

Evolution de la flore adventice des champs cultivés au cours des dernières décennies : vers la sélection de groupes d'espèces répondant aux systèmes de culture

G. Fried¹, B. Chauvel², X. Reboud²

¹: LNPV, Station d'entomologie, SupAgro Bâtiment 18, 2 place Viala, 34060 Montpellier cedex 01, France

²: INRA, Unité Mixte de Recherche n°1210, INRA, Univ. Bourgogne, ENESAD, Biologie et Gestion des Adventices", 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon cedex, France

Correspondance : Xavier.Reboud@dijon.inra.fr

Résumé : L'intensification des pratiques culturales depuis le début de 20^{ème} siècle a eu un impact important sur la composition des communautés de mauvaises herbes. Les espèces adventices observées aujourd'hui sont issues de processus de sélection multiples et parfois différents voire opposés d'une culture à une autre. Depuis la seconde guerre mondiale, le développement de nouvelles cultures associé au désherbage chimique, a parfois contribué à renforcer une spécialisation des flores par culture. Cependant, l'intensité du désherbage chimique et l'augmentation de la fertilisation azotée a surtout banalisé la flore, sélectionnant les espèces généralistes les plus nitrophiles et compétitives au détriment des espèces spécialistes de milieux pauvres ou particuliers (sableux, humides ou calcaires). Globalement, les parcelles cultivées hébergent aujourd'hui moins d'espèces qu'il y a 30 ans et à une densité moyenne bien plus faible. D'autres guildes dépendantes des adventices pourraient en pâtir. A l'avenir, la mise en place d'une agriculture basée sur une réduction des intrants va obligatoirement favoriser une nouvelle évolution de cette flore. Limiter les effets négatifs des communautés de mauvaises herbes tout en entretenant la diversité de ces communautés végétales constitue un objectif agronomique ambitieux mais devant être atteint par les agricultures de demain.

Abstract

The intensification of agricultural practices during the last century has strongly impacted weed communities. The weed species that are now more commonly observed are those that have taken benefit from the multiple and complex selection pressures attached to the changes of agriculture and management of the agricultural landscape such as the increasing use of herbicides and fertilizers or the introduction of new crops over large areas. In response to these changes, weed species with characteristics of 'generalist' have largely increased; in parallel, specialized guilds of weed species have emerged enhanced by the recurrent cultivation of crops they are well adapted to. These changes in the weed flora have occurred at the expense of the guild of weed species that are adapted to poor (oligotrophic?) or more extreme environments. This group has largely declined and is now at the verges of getting extinct. Overall over the last 30 years, these different processes have led to a 44% decline in weed diversity found in each field while the mean plant density decreased by 67% with possible incidences on other guilds of parasitic plants, microbes and animals of the agroecosystem feeding on weeds. The possibility to combine the double objective of maintaining high production and better sustainability in agriculture is thus questioned. Weeds are a good model to assess the impacts of agricultural changes and monitoring networks, although expensive, are of primary importance to identify and precisely quantify the biological changes occurring in agroecosystems.

Les différentes échelles temporelles de fluctuation de la végétation adventice

Dans tous les milieux, la composition de la végétation fluctue au cours des saisons, entre les différentes années successives ou de façon plus perceptible sur le long terme. Au cours d'une même année, la flore varie en fonction du cycle de développement des espèces en relation avec les variations climatiques saisonnières. Dans les champs cultivés, ces variations sont également déterminées par la croissance de la culture et les pratiques culturales associées (Barralis et Chadoeuf, 1980). Une des particularités des cultures annuelles est la disparition complète de la végétation entre deux cultures successives. Mais si les perturbations détruisent la végétation au moment de la moisson ou du labour suivant, tous les « compteurs » ne sont pas pour autant remis à zéro : les semences produites par les plantes non détruites au cours de la saison dans la culture ou l'interculture vont réalimenter le stock de semences du sol. La répétition des mêmes phénomènes de sélection d'année en année peut alors rapidement amplifier les différences entre espèces enrichissant ou épuisant leur stock et, ainsi, modifier au cours du temps la composition de la communauté. A l'échelle de quelques années, on attend donc, par exemple, des flores différentes dans des systèmes conduits en monoculture ou en rotations plus ou moins complexes (Marty *et al.*, 1980). A plus long terme (quelques décades, siècles voire millénaires), des pressions de sélection (changements climatiques, apparition de nouveaux prédateurs, etc.) et la migration d'espèces à l'échelle biogéographique peuvent également modifier la composition des flores.

Différents phénomènes laissent penser que ces processus de changement de végétation n'ont pu que s'accélérer avec la révolution de l'agriculture. Au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle, l'intensification des pressions de sélection avec la mécanisation du travail du sol et l'utilisation des herbicides de synthèse a abouti à une évolution des populations de mauvaises herbes parfois perceptibles sur des pas de temps très courts (Gasquez, 1984 ; Jauzein, 2001). Les migrations d'espèces ont été facilitées avec l'augmentation des volumes d'échanges commerciaux (semences de cultures) et aujourd'hui environ 40 % de la flore adventice présente en France est dite 'néophyte' (Jauzein, 2001). Ce terme englobe toutes les espèces exotiques introduites accidentellement ou intentionnellement depuis la découverte des Amériques.

