnredlist.org/ (accessed 7.24.19).
Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F., Wolters, V., 2009. Pollinator dispersal in an agricultural matrix: Opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. Landsc. Ecol. 24, 547–555. https://doi.org/10.1007/s10980-009-9331-2
Jeanneret, P., Aviron, S., Alignier, A., Lavigne, C., Helfenstein, J., Herzog, F., Kay, S., Petit, S., 2021a. Agroecology landscapes. Landsc. Ecol. 36, 2235–2257. https://doi.org/10.1007/s10980-021-01248-0
Jeanneret, P., Lüscher, G., Schneider, M.K., Pointereau, P., Arndorfer, M., Bailey, D., Balázs, K., Báldi, A., Choisis, J.-P., Dennis, P., Diaz, M., Eiter, S., Elek, Z., Fjellstad, W., Frank, T., Friedel, J.K., Geijzendorffer, I.R., Gillingham, P., Gomiero, T., Jerkovich, G., Jongman, R.H.G., Kainz, M., Kovács-Hostyánszki, A., Moreno, G., Nascimbene, J., Oschatz, M.-L., Paoletti, M.G., Sarthou, J.-P., Siebrecht, N., Sommaggio, D., Wolfrum, S., Herzog, F., 2021b. An increase in food production in Europe could dramatically affect farmland biodiversity. Commun. Earth Environ. 2, 1–8. https://doi.org/10.1038/s43247-021-00256-x
Jenkins, C.N., Pimm, S.L., 2006. Defining conservation priorities in a global biodiversity hotspot. Biol. da Conserv. 1–14.
Jensen, L.S., Schjoerring, J.K., van der Hoek, K.W., Poulsen, H.D., Zevenbergen, J.F., Pallière, C., Lammel, J., Brentrup, F., Jongbloed, A.W., Willems, J., van Grinsven, H., 2011. Benefits of nitrogen for food, fibre and industrial production, in: The European Nitrogen Assessment. pp. 32–61. https://doi.org/10.1017/cbo9780511976988.006
Jiang, G., Wang, G., Holyoak, M., Yu, Q., Jia, X., Guan, Y., Bao, H., Hua, Y., Zhang, M., Ma, J., 2017. Land sharing and land sparing reveal social and ecological synergy in big cat conservation. Biol. Conserv. 211, 142–149. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.018
Jiguet, F., 2014. Suivi hivernal des oiseaux communs.
Jiguet, F., 2003. Instructions pour le programme STOC-EPS. MNHN, pp. 1-18.
Johnson, A.R., 1997. Long-term studies and conservation of greater flamingos in the Camargue and Mediterranean. Colon. Waterbirds 20, 306–315. https://doi.org/10.2307/1521698

Jolibert, C., Wesselink, A., 2012. Research impacts and impact on research in biodiversity conservation: The influence of stakeholder engagement. Environ. Sci. Policy 22, 100–111. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2012.06.012

Jonsson, M., Straub, C.S., Didham, R.K., Buckley, H.L., Case, B.S., Hale, R.J., Gratton, C., Wratten, S.D., 2015. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. J. Appl. Ecol. 52, 1274–1282. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12489

Josefsson, J., Berg, Å., Hiron, M., Pärt, T., Eggers, S., 2013. Grass buffer strips benefit invertebrate and breeding skylark numbers in a heterogeneous agricultural landscape. Agric. Ecosyst. Environ. 181, 101–107. https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.018

Kaim, A., Cord, A.F., Volk, M., 2018. A review of multi-criteria optimization techniques for agricultural land use allocation. Environ. Model. Softw. 105, 79–93. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.03.031

Kalkman, V.J., Boudot, J.P., Bernard, R., De Knijf, G., Suhling, F., Termaat, T., 2018. Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). Hydrobiologia 811, 269–282. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3495-6

Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A.E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M.E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J.A., Schellhorn, N.A., Tscharntke, T., Wratten, S.D., Zhang, W., Iverson, A.L., Adler, L.S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G.M., Anjum, M.Z., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J.M., Bianchi, F.J.J.A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E.W., Bommarco, R., Brewer, M.J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L.G., Cayuela, L., Centrella, M., Ćetković, A., Henri, D.C., Chabert, A., Costamagna, A.C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C.F., Eckberg, J.O., Entling, M.H., Fiedler, D., Franck, P., van Veen, F.J.F., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Getachew, A., Gonthier, D.J., Goodell, P.B., Graziosi, I., Groves, R.L., Gurr, G.M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G.E., Herrmann, J.D., Huseth, A.S., Inclán, D.J., Ingrao, A.J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G.A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J.M., Keasar, T., Kim, T.N., Kishinevsky, M., Landis, D.A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D.K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A.M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H.M., Menozzi, P., Mitchell, M.G.E., Miyashita, T., Molina, G.A.R., Molina-Montenegro, M.A., O'Neal, M.E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, Ö., Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S.,

Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D.J., Peterson, J.A., Petit, S., Philpott, S.M., Plantegenest, M., Plećas, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S.G., Pywell, R.F., Ragsdale, D.W., Rand, T.A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N.P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F.S., Smith, H.G., Whitney, K.S., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L.J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K.T., Werling, B.P., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Woodcock, B.A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., Zou, Y., 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 115, E7863–E7870. https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115

Kasprzykowski, Z., Goławski, A., 2012. Habitat preferences of granivorous passerine birds wintering on farmland in eastern Poland. Bird Study 59, 52–57. https://doi.org/10.1080/00063657.2011.643292

Kassam, A., Friedrich, T., Shaxson, F., Pretty, J., 2009. The spread of conservation agriculture: Justification, sustainability and uptake. Int. J. Agric. Sustain. 7, 292–320. https://doi.org/10.3763/ijas.2009.0477

Katayama, N., Amano, T., Fujita, G., Higuchi, H., 2012. Spatial overlap between the intermediate egret egretta intermedia and its aquatic prey at two spatiotemporal scales in a rice paddy landscape. Zool. Stud. 51, 1105–1112.

Katayama, N., Osada, Y., Mashiko, M., Baba, Y.G., Tanaka, K., Kusumoto, Y., Okubo, S., Ikeda, H., Natuhara, Y., 2019. Organic farming and associated management practices benefit multiple wildlife taxa: A large-scale field study in rice paddy landscapes. J. Appl. Ecol. 56, 1970–1981. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13446

Katayama, N., Osawa, T., Amano, T., Kusumoto, Y., 2015. Are both agricultural intensification and farmland abandonment threats to biodiversity? A test with bird communities in paddy-dominated landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 214, 21–30. https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.08.014

Katoh, K., Sakai, S., Takahashi, T., 2009. Factors maintaining species diversity in satoyama, a traditional agricultural landscape of Japan. Biol. Conserv. 142, 1930–1936. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.030

Katuwal, H.B., Rai, J., Tomlinson, K., Rimal, B., Sharma, H.P., Baral, H.S., Hughes, A.C., Quan, R.C., 2022. Seasonal variation and crop diversity shape the composition of bird communities in agricultural landscapes in Nepal. Agric. Ecosyst. Environ. 333, 107973.

https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107973

Kayser, Y., 2018. Suivi de la reproduction de la Glaréole à collier Glareola pratincola en Camargue et ses environs et actions de conservation pour l'année 2018. Tour du Valat, Arles.