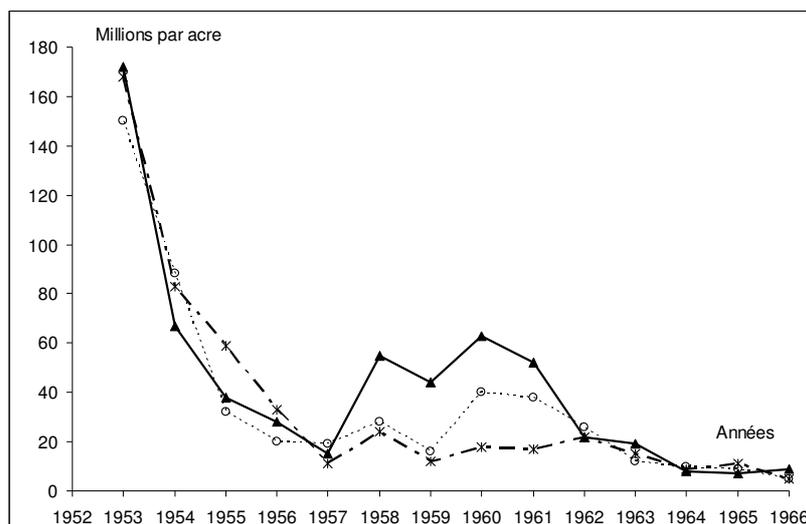
Après une rapide synthèse de l'évolution des espèces présentes dans les champs cultivés depuis le début du XX^{ème} siècle, cet article a pour objectif de souligner le rôle majeur des pratiques culturales dans l'évolution des communautés de mauvaises herbes. Qu'elles aient été pensées ou non dans le seul but de contrôler spécifiquement la flore adventice, ce travail montre que l'intensification des interventions culturales au cours des trente dernières années a pu i) sélectionner des groupes d'espèces qui répondent à des critères particuliers, ii) entraîner une homogénéisation des types d'espèces présents et iii) amener une réduction globale de la biodiversité végétale. Aussi, suivre pour mieux prévoir l'évolution de la biodiversité de la flore adventice dans le nouveau contexte agricole apparaît comme un objectif majeur de valorisation des agro-écosystèmes.

De nombreux changements ont émaillé l'évolution de la flore adventice au cours du 20^{ème} siècle.

La présence d'une mauvaise herbe étant à la fois liée à un environnement écologique (sol, climat) et à un environnement agronomique (pratiques culturales), c'est à travers le changement de ces environnements que l'on peut tenter de quantifier les impacts des évolutions de l'agriculture. Les premiers changements de flore dans les champs cultivés perçus par les botanistes remontent au début des années 1900. Dès la fin du 19^{ème} siècle, l'amélioration du tri des semences cultivées a entraîné la régression rapide d'espèces nuisibles telle que la cuscute, mais aussi des espèces très inféodées aux cultures du fait notamment d'une forte ressemblance de la semence de la culture et de la mauvaise

herbe. C'est par exemple le cas des espèces liées à la culture du lin¹ (caméline du lin², gaillet bâtard, ivraie du lin, moutarde découpée) pour lesquelles la disparition progressive des champs de lin de nombreuses régions a fini par entraîner la quasi disparition. L'intensification de l'utilisation des fumures après la première Guerre mondiale a entraîné le début de la régression de la flore la plus oligotrophe³ et «nitrofuge⁴» (spergulaire des moissons, cotonnière de France, etc.) (Meerts, 1997). Les changements de flore ont été nettement plus sensibles après 1950 avec la généralisation du désherbage chimique et l'intensification du travail du sol (Figure 1).

Figure 1. Diminution constatée du stock de semences viables d'espèces adventices de trois parcelles dans les 15 premiers centimètres entre 1953 et 1966 (d'après Roberts, 1968).



Dès 1960, les botanistes font état d'une forte régression des populations d'espèces messicoles⁵ (Tableau 1) : pied d'alouette, gagée des champs, nigelle des champs, nielle des blés et jugent déjà la situation comme « grave » (Aymonin, 1962 ; Aymonin, 1976). Au cours de la même période, les malherbologues français notent la progression des graminées (vulpin des champs, jouet du vent, folle avoine) non touchées par les premières molécules herbicides : 2,4-D, MCPA, etc. (Montégut, 1997) et largement dispersées par les nouvelles moissonneuses batteuses.

Derrière ces observations maintes fois citées en exemple lorsque l'on évoque les changements de flore dans les cultures, il manque souvent un suivi détaillé, des données quantitatives précises, voire des approches (modernes) d'écologie permettant de mieux analyser et comprendre les mécanismes de sélection de cette flore. Une compréhension fine des processus est pourtant nécessaire si on cherche à prévoir et à mieux anticiper les futurs changements de flore qui pourraient suivre la réduction de l'application des herbicides, un plus fort pourcentage de parcelles conduites en agriculture biologique tel que préconisé par le 'Grenelle' de l'environnement ou encore l'éventuelle mise en place de cultures génétiquement modifiées ou de nouvelles cultures de type bioénergétique.

¹ Espèces dites linicoles

² Les noms français sont issues de la Flore des champs cultivés (Jauzein, 1995) dans laquelle on pourra trouver la correspondance avec le nom scientifique.

³ Se dit d'une espèce qu'on rencontre sur les sols pauvres

⁴ Se dit d'une espèce qui ne supporte pas les fortes fumures azotées

⁵ Guilde des espèces rencontrées dans les champs de blé

Tableau 1. Evolution de la fréquence et de l'abondance de quelques messicoles près de Nemours des années 1940 à 1970 (d'après Aymonin, 1976).

Espèces	Avant 1940		1950-1960		1960-1970	
	FR	AB	FR	AB	FR	AB
<i>Adonis</i> sp.	+	+/-	-	--	---	---
<i>Consolida regalis</i>	+++	+++	++	+	-	--
<i>Nigella arvensis</i>	-	+++/+	loc.	+/-	---	--
<i>Agrostemma githago</i>	++	isolé	---	---	---	---
<i>Valerianella</i> spp.	++	++	+	+	--	---
<i>Turgenia latifolia</i>	+	-	--	--	---	---
<i>Bromus arvensis</i>	++	+++	+	+	--	+
<i>Gagea arvensis</i>	-	++	-	1 fois	?	éteint

FR (fréquence) : +++, ++, + : très fréquent, fréquent, assez fréquent ; -, --, --- : assez rare, rare, très rare ;
 AB (abondance) : +++, ++, +, -, -- : degré d'abondance = très, assez, peu, très peu

Les activités agricoles bouleversent la composition et la diversité des flores.