Kayser, Y., Gauthier-Clerc, M., Blanchon, T., Vandewalle, P., Befeld, S., Petit, J., Tiné, R., Flitti, A., Champagnon, J., 2018. L'hivernage de la Grue cendrée (Grus grus) en Camargue : historique et statut récent. Ornithos 25, 4–13.

Kery, M., Schaub, M., 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective, NY: Academic Press. https://doi.org/10.1016/C2010-0-68368-4

King, S., Elphick, C.S., Guadagnin, D., Taft, O., Amano, T., 2010. Effects of landscape features on waterbird use of rice fields. Waterbirds 33, 151–159. https://doi.org/10.1675/063.033.s111

Kiviat, E., 2013. Ecosystem services of phragmites in North America with emphasis on habitat functions. AoB Plants 5, 1–29. https://doi.org/10.1093/aobpla/plt008

Klaus, F., Tscharntke, T., Bischoff, G., Grass, I., 2021. Floral resource diversification promotes solitary bee reproduction and may offset insecticide effects – evidence from a semi-field experiment. Ecol. Lett. 24, 668–675. https://doi.org/10.1111/ele.13683

Kleijn, D., Biesmeijer, K.J.C., Klaassen, R.H.G., Oerlemans, N., Raemakers, I., Scheper, J., Vet, L.E.M., 2020. Integrating biodiversity conservation in wider landscape management: Necessity, implementation and evaluation, in: Advances in Ecological Research. pp. 127–159. https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.08.004

Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H., Tscharntke, T., 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? Trends Ecol. Evol. 26, 474–481. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.009

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

Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M., 1999. The second silent spring? Nature 400, 611–612. https://doi.org/10.1038/23127

Kremen, C., 2015. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1355, 52–76. https://doi.org/10.1111/nyas.12845

Kremen, C., Merenlender, A.M., 2018. Landscapes that work for biodiversity and people. Science (80-.). 362, eaau6020. https://doi.org/10.1126/science.aau6020

Kristan, W.B., 2003. The role of habitat selection behavior in population dynamics: Source-

sink systems and ecological traps. Oikos 103, 457–468. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12192.x

Kristensen, K., McGillycuddy, M., 2022. Covariance structures with glmmTMB [WWW Document]. URL https://cran.r-project.org/web/packages/glmmTMB/vignettes/covstruct.html (accessed 8.4.22).

Krunić, M., Stanisavljević, L., Pinzauti, M., Felicioli, A., 2005. The accompanying fauna of Osmia cornuta and Osmia rufa and effective measures of protection. Bull. Insectology 58, 141–152.

Lal, R., 2015. Sequestering carbon and increasing productivity by conservation agriculture. J. Soil Water Conserv. 70, 55A-62A. https://doi.org/10.2489/jswc.70.3.55A

Landis, D.A., 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. Basic Appl. Ecol. 18, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.07.005

Le Gouis, J., Oury, F.X., Charmet, G., 2020. How changes in climate and agricultural practices influenced wheat production in Western Europe. J. Cereal Sci. 93, 102960. https://doi.org/10.1016/j.jcs.2020.102960

Le Roy, E., 2010. What has been done in the Champagne-Ardenne to prevent crane damages on farmlands since 2004, in: Proceedings of the VIIth European Crane Conference Breeding, Resting, Migration and Biology. pp. 53–56.

Lecuyer, B., Chatellier, V., Daniel, K., 2013. Les engrais minéraux dans les exploitations agricoles françaises et européennes. Économie Rural. 151–161. https://doi.org/10.4000/economierurale.3845

Lehikoinen, A., Foppen, R.P.B., Heldbjerg, H., Lindström, Å., van Manen, W., Piirainen, S., van Turnhout, C.A.M., Butchart, S.H.M., 2016. Large-scale climatic drivers of regional winter bird population trends. Divers. Distrib. 22, 1163–1173. https://doi.org/10.1111/ddi.12480

Lemierre, O., 2020. La grue cendrée un oiseau non grata. La Provence 2.

Lenth, V.L., Buerkner, P., Herve, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., Singmann, H., 2022. Package ‘emmeans.’

Li, B., Bicknell, K.B., Renwick, A., 2019. Peak phosphorus, demand trends and implications for the sustainable management of phosphorus in China. Resour. Conserv. Recycl. 146, 316–328. https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2019.03.033

Li, L., Hu, R., Huang, J., Bürgi, M., Zhu, Z., Zhong, J., Lü, Z., 2020. A farmland biodiversity strategy is needed for China. Nat. Ecol. Evol. 4, 772–774. https://doi.org/10.1038/s41559-020-1161-2

Liere, H., Jha, S., Philpott, S.M., 2017. Intersection between biodiversity conservation, agroecology, and ecosystem services. Agroecol. Sustain. Food Syst. 41, 723–760. https://doi.org/10.1080/21683565.2017.1330796

Liess, M., Liebmann, L., Vormeier, P., Weisner, O., Altenburger, R., Borchardt, D., Brack, W., Chatzinotas, A., Escher, B., Foit, K., Gunold, R., Henz, S., Hitzfeld, K.L., Schmitt-Jansen, M., Kamjunke, N., Kaske, O., Knillmann, S., Krauss, M., Küster, E., Link, M., Lück, M., Möder, M., Müller, A., Paschke, A., Schäfer, R.B., Schneeweiss, A., Schreiner, V.C., Schulze, T., Schüürmann, G., von Tümpling, W., Weitere, M., Wogram, J., Reemtsma, T., 2021. Pesticides are the dominant stressors for vulnerable insects in lowland streams. Water Res. 201, 117262. https://doi.org/10.1016/j.watres.2021.117262

Lindsay, K.E., Kirk, D.A., Bergin, T.M., Best, L.B., Sifneos, J.C., Smith, J., 2013. Farmland heterogeneity benefits birds in American Mid-West watersheds. Am. Midl. Nat. 170, 121–143. https://doi.org/10.1674/0003-0031-170.1.121

Lipinski, B., Hanson, C., Lomax, J., Kitinoja, L., Waite, R., Searchinger, T., 2013. Reducing food loss and waste, World Resource Institute.

Liqin, Z., Cuiling, J., Xiangqian, X., Minghua, X., Xiaoqin, H., Junyu, C., 2009. Ecological and landscape effects of ditches on farmland ecosystem, in: 3rd International Conference on Bioinformatics and Biomedical Engineering, ICBBE 2009. https://doi.org/10.1109/ICBBE.2009.5162675

Long, J.A., 2019. Interactions: Comprehensive, user-friendly toolkit for probing interactions. R package version 1.1.5.

Longoni, V., Rubolini, D., Ambrosini, R., Bogliani, G., 2011. Habitat preferences of Eurasian Bitterns Botaurus stellaris booming in ricefields: Implications for management. Ibis (Lond. 1859). 153, 695–706. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01148.x

Lorenz, S., Raja Dominic, A., Heinz, M., Süß, A., Stähler, M., Strassemeyer, J., 2022. Effect of buffer strips on pesticide risks in freshwaters. Crop Prot. 154, 105891. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105891

MAA, M. de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2021. Programme « Plantons des haies ! » - 50 M€ [WWW Document]. URL https://agriculture.gouv.fr/francerelance-50-meu-pour-planter-7-000-km-de-haies-en-2-ans (accessed 4.15.22).