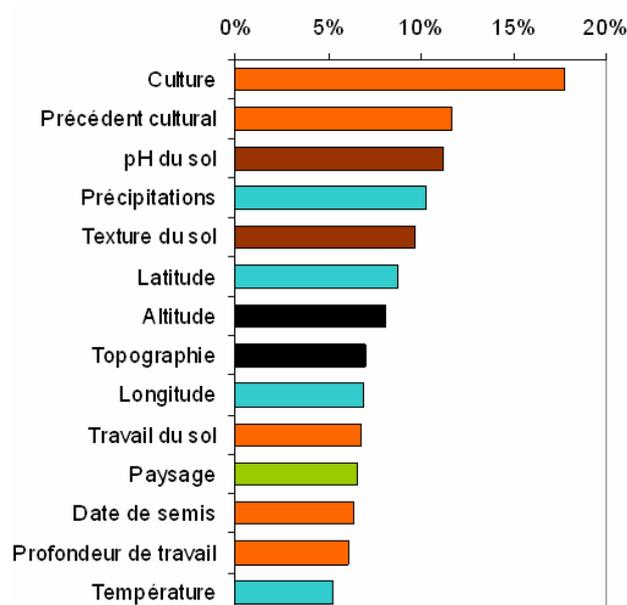
Comme pour les autres communautés végétales, la composition de la flore adventice est dépendante des conditions pédo-climatiques. Les champs de la zone méditerranéenne hébergent une flore particulière : la knautie à feuilles entières, le réséda raiponce ou encore le rapistre rugueux sont par exemple communes dans le Midi et presque absentes dans le nord. De nombreuses espèces restent très largement inféodées aux sols siliceux acides (radis sauvage, spergule des champs ou scléranthe annuel) ou argilo-calcaires (caucalis à fruits larges, peigne de Vénus). Cependant, il suffit de comparer les mauvaises herbes de deux parcelles cultivées voisines pour comprendre que les pratiques culturales peuvent aussi avoir une influence sur la flore. Si tous ces facteurs ont une influence, quel est leur poids relatif ? Quelle trajectoire l'agriculteur peut-il encore imposer à la flore hébergée dans une parcelle sachant que celle-ci est déjà en partie déterminée par le sol et le climat ?

La mise en place depuis 2002 d'un observatoire de la flore adventice dans le cadre de la surveillance biologique du territoire assurée par le Ministère de l'Agriculture vise précisément à suivre l'évolution de la flore adventice (voir Delos *et al.* (2006) ou Fried *et al.* (2007) pour plus de détails). Le réseau Biovigilance Flore représente près de 1000 parcelles de grandes cultures qui couvrent la France métropolitaine. Ce réseau est visité chaque année par le Service de la Protection des Végétaux. Dans chaque parcelle, la flore est relevée dans une zone témoin non désherbée (qui donne accès à la flore potentielle) et dans le reste de la parcelle soumis à l'ensemble des pratiques. Toutes les interventions des agriculteurs sont enregistrées ainsi que quelques données majeures sur le milieu physique (type de sol, climat) et sur l'environnement de la parcelle (présence de haies, cultures voisines). Sur ce dispositif, c'est la (bio)diversité banale c'est-à-dire celle des espèces les plus fréquentes au sein des principales cultures, qui sert de support à l'analyse. Les grandes tendances à l'échelle de la France ont pu être en partie complétées par une étude plus fine des changements au sein de l'ensemble des communautés adventices à l'échelle de la Côte-d'Or.

L'analyse statistique des parcelles suivies par le réseau Biovigilance Flore montre que les choix de l'agriculteur influent plus la composition et la diversité des flores que les conditions naturelles (sol, climat) même lorsque que l'on considère de larges échelles couvrant l'ensemble de la France où les gradients environnementaux sont importants (Fried *et al.*, 2008). Cette étude souligne le poids prédominant de la culture en place et du précédent cultural. Les principaux facteurs structurant la flore

adventice sont ensuite par ordre d'importance décroissant : le pH du sol, le niveau de précipitation, la texture du sol, la latitude et l'altitude (Figure 2).

Figure 2. Facteurs influant sur la composition de la flore adventice (d'après Fried *et al.*, 2008). Code couleur : orange=pratiques culturales, bleu=facteurs climatiques, brun=facteurs pédologiques, vert=paysage, noir=divers.



Cette même étude montre aussi que la flore est plus riche et les densités plus importantes dans les zones de moyenne montagne (450 m), sur des sols pauvres de natures filtrantes (sols sablonneux en particulier). Ces zones correspondent aussi à un paysage de type bocager (avec des parcelles cultivées de petites tailles entourées de haies et de prairies permanentes) et une agriculture de type polyculture-élevage (précédents prairies temporaires). Des analyses visant plus particulièrement à comprendre l'influence de la complexité du paysage (diversité de l'occupation du sol : forêt, prairie, éléments linéaires) sur la diversité floristique dans les champs cultivés ont obtenu des résultats similaires en Allemagne (Gabriel *et al.*, 2005). Pour ces études, il resterait toutefois à distinguer l'effet direct du paysage (zone de refuge, corridor assurant une meilleure dispersion par les animaux) de l'effet indirect d'une agriculture généralement plus extensive associée à ces paysages. De telles connaissances seraient autant de leviers potentiels pour entretenir la (bio)diversité sans bouleverser pour autant les modalités de production.

L'influence des différentes techniques culturales peut être mesurée plus précisément en se plaçant dans une culture donnée. Ainsi, dans les champs de colza, on observe une flore adventice différente entre les parcelles conduites avec un labour conventionnel et celles conduites avec un travail du sol simplifié (sans labour). Ces dernières contiennent significativement plus de brome stérile, de capselle bourse-à-pasteur, de géranium disséqué et de repousses d'orge, qui est généralement le précédent cultural du colza (Fried et Reboud, 2007).

En croisant la fréquence des espèces et leur distribution régionale avec l'ensemble des facteurs potentiellement impliqués dans leur occurrence, on peut hiérarchiser l'influence de ces différents facteurs pour chacune des espèces et leur attacher ainsi une valeur indicatrice. A titre d'illustration, le Tableau 2 trie les espèces adventices rencontrées dans 700 parcelles du réseau Biovigilance Flore selon l'intensité de leur réponse aux caractéristiques du milieu et/ou à des techniques culturales. Utilisée dans l'autre sens, cette analyse montre quel bénéfice potentiel vis-à-vis du contrôle de la flore adventice on peut attendre d'un changement de technique.

Tableau 2. Part de la variation de la distribution des espèces expliquée par les pratiques culturales et par le milieu physique (sol, climat).

Espèces répondant surtout aux pratiques	Variations expliquées		Espèces répondant surtout au milieu	Variations expliquées	
	Prat. Cult.	Ecol.		Prat. Cult.	Ecol.
<i>Chenopodium album</i>	28,69	8,83	<i>Rumex obtusifolia</i>	9,86	20,84
<i>Solanum nigrum</i>	25,39	5,94	<i>Galeopsis tetrahit</i>	9,63	19,9
<i>Aphanes arvensis</i>	25,12	7,25	<i>Trifolium pratense</i>	6,09	14,51
<i>Beta vulgaris</i> *	19,74	2,15	<i>Ranunculus repens</i>	6,98	14,96
<i>Veronica hederifolia</i>	24,85	7,86	<i>Erodium cicutarium</i>	3,19	11,11
<i>Triticum spp.</i> *	16,49	1,97	<i>Agrostis stolonifera</i>	11,15	18,12
<i>Viola arvensis</i>	21,66	7,34	<i>Spergula arvensis</i>	4,77	11,69
<i>Echinochloa crus-galli</i>	30,19	16,2	<i>Gnaphalium uliginosum</i>	14,42	21,27
<i>Polygonum persicaria</i>	17,55	3,67	<i>Equisetum arvense</i>	5,86	12,21
<i>Papaver rhoeas</i>	19,95	7,54	<i>Paspalum dilatatum</i>	6,41	12,62
<i>Amaranthus retroflexus</i>	24,96	13,55	<i>Rumex acetosella</i>	7,43	13,58
<i>Cerastium glomeratum</i>	22,57	12,29	<i>Calystegia sepium</i>	14,74	20,73
<i>Geranium dissectum</i>	15,87	5,84	<i>Chenopodium polyspermum</i>	10,18	16,06
<i>Brassica napus</i> *	16,27	6,59	<i>Setaria pumila</i>	12,42	18,28
<i>Hordeum vulgare</i> *	13,69	4,31	<i>Datura stramonium</i>	11,83	17,47

* repousses de cultures

Légende : Dans ce tableau à 2 colonnes on classe les espèces qui présentent des coefficients élevés recouvrant la valeur indicatrice (ici exprimée via le pourcentage de variation expliqué par le facteur concerné) soit vis-à-vis des pratiques culturales (Prat. Cult.) colonne de gauche (c'est à dire celles qui sont par exemple sensibles au labour) de celles dans la colonne de droite qui sont indicatrices plutôt de conditions pédoclimatiques (Ecol.). Cette distinction est intéressante car elle permet d'un coup d'œil de mesurer quelle(s) répercussion(s), une modification du système de culture est susceptible d'entraîner sur la flore présente dans la parcelle ; seules les espèces de la liste gauche sont susceptibles de réagir rapidement.

Qu'est-ce qui a changé en 30 ans ? Quelles pratiques mettre en cause ?

Les changements ont été importants puisqu'ils touchent même des espèces communes dont les fréquences ont parfois varié de plus de 25%. Autrement dit, certaines espèces sont « apparues » ou ont disparu de manière concomitante de plusieurs centaines voire milliers de champs cultivés. La comparaison de la flore de la culture du maïs entre 1973 et 2004 montre une modification de plus de 40% des espèces au sein de la liste des 25 espèces les plus communes (Fried et al., 2005). Les herbicides, et en particulier l'utilisation massive des triazines durant cette période, peuvent expliquer une partie de ces changements car les espèces les plus sensibles sont en net déclin (fumeterre officinale, radis sauvage, galinsogas, etc.) tandis qu'à l'inverse quelques espèces ont été sélectionnées sur leur capacité à tolérer ou à résister à cette famille d'herbicides (panics, liseron des haies, morelle noire, etc.).

La Figure 3 permet de comparer l'intensité des remplacements au sein des flores adventices dans les cinq principales grandes cultures et de les resituer par rapport aux 'turn-overs' d'espèces dans d'autres milieux naturels perturbés ou non par l'homme. On peut constater que le maïs est la culture la plus « instable » avec l'apparition d'une nouvelle espèce tous les 1,65 ans ; ce qui est près de 16 fois plus rapide qu'une succession dans une forêt proche du stade climacique. Les changements n'ont pas été aussi importants dans toutes les cultures et plus une culture est pratiquée depuis longtemps, plus elle a pu entraîner le cortège d'espèces les mieux adaptées réduisant d'autant les possibilités d'entrée de nouvelles venues. Une hypothèse alternative est de considérer que certaines cultures présentent des caractéristiques intrinsèques plus favorables à la pénétration de nouvelles espèces dans la communauté. Ainsi le maïs enregistre certes le turn-over le plus important mais aussi la plus forte proportion d'espèces néophytes. Sur la même période, la betterave et le blé d'hiver qui sont cultivés en France depuis plus longtemps ne connaissent un remplacement que d'une espèce sur six (15%) dans la liste des 25 espèces majeures et un taux plus faible d'espèces néophytes. Il existe donc un contraste assez net entre d'une part des cultures d'hiver ou de printemps déjà « saturées » en espèces natives et avec une faible probabilité de nouveaux apports étrangers et d'autre part des cultures estivales avec un

pool d'espèces natives plus faibles et un fort potentiel d'installation dans un milieu encore relativement vide et peu concurrencé. Dans l'ensemble les changements de flore dans les cultures sont du même ordre d'intensité que ceux de milieux naturels très perturbés par l'homme (sous l'action du feu, par exemple).