Mace, G.M., Barrett, M., Burgess, N.D., Cornell, S.E., Freeman, R., Grooten, M., Purvis, A., 2018. Aiming higher to bend the curve of biodiversity loss. Nat. Sustain. 1, 448–451. https://doi.org/10.1038/s41893-018-0130-0

Maeda, T., 2001. Patterns of bird abundance and habitat use in rice fields of the Kanto Plain,

central Japan. Ecol. Res. 16, 569–585. https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00418.x

Magnusson, A., Skaug, H., Nielsen, A., Berg, C., Kristensen, K., Maechler, M., Bentham, K. van, Bolker, B., Sadat, N., Lüdecke, D., Lenth, R., O'Brien, J., Brooks, M., 2020. Generalized linear mixed models using template model builder. Package glmmTMB. Version 1.0.2.1 [WWW Document]. R Top. Doc. URL https://cran.r-project.org/package=glmmTMB (accessed 10.19.21).

Malhi, G.S., Kaur, M., Kaushik, P., 2021. Impact of climate change on agriculture and its mitigation strategies: A review. Sustain. 13, 1–21. https://doi.org/10.3390/su13031318

Mallet, P., Béchet, A., Galewski, T., Mesléard, F., Hilaire, S., Lefebvre, G., Poulin, B., Sirami, C., 2022. Different components of landscape complexity are necessary to preserve multiple taxonomic groups in intensively-managed rice paddy landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 328, 107864. https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107864

Marcon, E., Hérault, B., 2015. Entropart: An R package to measure and partition diversity. J. Stat. Softw. 67. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08

Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. Nature 405, 243–253. https://doi.org/10.1038/35012251

Marja, R., Herzon, I., 2012. The importance of drainage ditches for farmland birds in agricultural landscapes in the Baltic countries: Does field type matter? Ornis Fenn. 89, 170–181.

Marmotte, P., Thomas, C., 2018. La gestion des adventices du riz : une préoccupation agronomique majeure, in: Cardère (Ed.), Le Riz et La Camargue. Vers Des Agrosystèmes Durables. pp. 145–159.

Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. Agric. Ecosyst. Environ. 89, 5–21. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2

Marshall, E.J.P., West, T.M., Kleijn, D., 2006. Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 113, 36–44. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.08.036

Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S.G., Smith, H.G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G.K., Asís, J.D., Aviron, S., Balzan, M. V., Baños-Picón, L., Bartomeus, I., Batáry, P., Burel, F., Caballero-López, B., Concepción, E.D., Coudrain, V., Dänhardt, J., Diaz, M., Diekötter, T., Dormann, C.F., Duflot, R., Entling, M.H., Farwig, N., Fischer, C., Frank, T., Garibaldi, L.A., Hermann, J., Herzog,

F., Inclán, D., Jacot, K., Jauker, F., Jeanneret, P., Kaiser, M., Krauss, J., Le Féon, V., Marshall, J., Moonen, A.C., Moreno, G., Riedinger, V., Rundlöf, M., Rusch, A., Scheper, J., Schneider, G., Schüepp, C., Stutz, S., Sutter, L., Tamburini, G., Thies, C., Tormos, J., Tscharntke, T., Tschumi, M., Uzman, D., Wagner, C., Zubair-Anjum, M., Steffan-Dewenter, I., 2019. The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. Ecol. Lett. 22, 1083–1094. https://doi.org/10.1111/ele.13265

Mas, M., Flaquer, C., Rebelo, H., López-Baucells, A., 2021. Bats and wetlands: synthesising gaps in current knowledge and future opportunities for conservation. Mamm. Rev. 51, 369–384. https://doi.org/10.1111/mam.12243

Mathevet, R., 2004. Camargue incertaine: sciences, usages et natures. Buchet-Chastel.

Mathevet, R., Tamisier, A., 2002. Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodivers. Conserv. 11, 509–519. https://doi.org/10.1023/A:1014860617353

Mathevet, R., Thompson, J., Delanoë, O., Cheylan, M., Gil-Fourrier, C., Bonnin, M., 2010. La solidarité écologique: un nouveau concept pour une gestion intégrée des parcs nationaux et des territoires. Natures Sci. Soc. 18, 424–433. https://doi.org/10.1051/nss/2011006

Mathevet, R., Tourenq, C., Mesléard, F., 2002. Agricultural policies, land-use and waterbird conservation: The case study of a major Mediterranean wetland, the Camargue. CyberGeo. https://doi.org/10.4000/cybergeo.3755

Matzdorf, B., Kaiser, T., Rohner, M.S., 2008. Developing biodiversity indicator to design efficient agri-environmental schemes for extensively used grassland. Ecol. Indic. 8, 256–269. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.02.002

Maudsley, M., Seeley, B., Lewis, O., 2002. Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. Agric. Ecosyst. Environ. 89, 77–89. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00320-6

McMahon, B.J., Giralt, D., Raurell, M., Brotons, L., Bota, G., 2010. Identifying set-aside features for bird conservation and management in northeast Iberian pseudo-steppes. Bird Study 57, 289–300. https://doi.org/10.1080/00063651003749680

Médail, F., Quézel, P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. Ann. Missouri Bot. Gard. 84, 112–127. https://doi.org/10.2307/2399957

Melin, M., Hinsley, S.A., Broughton, R.K., Bellamy, P., Hill, R.A., 2018. Living on the edge:

utilising lidar data to assess the importance of vegetation structure for avian diversity in fragmented woodlands and their edges. Landsc. Ecol. 33, 895–910. https://doi.org/10.1007/s10980-018-0639-7

Memmah, M.M., Lescourret, F., Yao, X., Lavigne, C., 2015. Metaheuristics for agricultural land use optimization. A review. Agron. Sustain. Dev. 35, 975–998. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0303-4

Mesléard, F., 2018. La faune aquatique des rizières de Camargue, in: Cardère (Ed.), Le Riz et La Camargue. Vers Des Agrosystèmes Durables. pp. 349–361.

Mesléard, F., Garnero, S., Beck, N., Rosecchi, É., 2005. Uselessness and indirect negative effects of an insecticide on rice field invertebrates. Comptes Rendus - Biol. 328, 955–962. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2005.09.003

Meyer, S., Wesche, K., Krause, B., Leuschner, C., 2013. Dramatic losses of specialist arable plants in Central Germany since the 1950s/60s - a cross-regional analysis. Divers. Distrib. 19, 1175–1187. https://doi.org/10.1111/ddi.12102

Michalko, R., Pekár, S., Entling, M.H., 2019. An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. Oecologia 189, 21–36. https://doi.org/10.1007/s00442-018-4313-1

Migairou-Leprince, J., Cochet, H., Galewski, T., Mallet, P., Béchet, A., 2021. Diversification des exploitations agricoles et conditions d'émergence de l'agroécologie en Camargue. Arles, AgroParisTech.