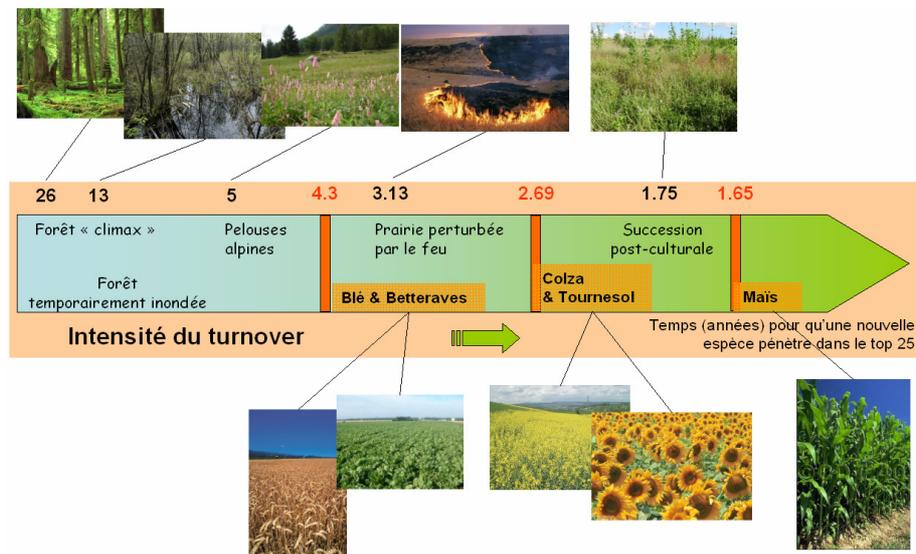


Figure 3. Intensité du turn-over des 25 espèces les plus communes de différentes communautés perturbées ou non par l'homme. Les chiffres indiquent le temps nécessaire au remplacement d'une espèce parmi les 25 plus fréquentes.

Il est aussi possible de partir de caractéristiques biologiques connues de certaines espèces pour interpréter certaines évolutions de flore. Dans les régions où la monoculture de maïs domine, les espèces estivales strictes (sétaire glauque, datura stramoine, panics) et certaines vivaces (liseron des haies, raisin d'Amérique) ont été très rapidement sélectionnées. La date de semis du maïs et l'irrigation liée à sa conduite ont sélectionné une flore qui répond favorablement à ces techniques culturales. Cela contraste avec les évolutions observées dans les régions de l'Ouest où le maïs est conduit en rotation avec des céréales d'hiver et où par conséquent des espèces ayant une plage de germination plus étendue, compatible à la fois avec les dates de semis du blé et du maïs ont été sélectionnées : ray-grass⁶, stellaire intermédiaire, pâturin annuel, véronique de Perse (Fried *et al.*, 2006).

Certaines espèces peuvent profiter de leur succès dans une culture pour s'étendre à d'autres cultures de la rotation. C'est notamment le cas des géraniums qui 'débordent' du colza où ce genre est difficile à désherber et progressent dans les cultures de blé d'hiver suivantes malgré les possibilités de contrôle offertes par les herbicides disponibles. De manière générale, on pourrait s'attendre à la progression de nombreuses espèces peu sensibles aux herbicides, mais il ne suffit pas pour une espèce d'avoir un unique caractère biologique bien adapté si par d'autres caractères (espèce peu compétitrice, cycle biologique incompatible avec la culture, etc.) celle-ci ne peut passer à travers l'ensemble des autres pressions culturales. Par exemple, l'armoise commune est une espèce pluriannuelle qui ne peut développer des populations abondantes qu'en situation de non-labour. Sa relative tolérance aux

⁶ Du fait de la difficulté de distinguer les différentes espèces de ray-grass sur le terrain avec la présence fréquentes d'hybrides entre les trois espèces allogames : *L. multiflorum*, *L. perenne* et *L. rigidum* et de repousses de cultivars sélectionnés par l'homme (Jauzein, 1995), le terme ray-grass renvoie indistinctement dans Biovigilance Flore, aux trois espèces citées.

herbicides utilisés dans le blé n'est donc pas une condition suffisante pour y permettre son développement.

Pour comprendre les changements de composition et de diversité des communautés, il apparaît donc de plus en plus nécessaire de considérer simultanément l'ensemble des caractères biologiques et écologiques de toutes les espèces afin d'identifier celles qui présentent le meilleur panel de caractéristiques pour réussir dans un système de culture donné. C'est ce constat qui nous a amené à nous intéresser à la notion de groupe fonctionnel qui correspond à un ensemble d'espèces partageant à la fois des traits biologiques communs, un comportement écologique similaire et/ou un effet identique sur l'écosystème (Lavorel et Garnier, 2002).