Millard, J., Outhwaite, C.L., Kinnersley, R., Freeman, R., Gregory, R.D., Adedoja, O., Gavini, S., Kioko, E., Kuhlmann, M., Ollerton, J., Ren, Z.X., Newbold, T., 2021. Global effects of land-use intensity on local pollinator biodiversity. Nat. Commun. 12, 1–11. https://doi.org/10.1038/s41467-021-23228-3

Monck-Whipp, L., Martin, A.E., Francis, C.M., Fahrig, L., 2018. Farmland heterogeneity benefits bats in agricultural landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 253, 131–139. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.001

Montgomery, I., Caruso, T., Reid, N., 2020. Hedgerows as ecosystems: Service delivery, management, and restoration. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 51, 81–102. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346

Moorcroft, D., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Wilson, J.D., 2002. The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. J. Appl. Ecol. 39, 535–547. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00730.x

Morales, M.B., Oñate, J.J., Guerrero, I., Meléndez, L., 2015. Influence of landscape and field-level agricultural management on a mediterranean farmland winter bird community. Ardeola 62, 49–65. https://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.49

Morales, M.B., Traba, J., Delgado, M.P., García De La Morena, E.L., 2013. The use of fallows by nesting little bustard Tetrax Tetrax females: Implications for conservation in mosaic cereal farmland. Ardeola 60, 85–97. https://doi.org/10.13157/arla.60.1.2012.85

Morandin, L.A., Kremen, C., 2013. Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. Ecol. Appl. 23, 829–839. https://doi.org/10.1890/12-1051.1

Moreau, J., Monceau, K., Gonnet, G., Pfister, M., Bretagnolle, V., 2022. Organic farming positively affects the vitality of passerine birds in agricultural landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 336, 108034. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108034

Moreby, S.J., Southway, S.E., 1999. Influence of autumn applied herbicides on summer and autumn food available to birds in winter wheat fields in southern England. Agric. Ecosyst. Environ. 72, 285–297. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00007-9

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. Agric. Ecosyst. Environ. 109, 59–74. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.02.011

Morelli, F., Kwieciński, Z., Indykiewicz, P., Jankowiak, A., Szymański, P., Šímová, P., Tryjanowski, P., 2019. Congruence between breeding and wintering biodiversity hotspots: A case study in farmlands of Western Poland. Eur. J. Ecol. 4, 75–83. https://doi.org/10.2478/eje-2018-0014

Morganti, M., Manica, M., Bogliani, G., Gustin, M., Luoni, F., Trotti, P., Perin, V., Brambilla, M., 2019. Multi-species habitat models highlight the key importance of flooded reedbeds for inland wetland birds: Implications for management and conservation. Avian Res. 10, 1–13. https://doi.org/10.1186/s40657-019-0154-9

Mouret, J.-C., 2018a. Les exigences de la conduite d'une rizière en Camargue, in: Cardère (Ed.), Le Riz et La Camargue. Vers Des Agrosystèmes Durables. pp. 109–124.

Mouret, J.-C., 2018b. Le riz et la Camargue : une coexistence nécessaire mais fragile, in: Cardère (Ed.), Le Riz et La Camargue. Vers Des Agrosystèmes Durables. pp. 35–54.

Moxey, A., White, B., 2014. Result-oriented agri-environmental schemes in Europe: A comment. Land use policy 39, 397–399.

https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2014.04.008

Muñoz-Sáez, A., Perez-Quezada, J.F., Estades, C.F., 2017. Agricultural landscapes as habitat for birds in central Chile. Rev. Chil. Hist. Nat. 90. https://doi.org/10.1186/s40693-017-0067-0

Myers, N., Mittermeler, R.A., Mittermeler, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Nauen, R., Leadbeater, A., Thompson, A., 2008. Proposal on the Revision of EU Directive 91/414 The impact on Resistance Management and Sustainable Crop Production in Europe. Outlooks Pest Manag. 19, 150–151. https://doi.org/10.1564/19aug03

Newton, I., 2017a. Hedges and Other Field Boundaries, in: Farming and Birds. HarperCollins UK, London, pp. 439–464.

Newton, I., 2017b. Farming and birds. HarperCollins UK, London.

Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: An appraisal of causal factors and conservation actions. Ibis (Lond. 1859). 146, 579–600. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x

Nicholson, C., Koh, I., Richardson, L., Beauchemin, A., Ricketts, T., 2017. Farm and landscape factors interact to affect the supply of pollination services. Elsevier 250, 113–122. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.030

Nilsson, L., Bunnefeld, N., Persson, J., Månsson, J., 2016. Large grazing birds and agriculture-predicting field use of common cranes and implications for crop damage prevention. Agric. Ecosyst. Environ. 219, 163–170. https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.021

Norton, M.R., Hannon, S.J., Schmiegelow, F.K.A., 2000. Fragments are not islands: Patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. Ecography (Cop.). 23, 209–223. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00277.x

O'Rourke, E., Finn, J., Browne, A., Byrne Padraig Cronin, D., Dunford, B., Finn Kathryn Finney, J.A., Maher, C., McGurn James Moran, P., McLoughlin, D., Ní Chonghaile Richard, G.O., Eileen, D.O., Parr, S., Phelan, P., 2020. Farming for nature. The role of results-based payments, Teagasc and National Parks and Wildlife Service (NPWS).

Observatoire des zones humides méditerranéennes, 2018. Les zones humides méditerranéennes – enjeux et perspectives 2 : Solutions pour des zones humides méditerranéennes durables. Tour du Valat, France.

Öckinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N.E., Bommarco, R., 2012. Landscape matrix modifies

richness of plants and insects in grassland fragments. Ecography (Cop.). 35, 259–267. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06870.x

Oerke, E.-C., 2006. Crop losses to pests. J. Agric. Sci. 144, 31–43. https://doi.org/10.1017/S0021859605005708

Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K.B., Mace, G.M., Martín-López, B., Woodcock, B.A., Bullock, J.M., 2015. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. Trends Ecol. Evol. 30, 673–684. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009

ONB, 2019. Evolution de l'abondance des populations d'oiseaux communs spécialistes en métropole.

Orta, J., de Juana, E., Boesman, P.F.D., Marks, J.S., Garcia, E., 2020. Montagu's Harrier (*Circus pygargus*), version 1.0. Birds of the World. https://doi.org/10.2173/BOW.MONHAR1.01

Ozturk, T., Ceber, Z.P., Türkeş, M., Kurnaz, M.L., 2016. Solutions for maize production-consumption gap in Egypt. 4th African Reg. ICID Conf. April. Aswan, Egypt 24–28.

Ozturk, T., Ceber, Z.P., Türkeş, M., Kurnaz, M.L., 2015. Projections of climate change in the Mediterranean Basin by using downscaled global climate model outputs. Int. J. Climatol. 35, 4276–4292. https://doi.org/10.1002/joc.4285

Papazian, M., Viricel, G., Blanchon, Y., Kabouche, B., 2017. Les libellules de Provence-Alpes-Côte d'Azur. Mèze.

Parc Naturel Régional de Camargue, 2005. Révision de la réserve de biosphère de Camargue.

Park, M.G., Blitzer, E.J., Gibbs, J., Losey, J.E., Danforth, B.N., 2015. Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 282, 20150299. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0299

Pasher, J., Mitchell, S.W., King, D.J., Fahrig, L., Smith, A.C., Lindsay, K.E., 2013. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. Landsc. Ecol. 28, 371–383. https://doi.org/10.1007/s10980-013-9852-6

Pe'er, G., Dicks, L. V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F., Scott, A. V., 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. Science (80-.). 344, 1090–1092. https://doi.org/10.1126/science.1253425

Pe'er, G., Finn, J.A., Díaz, M., Birkenstock, M., Lakner, S., Röder, N., Kazakova, Y., Šumrada, T., Bezák, P., Concepción, E.D., Dänhardt, J., Morales, M.B., Rac, I., Špulerová, J., Schindler, S., Stavrinides, M., Targetti, S., Viaggi, D., Vogiatzakis, I.N., Guyomard, H., 2022. How can the European Common Agricultural Policy help halt biodiversity loss? Recommendations by over 300 experts. Conserv. Lett. 282, e12901. https://doi.org/10.1111/CONL.12901

PECBMS, 2022. PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme [WWW Document]. Paneur. Common Bird Monit. Scheme. URL https://pecbms.info/trends-and-indicators/indicators/ (accessed 1.20.22).