Une sélection de groupes fonctionnels reliés aux caractéristiques de chaque culture ? Analyse de l'évolution des groupes fonctionnels dans le tournesol

Selon les concepts développés par les écologues, on peut considérer que la réussite d'une espèce dans un milieu tient en grande partie à l'adéquation entre ses traits biologiques et les conditions écologiques qui agissent comme des « filtres » empêchant l'établissement de certaines espèces ou conduisant à leur élimination (Keddy, 1992 ; Weiher *et al.*, 1999). Ainsi, les traits peuvent directement mettre en relief les mécanismes impliqués dans la relation entre espèce et environnement. Dans notre approche sur les groupes fonctionnels, une quinzaine de caractéristiques biologiques et écologiques a été pris en compte couvrant notamment la morphologie, la phénologie, les modalités de la reproduction des plantes, la réponse aux herbicides, à la lumière, à l'azote. Le principe a initialement consisté à rechercher quelles caractéristiques discriminent le mieux les espèces en régression de celles en progression pour savoir s'il existe des différences intrinsèques entre espèces qui permettraient d'expliquer les changements. Dans ce travail comparant la flore adventice du tournesol entre 1970 et 2000, cinq caractéristiques ont été identifiées comme déterminantes pour le succès des espèces dans le tournesol : la tolérance aux herbicides du tournesol, la réponse à la lumière, la réponse à l'azote, la période de floraison et le port de la plante.

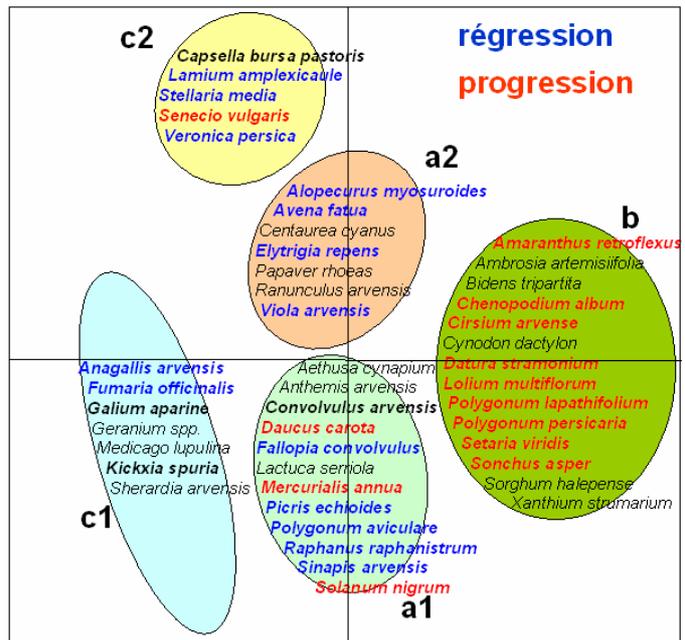
L'analyse révèle que les espèces en progression sont concentrées dans un seul groupe fonctionnel (Figure 4) d'espèces compétitives (grande taille, port érigé, valeurs indicatrices élevés pour l'azote), ayant un cycle assez mimétique de celui du tournesol (germination en fin de printemps, fructification en fin d'été) et adaptées aux conditions écologiques (héliophilie compatible avec des inter-rangs importants, tolérance aux herbicides du tournesol).

Un des avantages de l'approche par les groupes fonctionnels est de pouvoir se risquer à faire des prédictions si les mêmes pressions de sélection perdurent dans les cultures de tournesol. Appliquées au cas du tournesol, ces prédictions font sens dans la mesure où certaines espèces du groupe fonctionnel favorisé sont déjà abondantes localement en France (ambrosie à feuilles d'armoise, lampourde glouteron) ou signalées comme adventices majeures dans les tournesols d'autres pays européens (sorgho d'Alep en Europe de l'Est).

En réponse à l'augmentation des pressions de sélection exercées par les pratiques culturales, il apparaît donc une spécialisation des flores adventices par culture. Dans le colza, l'adaptation aux pratiques de désherbage et à la date de semis très précoce (août) serait la clé de la sélection des espèces adventices tandis que dans le tournesol, s'ajoute à ces deux facteurs l'adaptation à l'environnement créée par la culture (héliophilie, nitrophilie) (Fried *et al.*, 2009). Ces exemples illustrent ce qui pourrait s'avérer une règle très générale : le changement de la composition des communautés adventices suivrait avec un certain décalage dans le temps à la fois les évolutions du milieu et la somme des pressions de sélection subies. On ne doit toutefois pas exclure que les espèces elles-mêmes ne sont pas stables et donc qu'elles évoluent aussi naturellement en réponse aux pressions reçues. Cette étude concentrée sur les changements de flore au sein des espèces les plus communes

ne dit toutefois rien sur la façon dont ont évolué les communautés en terme de nombre d'espèces par parcelle et de densité moyenne des infestations.

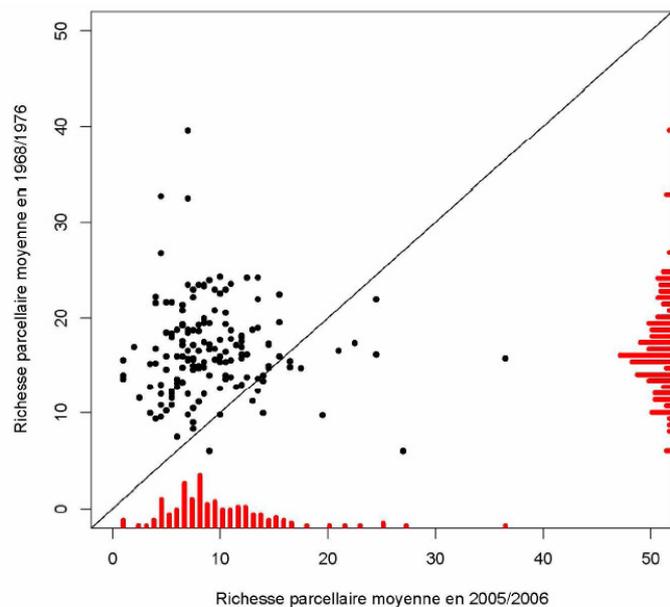
Figure 4. Distribution des espèces en progression (rouge), en régression (bleu) ou stable (noir) dans le tournesol entre les cinq groupes fonctionnels identifiés (d'après Fried et al., 2009). L'axe 1 de l'analyse canonique sépare les espèces en fonction de leur taille (de g. à dr., petite à grande), de leur phénologie (hivernale à estivale) et de leur réponse à la lumière (tolérant l'ombre à héliophile). L'axe 2 sépare les espèces d'un point de vue de leur réponse aux conditions écologiques : xéro-thermophiles, acidiphiles ou calcicoles en bas, plus ou moins indifférentes aux conditions du milieu en haut, nitrophiles et thermophiles à droite.



Mesure de la réduction de la biodiversité floristique des champs cultivés

Une étude menée à l'échelle de la Côte-d'Or a permis, sur un ensemble de 158 parcelles, de comparer les communautés d'adventices à partir de relevés de flores réalisés entre 1968 et 1976 (Dessaint et al., 2001) et de relevés réalisés en 2005 et 2006 (Fried et al., sous presse).

Figure 5. Evolution du nombre moyen d'espèces par parcelle entre les deux campagnes 1968/1976 et 2005/2006 effectuées en Côte d'Or (d'après Dessaint et al., 2007). Chaque point représente une des 158 parcelles analysées. Si les points tombent dans triangle supérieur alors la parcelle a enregistré une baisse du nombre d'espèces sinon le nombre d'espèces est en hausse. Les projections des points sur les axes (histogrammes) illustrent la répartition des parcelles en fonction du nombre moyen d'espèces en 2005-2006 (axe horizontal en bas) et en 1968-1976 (axe vertical à droite)



A l'échelle de la communauté, on a pu constater une forte chute de la diversité (Figure 5). Le nombre d'espèces adventices rencontrées par parcelle est passé en moyenne de 16.6 à 9.3 soit une baisse de

44%. La baisse du nombre moyen d'individus au m² subit une chute encore plus spectaculaire passant de 61,5 à 20,2 soit 67%.

A l'échelle des espèces, cette étude confirme la progression des espèces les plus nitrophiles au détriment des espèces messicoles oligotrophes (nigelle des champs, miroir de Vénus). La modification des rotations avec la régression des céréales de printemps au profit des cultures d'hiver (orge d'hiver, colza) a aussi favorisé les annuelles d'automne, en particulier les plus précoces qui ont des levées synchronisées avec les semis des colzas en août (laitue scarole, peigne de Vénus) au détriment des annuelles printanières (renouée liseron, linéaire bâtarde). Le poids des herbicides du colza (notamment de la trifluraline) est aussi très perceptible avec la progression des géraniums, du sisymbre officinal, de l'anthriscus commun, etc. Les changements constants de pratiques qui font de l'agrosystème un milieu encore largement imprévisible ont favorisé les espèces les plus généralistes - c'est-à-dire celles capables de profiter de situations très variées (progression du séneçon vulgaire, maintien de la capselle bourse-à-pasteur, du pissenlit, etc.) – au détriment des espèces spécialisées d'efficacité maximale dans une situation donnée mais incapables de réussir dans toute autre situation rencontrée au cours de la rotation.

A l'échelle des groupes fonctionnels, on constate une régression plus marquée des espèces à pollinisation entomogame⁷ tandis que les autogames⁸ et les anémogames⁹ restent plus stables (Fried, 2007). Bien que les causes de régression soient multiples et complexes, cette observation est probablement à rapprocher du déclin des populations d'insectes pollinisateurs en zone de grandes cultures. Il n'est cependant pas facile de distinguer les causes des conséquences : est-ce le départ des insectes pollinisateurs des champs qui donne un avantage aux espèces végétales autogames et anémogames par rapport aux espèces entomogames ou est-ce la régression de ces espèces produisant pollen et nectar en quantité qui a conduit les insectes à délaisser les parcelles ?

Ainsi, si on ne peut reprocher aux agriculteurs d'avoir bien fait leur travail, l'érosion constatée de la diversité dont une part des fonctionnalités se traduit vraisemblablement par des répercussions sur d'autres guildes de l'agro-écosystème tend à montrer de manière assez claire la non-durabilité des systèmes agricoles intensifs mis en place au cours des dernières décennies. Il n'est pas évident de savoir si l'introduction de zones visant spécifiquement à favoriser la biodiversité est à même de restaurer un équilibre global du système, ni même si la généralisation de pratiques plus modérées peut permettre une telle restauration.

Conclusion

Une part importante des changements de composition de la flore adventice au cours des trente dernières années a pu être attribuée aux pratiques culturales réalisées par les agriculteurs. Parmi les principaux facteurs identifiés, on trouve i) la place prépondérante de certaines cultures dans les rotations et ii) l'augmentation des apports azotés.

Dans le premier cas, la progression de certaines cultures à l'échelle nationale (colza, tournesol, maïs) a contribué à modifier les pressions de sélection exercées (principalement à travers le choix des herbicides et les dates de semis). Face à ces changements profonds, deux stratégies sont apparues propices à certaines espèces adventices. D'une part, on observe la progression d'espèces spécialisées à une culture. Les spécialistes du colza forment ainsi les rares espèces stables ou en progression dans un contexte de régression généralisée à l'échelle de la Côte-d'Or (rotations principalement de type colza-blé-orge). D'autre part, les espèces les plus généralistes et opportunistes semblent également

⁷ Pollinisé via les transports de pollen effectués par les insectes venant visiter les fleurs

⁸ Capable de s'autoféconder, le pollen produit par la fleur fécondant ses propres ovules

⁹ Pollinisé via l'action du vent transportant le pollen entre fleurs

avoir tiré profit du processus d'intensification de l'agriculture. Leur amplitude écologique élargie leur a vraisemblablement permis de mieux faire face à des modifications importantes. La disparition plus rapide des espèces spécialistes par rapport aux espèces généralistes mise en évidence pour les adventices des cultures est un phénomène également documenté pour de nombreux taxons dans différents écosystèmes : oiseaux (Julliard *et al.*, 2006), papillons (Kitahara et Fujii, 2005), etc.