Pekár, S., 2012. Spiders (Araneae) in the pesticide world: An ecotoxicological review. Pest Manag. Sci. 68, 1438–1446. https://doi.org/10.1002/ps.3397

Pekár, S., Beneš, J., 2008. Aged pesticide residues are detrimental to agrobiont spiders (Araneae). J. Appl. Entomol. 132, 614–622. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01294.x

Perfecto, I., Vandermeer, J., 2010. The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 107, 5786–5791. https://doi.org/10.1073/pnas.0905455107

Perkins, A.J., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Wilson, J.D., Morris, A.J., Barnett, P.R., 2000. Habitat characteristics affecting use of lowland agricultural grassland by birds in winter. Biol. Conserv. 95, 279–294. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00042-2

Pernollet, C.A., Cavallo, F., Simpson, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., 2016. Seed density and waterfowl use of rice fields in Camargue, France. J. Wildl. Manage. 81, 96–111. https://doi.org/10.1002/jwmg.21167

Pernollet, C.A., Simpson, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., 2015a. Rice and duck, a good combination? Identifying the incentives and triggers for joint rice farming and wild duck conservation. Agric. Ecosyst. Environ. 214, 118–132. https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.08.018

Pernollet, C.A., Simpson, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., 2015b. Rice and duck, a good combination? Identifying the incentives and triggers for joint rice farming and wild duck conservation. Agric. Ecosyst. Environ. 214, 118–132. https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.08.018

Pierluissi, S., 2010. Breeding waterbirds in rice fields: A global review. Waterbirds 33, 123–132. https://doi.org/10.1675/063.033.s109

Pinaud, D., Claireau, F., Leuchtmann, M., Kerbiriou, C., 2018. Modelling landscape

connectivity for greater horseshoe bat using an empirical quantification of resistance. J. Appl. Ecol. 55, 2600–2611. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13228

PNRC, 2016. L'occupation du sol en Camargue, état 2016 et son évolution depuis 2001 [WWW Document]. URL http://geo.pnrpaca.org/geoservices/decouvrir-les-parcs/des-parcs-et-des-projets/occupation-du-sol-en-camargue-etat-2016-et-son-evolution-depuis-2001/ (accessed 4.9.20).

PNRC, 2014. LIFE + Chiro Med.

Ponisio, L.C., M'gonigle, L.K., Mace, K.C., Palomino, J., Valpine, P. De, Kremen, C., 2015. Diversification practices reduce organic to conventional yield gap. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 282, 396–403. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1396

Poux, X., Aubert, P.-M., 2018. An agroecological Europe in 2050: multifunctional agriculture for healthy eating Findings from the Ten Years For Agroecology (TYFA) modelling exercise.

Preiss, E., Martin, J.L., Debussche, M., 1997. Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: Consequences to the breeding avifauna. Landsc. Ecol. 12, 51–61. https://doi.org/10.1007/BF02698207

Princé, K., Zuckerberg, B., 2015. Climate change in our backyards: The reshuffling of North America's winter bird communities. Glob. Chang. Biol. 21, 572–585. https://doi.org/10.1111/gcb.12740

Puig-Montserrat, X., Torre, I., López-Baucells, A., Guerrieri, E., Monti, M.M., Ràfols-García, R., Ferrer, X., Gisbert, D., Flaquer, C., 2015. Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies: Linking agroecosystems structure to ecological functions. Mamm. Biol. 80, 237–245. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.03.008

Put, J.E., Mitchell, G.W., Fahrig, L., 2018. Higher bat and prey abundance at organic than conventional soybean fields. Biol. Conserv. 226, 177–185. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.021

Queiroz, C., Beilin, R., Folke, C., Lindborg, R., 2014. Farmland abandonment: Threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. Front. Ecol. Environ. 12, 288–296. https://doi.org/10.1890/120348

R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116

Rader, R., Birkhofer, K., Schmucki, R., Smith, H.G., Stjernman, M., Lindborg, R., 2014. Organic farming and heterogeneous landscapes positively affect different measures of plant diversity. J. Appl. Ecol. 51, 1544–1553. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12344

Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. Ecol. Lett. 9, 603–614. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x

Ray, D.K., Ramankutty, N., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2012. Recent patterns of crop yield growth and stagnation. Nat. Commun. 3, 1293–1300. https://doi.org/10.1038/ncomms2296

Redhead, J.W., Hinsley, S.A., Beckmann, B.C., Broughton, R.K., Pywell, R.F., 2018. Effects of agri-environmental habitat provision on winter and breeding season abundance of farmland birds. Agric. Ecosyst. Environ. 251, 114–123. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.027

RhoMéO, C., 2014. La boîte à outils de suivi des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée.

Ricci, B., Lavigne, C., Alignier, A., Aviron, S., Biju-Duval, L., Bouvier, J.C., Choisis, J.P., Franck, P., Joannon, A., Ladet, S., Mezerette, F., Plantegenest, M., Savary, G., Thomas, C., Vialatte, A., Petit, S., 2019. Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 20182898. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2898

Rime, Y., Luisier, C., Arlettaz, R., Jacot, A., 2020. Landscape heterogeneity and management practices drive habitat preferences of wintering and breeding birds in intensively-managed fruit-tree plantations. Agric. Ecosyst. Environ. 295, 106890. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106890

Riva, F., Fahrig, L., 2022. The disproportionately high value of small patches for biodiversity conservation. Conserv. Lett. 12881, e12881. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/conl.12881

Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E., Reynolds, S.J., Harrison, T.J.E., Bearhop, S., 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. Biol. Lett. 4, 220–223. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0622

Robertson, B.A., Hutto, R.L., 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. Ecology 87, 1075–1085. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1075:AFFUET]2.0.CO;2

Robin, D.C., Marchand, P.A., 2021. The slow decrease of active substance candidates for substitution in the framework of the European pesticide Regulation (EC) No 1107/2009. Eur. J. Risk Regul. 1–22. https://doi.org/10.1017/err.2021.20

Robinson, R., Sutherland, W.J., 1997. The feeding ecology of seed-eating birds on farmland

in winter, in: The Ecology and Conservation of Corn Buntings. pp. 162–169.

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

Roché, J.E., 2017. Canaux et roubines de Camargue. Arles.

Rollan, À., Hernández-Matías, A., Real, J., 2019. Organic farming favours bird communities and their resilience to climate change in Mediterranean vineyards. Agric. Ecosyst. Environ. 269, 107–115. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.09.029

Rosa-Schleich, J., Loos, J., Mußhoff, O., Tscharntke, T., 2019. Ecological-economic trade-offs of diversified farming systems – A review. Ecol. Econ. 160, 251–263. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.03.002

Rosecchi, E., Beck, N., Mesléard, F., 2006. Spatio-temporal changes in aquatic macro-invertebrate assemblages of conventional rice fields in the Camargue (Rhône-Delta, France). Vie Milieu 56, 55–63.

Rosenberg, K., Dokter, A., Blancher, P., Sauer, J., Smith, A., Smith, P.A., Stanton, J., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., Marra, P., 2019. Decline of the North American avifauna. Science (80-.). 366, 120–124. https://doi.org/10.1126/science.aaw1313

Rotteveel, T., Jorgensen, L.N., Heimbach, U., 2011. Resistance management in Europe: A preliminary proposal for the determination of a minimum number of active substances necessary to manage resistance. EPPO Bull. 41, 432–438. https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2011.02516.x

Rozpadek, P., Rapała-Kozik, M., Wezowicz, K., Grandin, A., Karlsson, S., Wazny, R., Anielska, T., Turnau, K., 2016. Arbuscular mycorrhiza improves yield and nutritional properties of onion (Allium cepa). Plant Physiol. Biochem. 107, 264–272. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.06.006

Ruiz-Villanueva, V., Stoffel, M., Bussi, G., Francés, F., Bréthaut, C., 2015. Climate change impacts on discharges of the Rhone River in Lyon by the end of the twenty-first century: model results and implications. Reg. Environ. Chang. 15, 505–515. https://doi.org/10.1007/s10113-014-0707-8

Rundlöf, M., Nilsson, H., Smith, H.G., 2008. Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. Biol. Conserv. 141, 417–426. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.011

Rundlöf, M., Smith, H.G., 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. J. Appl. Ecol. 43, 1121–1127. https://doi.org/10.1111/j.1365-

2664.2006.01233.x

Russi, D., Margue, H., Oppermann, R., Keenleyside, C., 2016. Result-based agri-environment measures: Market-based instruments, incentives or rewards? The case of Baden-Württemberg. Land use policy 54, 69–77. https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.01.012

Rusterholz, H.P., Binggeli, D., Baur, B., 2020. Successful restoration of abandoned terraced vineyards and grasslands in Southern Switzerland. Basic Appl. Ecol. 42, 35–46. https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.07.002

S.N.P.N., 2013. Compte rendu scientifique 2013.

Šálek, M., Hula, V., Kipson, M., Daňková, R., Niedobová, J., Gamero, A., 2018. Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. Ecol. Indic. 90, 65–73. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.001

Sarthou, J.P., 2016. Infrastructure agroécologique – Dictionnaire d'agroécologie [WWW Document]. Osaé. URL https://dicoagroecologie.fr

Sasaki, K., Hotes, S., Kadoya, T., Yoshioka, A., Wolters, V., 2020. Landscape associations of farmland bird diversity in Germany and Japan. Glob. Ecol. Conserv. 21, e00891. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00891

Saura, S., Martín-Queller, E., Hunter, M.L., 2014. Forest landscape change and biodiversity conservation, in: Forest Landscapes and Global Change: Challenges for Research and Management. Springer New York, pp. 167–198. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0953-7_7

SCAD, 2014. Démonstration et sensibilisation culture du riz sec enterré. Arles.

Schley, L., Roper, T.J., 2003. Diet of wild boar (Sus scrofa) in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. Mamm. Rev. 33, 43–56. https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00010.x

Schmidt, Martin H, Lefebvre, G., Poulin, B., Tscharntke, T., 2005. Reed cutting affects arthropod communities, potentially reducing food for passerine birds. Biol. Conserv. 121, 157–166. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.032

Schmidt, Martin H., Roschewitz, I., Thies, C., Tscharntke, T., 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. J. Appl. Ecol. 42, 281–287. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01014.x

Searchinger, T., Waite, R., Hanson, C., Ranganathan, J., Dumas, P., Matthews, E., Klirs, C., 2019. Creating a sustainable food future : A menu of solutions to sustainably feed more

than 9 billion people by 2050, World Resources Report.

Segre, H., Carmel, Y., Shwartz, A., 2022. Economic and not ecological variables shape the sparing–sharing trade-off in a mixed cropping landscape. J. Appl. Ecol. 59, 779–790. https://doi.org/10.1111/1365-2664.14092

Settele, J., Settle, W.H., 2018. Conservation biological control: Improving the science base. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 115, 8241–8243. https://doi.org/10.1073/pnas.1810334115

Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Sait, S.M., 2013. Comparison of pollinators and natural enemies: A meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. Biol. Rev. 88, 1002–1021. https://doi.org/10.1111/brv.12040

Shaw, R.F., Phillips, B.B., Doyle, T., Pell, J.K., Redhead, J.W., Savage, J., Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Osborne, J.L., 2020. Mass-flowering crops have a greater impact than semi-natural habitat on crop pollinators and pollen deposition. Landsc. Ecol. 35, 513–527. https://doi.org/10.1007/s10980-019-00962-0

Silva, J.P., Pinto, M., Palmeirim, J.M., 2004. Managing landscapes for the little bustard Tetrax tetrax: Lessons from the study of winter habitat selection. Biol. Conserv. 117, 521–528. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.001

Singh, S., Sharma, S.N., Prasad, R., 2001. The effect of seeding and tillage methods on productivity of rice-wheat cropping system. Soil Tillage Res. 61, 125–131. https://doi.org/10.1016/S0167-1987(00)00188-4

Sirami, C., Gross, N., Baillod, A.B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhausser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J.A., Ricarte, A., Marcos-Garcia, M.Á., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tscharntke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.L., Fahrig, L., 2019. Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 116, 16442–16447. https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116

Siriwardena, G.M., Calbrade, N.A., Vickery, J.A., 2008. Farmland birds and late winter food: Does seed supply fail to meet demand? Ibis (Lond. 1859). 150, 585–595. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00828.x

Siriwardena, G.M., Stevens, D.K., Anderson, G.Q.A., Vickery, J.A., Calbrade, N.A., Dodd, S., 2007. The effect of supplementary winter seed food on breeding populations of farmland birds: Evidence from two large-scale experiments. J. Appl. Ecol. 44, 920–932. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01339.x

Sklenicka, P., Molnarova, K., Brabec, E., Kumble, P., Pittnerova, B., Pixova, K., Salek, M., 2009. Remnants of medieval field patterns in the Czech Republic: Analysis of driving forces behind their disappearance with special attention to the role of hedgerows. Agric. Ecosyst. Environ. 129, 465–473. https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.10.026

Smith, C., Hill, A.K., Torrente-Murciano, L., 2020. Current and future role of Haber-Bosch ammonia in a carbon-free energy landscape. Energy Environ. Sci. 13, 331–344. https://doi.org/10.1039/c9ee02873k

Smith, H.G., Birkhofer, K., Clough, Y., Ekroos, J., Olsson, O., Rundlöf, M., 2014. Beyond dispersal: the role of animal movement in modern agricultural landscapes, in: Animal Movement Across Scales. pp. 51–70. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199677184.003.0004

Smith, H.G., Dänhardt, J., Lindström, Å., Rundlöf, M., 2010. Consequences of organic farming and landscape heterogeneity for species richness and abundance of farmland birds. Oecologia 162, 1071–1079. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1588-2

Smith, O.M., Cohen, A.L., Reganold, J.P., Jones, M.S., Orpet, R.J., Taylor, J.M., Thurman, J.H., Cornell, K.A., Olsson, R.L., Ge, Y., Kennedy, C.M., Crowder, D.W., 2020. Landscape context affects the sustainability of organic farming systems. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 117, 2870–2878. https://doi.org/10.1073/pnas.1906909117

Staley, J.T., Sparks, T.H., Croxton, P.J., Baldock, K.C.R., Heard, M.S., Hulmes, S., Hulmes, L., Peyton, J., Amy, S.R., Pywell, R.F., 2012. Long-term effects of hedgerow management policies on resource provision for wildlife. Biol. Conserv. 145, 24–29. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.006

Stanton, R.L., Morrissey, C.A., Clark, R.G., 2018. Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. Agric. Ecosyst. Environ. 254, 244–254. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.028

Steingröver, E.G., Geertsema, W., van Wingerden, W.K.R.E., 2010. Designing agricultural landscapes for natural pest control: A transdisciplinary approach in the Hoeksche Waard (The Netherlands). Landsc. Ecol. 25, 825–838. https://doi.org/10.1007/s10980-010-9489-7

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R.,

Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. J. Environ. Manage. 91, 22–46. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005

Suárez, F., Garza, V., Oñate, J.J., García De La Morena, E.L., Ramírez, A., Morales, M.B., 2004. Adequacy of winter stubble maintenance for steppe passerine conservation in central Spain. Agric. Ecosyst. Environ. 104, 667–671. https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.025

Suh, J., 2014. Theory and reality of integrated rice-duck farming in Asian developing countries: A systematic review and SWOT analysis. Agric. Syst. 125, 74–81. https://doi.org/10.1016/j.agsy.2013.11.003

Suhling, F., Befeld, S., Häusler, M., Katzur, K., Lepkojus, S., Mesléard, F., 2000. Effects of insecticide applications on macroinvertebrate density and biomass in rice-fields in the Rhone-delta, France. Hydrobiologia 431, 69–79. https://doi.org/10.1023/A:1004006422334

Sundar, K.S.G., Subramanya, S., 2010. Bird use of rice fields in the Indian subcontinent. Waterbirds 33, 44–70. https://doi.org/10.1675/063.033.s104

Surakarn, R., Yano, K., 1995. Chironomidae (Diptera) recorded from paddy fields of the world: a review. Acta Dipterologica 18, 1–20.

Tamisier, A., Grillas, P., 1994. A review of habitat changes in the camargue: An assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. Biol. Conserv. 70, 39–47. https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90297-6

Tarjuelo, R., Benítez-López, A., Casas, F., Martín, C.A., García, J.T., Viñuela, J., Mougeot, F., 2020. Living in seasonally dynamic farmland: The role of natural and semi-natural habitats in the movements and habitat selection of a declining bird. Biol. Conserv. 251, 108794. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108794

Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A., Danielson, B.J., Brinkerhoff, J., Damschen, E.I., Townsend, P., 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 99, 12923–12926. https://doi.org/10.1073/pnas.202242699

Thiéry, D., Louâpre, P., Muneret, L., Rusch, A., Sentenac, G., Vogelweith, F., Iltis, C., Moreau, J., 2018. Biological protection against grape berry moths. A review. Agron. Sustain. Dev. 38, 1–18. https://doi.org/10.1007/s13593-018-0493-7

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D´Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally

driven global environmental change. Science (80-.). 292, 281–284. https://doi.org/10.1126/science.1057544

Tilzey, M., 2021. The political ecology of hedgerows and their relationship to agroecology and food sovereignty in the UK. Front. Sustain. Food Syst. 5, 752293. https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.752293

Toffoli, R., Rughetti, M., 2017. Bat activity in rice paddies: Organic and conventional farms compared to unmanaged habitat. Agric. Ecosyst. Environ. 249, 123–129. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.022

Tourenq, C., Aulagnier, S., Durieux, L., Lek, S., Mesléard, F., Johnson, A., Martin, J.L., 2001a. Identifying rice fields at risk from damage by the greater flamingo. J. Appl. Ecol. 38, 170–179. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00581.x

Tourenq, C., Bennetts, R.E., Kowalski, H., Vialet, E., Lucchesi, J.L., Kayser, Y., Isenmann, P., 2001b. Are ricefields a good alternative to natural marshes for waterbird communities in the Camargue, southern France? Biol. Conserv. 100, 335–343. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00037-4

Tourenq, C., Sadoul, N., Beck, N., Mesléard, F., Martin, J.L., 2003. Effects of cropping practices on the use of rice fields by waterbirds in the Camargue, France. Agric. Ecosyst. Environ. 95, 543–549. https://doi.org/10.2307/4090069

Traba, J., Morales, M.B., 2019. The decline of farmland birds in Spain is strongly associated to the loss of fallowland. Sci. Rep. 9, 1–6. https://doi.org/10.1038/s41598-019-45854-0

Tripathi, A., Tripathi, D.K., Chauhan, D.K., Kumar, N., Singh, G.S., 2016. Paradigms of climate change impacts on some major food sources of the world: A review on current knowledge and future prospects. Agric. Ecosyst. Environ. 216, 356–373. https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.034

Trivedi, P., Schenk, P.M., Wallenstein, M.D., Singh, B.K., 2017. Tiny microbes, big yields: enhancing food crop production with biological solutions. Microb. Biotechnol. 10, 999–1003. https://doi.org/10.1111/1751-7915.12804

Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T.C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A., 2012a. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. Biol. Conserv. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.068

Tscharntke, T., Grass, I., Wanger, T., Westphal, C., Batáry, P., 2021. Beyond organic farming–harnessing biodiversity-friendly landscapes. Trends Ecol. Evol. 36, 919–930. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.06.010

Tscharntke, T., Grass, I., Wanger, T.C., Westphal, C., Batáry, P., 2022. Restoring biodiversity needs more than reducing pesticides. Trends Ecol. Evol. 37, 115–116. https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.11.009

Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E.A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J.A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T.C., Wratten, S., Zhang, W., 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. Biol. Conserv. 204, 449–458. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001

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

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

Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H., Jacot, K., 2016. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. Agric. Ecosyst. Environ. 220, 97–103. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.001

Tsimplis, M.N., Calafat, F.M., Marcos, M., Jordà, G., Gomis, D., Fenoglio-Marc, L., Struglia, M. V, Josey, S.A., Chambers, D.P., 2013. The effect of the NAO on sea level and on mass changes in the Mediterranean Sea. J. Geophys. Res. Ocean. 118, 944–952. https://doi.org/10.1002/jgrc.20078

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

Tuomisto, H.L., Hodge, I.D., Riordan, P., Macdonald, D.W., 2012. Does organic farming reduce environmental impacts? - A meta-analysis of European research. J. Environ. Manage. 112, 309–320. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.08.018

Uhl, P., Brühl, C.A., 2019. The Impact of Pesticides on Flower-Visiting Insects: A Review with Regard to European Risk Assessment. Environ. Toxicol. Chem. 38, 2355–2370.

https://doi.org/10.1002/etc.4572

United Nations Department of Economic and Social Affairs: Population Divisions, 2017. World population prospects: The 2017 revision, Economic & Social Affairs.

Uno, T., Tajima, R., Suzuki, K., Nishida, M., Ito, T., Saito, M., 2021. Rice yields and the effect of weed management in an organic production system with winter flooding. Plant Prod. Sci. 24, 405–417. https://doi.org/10.1080/1343943X.2020.1865823

Uthes, S., Matzdorf, B., 2013. Studies on agri-environmental measures: A survey of the literature. Environ. Manage. 51, 251–266. https://doi.org/10.1007/s00267-012-9959-6

Vallecillo, S., Brotons, L., Herrando, S., 2008. Assessing the response of open-habitat bird species to landscape changes in Mediterranean mosaics. Biodivers. Conserv. 17, 103–119. https://doi.org/10.1007/s10531-007-9233-z

Vaudois, J., 1985. Spécialisation spatiale et dynamisme des régions d'agriculture intensive. Hommes Terres Nord 1985–2, 80–84. https://doi.org/10.3406/htn.1985.1982

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

Vickery, J.A., Feber, R.E., Fuller, R.J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. Agric. Ecosyst. Environ. 133, 1–13. https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.05.012

Vincent-Martin, N., 2007. Statut de conservation de la Glaréole à collier (*Glareola pratincola*) en Camargue: identification des facteurs limitant la reproduction. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes.

Vogel, E., Donat, M.G., Alexander, L. V., Meinshausen, M., Ray, D.K., Karoly, D., Meinshausen, N., Frieler, K., 2019. The effects of climate extremes on global agricultural yields. Environ. Res. Lett. 14, 054010. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab154b

von Hirschheydt, G., Kindvall, O., de Jong, J., 2020. Testing bat abundance and diversity predictions by PREBAT, a connectivity-based habitat suitability model for insectivorous bats. Eur. J. Wildl. Res. 66, 1–14. https://doi.org/10.1007/s10344-020-1368-1

Wang, L., Liu, Q., Dong, X., Liu, Y., Lu, J., 2019. Herbicide and nitrogen rate effects on weed suppression, N uptake, use efficiency and yield in winter oilseed rape (Brassica napus L.). Glob. Ecol. Conserv. 17, e00529. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00529

Wang, Z., Fu, X., Song, D., Yan, H., 2006. Effect of low-dose chemical pesticides on distribution and activity of carboxylesterase and acetylcholinesterase in wolf spider,

Pardosa pseudoannulata (Araneae: Lycosidae). Acta Entomol Sin. 49, 260–264.

Warren, M.S., Maes, D., van Swaay, C.A.M., Goffart, P., van Dyck, H., Bourn, N.A.D., Wynhoff, I., Hoare, D., Ellis, S., 2021. The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 118, e2002551117. https://doi.org/10.1073/PNAS.2002551117

Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 106, 12377–12381. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106

Weibull, A.-C., Östman, Ö., Granqvist, Å., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. Biodivers. Conserv. 12, 1335–1355.

Weldemariam, T., Getachew, M., 2016. Impact of pesticides on birds from DDT to current fatality : A Literature Review. J. Zool. Stud. 3, 44–55.

Weller, T.J., Cryan, P.M., O'Shea, T.J., 2009. Broadening the focus of bat conservation and research in the USA for the 21st century. Endanger. Species Res. 8, 129–145. https://doi.org/https://doi.org/10.3354/esr00149

Westphal, C., Vidal, S., Horgan, F.G., Gurr, G.M., Escalada, M., Van Chien, H., Tscharntke, T., Heong, K.L., Settele, J., 2015. Promoting multiple ecosystem services with flower strips and participatory approaches in rice production landscapes. Basic Appl. Ecol. 16, 681–689. https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.10.004

Westrich, P., 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. Conserv. bees. 1–16.

Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2009. Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. Agron. Hortic. 29, 503–515. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_3

Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.F., Ferrer, A., Peigné, J., 2014. Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. Agron. Sustain. Dev. 34, 1–20. https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7

Whittingham, M.J., Devereux, C.L., Evans, A.D., Bradbury, R.B., 2006. Altering perceived predation risk and food availability: Management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. J. Appl. Ecol. 43, 640–650. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01186.x

Wiggins, S., Keats, S., 2014. Future diets: Under- and over-nutrition in developing countries.

Wilkin, T.A., Perrins, C.M., Sheldon, B.C., 2007. The use of GIS in estimating spatial variation in habitat quality: A case study of lay-date in the Great Tit Parus major. Ibis (Lond. 1859). 149, 110–118. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00757.x

Wilson, J.D., Anderson, R., Bailey, S., Chetcuti, J., Cowie, N.R., Hancock, M.H., Quine, C.P., Russell, N., Stephen, L., Thompson, D.B.A., 2014. Modelling edge effects of mature forest plantations on peatland waders informs landscape-scale conservation. J. Appl. Ecol. 51, 204–213. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12173

Wilson, S., Mitchell, G.W., Pasher, J., McGovern, M., Hudson, M.A.R., Fahrig, L., 2017. Influence of crop type, heterogeneity and woody structure on avian biodiversity in agricultural landscapes. Ecol. Indic. 83, 218–226. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.059

Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J., Pärt, T., Thies, C., Tscharntke, T., Weisser, W.W., Bommarco, R., 2011. Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. J. Appl. Ecol. 48, 570–579. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01950.x

With, K.A., King, A.W., Jensen, W.E., 2008. Remaining large grasslands may not be sufficient to prevent grassland bird declines. Biol. Conserv. 141, 3152–3167. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.025

Witing, F., Forio, M.A.E., Burdon, F.J., Mckie, B., Goethals, P., Strauch, M., Volk, M., 2022. Riparian reforestation on the landscape scale: Navigating trade-offs among agricultural production, ecosystem functioning and biodiversity. J. Appl. Ecol. 59, 1456. https://doi.org/10.1111/1365-2664.14176

Wittig, B., Kemmermann, A.R. gen, Zacharias, D., 2006. An indicator species approach for result-orientated subsidies of ecological services in grasslands - A study in Northwestern Germany. Biol. Conserv. 133, 186–197. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.004

Wolff, A., 2004. Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'outarde canepetière en Crau. Ecol. Mediterr. 30, 111–132. https://doi.org/10.3406/ecmed.2004.1499

Woltz, J.M., Isaacs, R., Landis, D.A., 2012. Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. Agric. Ecosyst. Environ. 152, 40–49. https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.02.008

Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R., Tylianakis, J.M., 2003. Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in

cultivated land. Oecologia 134, 605–611. https://doi.org/10.1007/s00442-002-1128-9

Wuczyński, A., Wuczyński, M., 2019. Birds wintering in heterogeneous farmland of Poland: Weather-dependent temporal changes in abundance and habitat associations. Acta Ornithol. 54, 105–124. https://doi.org/10.3161/00016454AO2019.54.1.009

WWF, 2020. Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. WWF, Gland, Switzerland.

Yamada, S., Kusumoto, Y., Tokuoka, Y., Yamamoto, S., 2011. Landform type and land improvement intensity affect floristic composition in rice paddy fields from central Japan. Weed Res. 51, 51–62. https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00815.x

Yang, X., Sun, W., Li, P., Mu, X., Gao, P., Zhao, G., 2019. Integrating agricultural land, water yield and soil conservation trade-offs into spatial land use planning. Ecol. Indic. 104, 219–228. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.04.082

Zhang, P., Zhang, C., Ding, Shunping, Bian, Z., Li, P., Zhang, J., Ding, Shengyan, 2022. Response of soil fauna diversity to agricultural landscape heterogeneity in the middle and lower reaches of the Yellow River: A case study in Gongyi city, China. Divers. 2022, Vol. 14, Page 602 14, 602. https://doi.org/10.3390/D14080602

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

Zmihorski, M., Pärt, T., Gustafson, T., Berg, Å., 2016. Effects of water level and grassland management on alpha and beta diversity of birds in restored wetlands. J. Appl. Ecol. 53, 587–595. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12588

Zörb, C., Senbayram, M., Peiter, E., 2014. Potassium in agriculture - Status and perspectives. J. Plant Physiol. 171, 656–669. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.08.008

Zuur, A.F., Ieno, E.N., 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. Methods Ecol. Evol. 7, 636–645. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York.

Équipe d'encadrement

François Mesléard, co-directeur, Professeur, Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie

Arnaud Béchet, co-directeur, Directeur de recherche, Tour du Valat, institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes

Thomas Galewski, co-encadrant, Chargé de recherche, Tour du Valat, institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes

Clélia Sirami, co-encadrante, Chargée de recherche, Tour du Valat, institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes

View publication stats