Dans le second cas de l'augmentation d'usage d'engrais azotés, un des effets majeurs détectés est la disparition marquée des espèces caractéristiques des milieux pauvres (espèces oligotrophes) au profit d'espèces nitrophiles compétitives adaptées à des milieux plus riches en ressources. Ainsi, à l'instar de nombreuses autres communautés végétales, prairiales (Aerts *et al.*, 2003) ou forestières (Thimonier *et al.*, 1994), la flore adventice a fortement répondu à l'eutrophisation.

Enfin, le processus le plus surprenant est le déclin massif de la diversité spécifique et fonctionnelle, touchant même les espèces les plus communes, ici observée à l'échelle de la Côte-d'Or en particulier dans les cultures d'hiver (céréales d'hiver, colza). Paradoxalement, certaines adventices continuent de poser de sérieux problèmes agronomiques comme les graminées résistantes aux herbicides (vulpin des champs, ray-grass) ou comme des espèces envahissantes mal contrôlées par le désherbage chimique (ambrosie à feuilles d'armoise, souchet comestible).

La réduction des impacts environnementaux liés à l'agriculture se traduit par un ensemble de mesures qui touche à la gestion des communautés adventices. Le retrait massif de molécules herbicides, l'obligation de mettre en place des rotations, l'interdiction de pratiques de complément telle que l'écobuage ou l'installation dans l'espace agricole de bandes enherbées vont très vraisemblablement influencer la composition des communautés de mauvaises herbes avec des effets qui sont encore mal identifiés et quantifiés. Chez les agriculteurs, la très forte tendance à limiter le travail du sol, à la fois pour des raisons environnementales et économiques, risque d'amplifier les éventuels problèmes liés aux autres mesures pré-citées. Cela justifie pleinement l'intérêt d'un suivi de la flore adventice tel que réalisé par le réseau Biovigilance Flore, tant pour une évaluation quantifiée de la biodiversité des communautés adventices que pour l'analyse des risques phytosanitaires qui en découlent.

Remerciements : *les auteurs tiennent à remercier les agents de la Protection des Végétaux et des FREDON réalisant les relevés de flore sur le dispositif Biovigilance, les agriculteurs qui participent à ce réseau, Gilbert Barralis pour avoir mené les premiers inventaires de la flore adventice durant les années 1970 ainsi que Sabrina Gaba, Sandrine Petit (UMR BGA) et Christian Huyghe pour la relecture de l'article. Ce travail a bénéficié des supports financiers du Ministère de l'Agriculture, de l'ANR (en particulier programme Vigiweed) et de l'INRA.*

Références bibliographiques

Aerts R., de Caluwe H., Beltman B., 2003. Is the relation between nutrient supply and biodiversity codetermined by the type of nutrient limitation? *Oikos* 101, 489-498.

Aymonin G.G., 1962. Les messicoles vont-elles disparaître ? *Science et Nature* 49, 3-9.

Aymonin G.G., 1976. La baisse de la diversité spécifique dans la flore des terres cultivées. *Ve Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises Herbes*. p 195-202.

Barralis G., Chadoeuf R., 1980. Etude de la dynamique d'une communauté adventice. I. Evolution de la flore adventice au cours du cycle végétatif d'une culture. *Weed Research* 20, 231-237.

Delos M., Hervieu F., Folcher L., Micoud A., Eychenne N., 2006. La «Biovigilance», des OGM au général. Exemple du suivi des grandes cultures en France. *Phytoma-LDV* 589, 44-48.

Dessaint F., Chadoeuf R., Barralis G., 2001. Diversité des communautés de mauvaises herbes des cultures annuelles de Côte d'Or (France). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 5, 91-98.

- Fried G., 2007. Variations spatiale et temporelle des communautés adventices des cultures annuelles en France. Thèse de doctorat. INRA-Université de Bourgogne, Dijon, France, 357 p.
- Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud X., 2005. Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma-LDV* 586, 47-51.
- Fried G., Chauvel B., Reboud X., 2009. A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science*. doi: 10.3170/2008-8-18465.
- Fried G., Norton L.R., Reboud X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128, 68-76.
- Fried G., Petit S., Dessaint, F. Reboud X., Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, in press.
- Fried G., Reboud X., 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *Oléagineux, Corps gras, Lipides* 14, 130-138.
- Fried G., Reboud X., Bibard V., Bombarde M., Delos M., 2006. Mauvaises herbes du maïs. 25 ans d'évolution dans les grandes régions de production. *Perspectives Agricoles* 320 : 68-74.
- Fried G., Reboud X., Gasquez, J., Délos, M., 2007. Réseau Biovigilance Flore en grandes cultures. *Phytoma-LDV* 610, 10-16.
- Gabriel D., Thies C., Tschardt T., 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 7, 85-93.
- Gasquez J., 1984. Approche génétique des mauvaises herbes : variabilité infraspécifique évolution - résistances. *Schweizerische Landwirtschaftliche Forschung* 23, 77-88
- Jauzein P., 1995. Flore des champs cultivés. Ed. SOPRA, / INRA, 898 p.
- Jauzein P., 2001. Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement spécifique. *Le courrier de l'Environnement. Dossier de l'environnement de l'INRA* 21, 43-64.
- Julliard R., Clavel J., Devictor V., Jiguet F., Couvet. D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9, 1237-1244.
- Keddy P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Kitahara M., Fujii K., 2005. Analysis and understanding of butterfly community composition based on multivariate approaches and the concept of generalist/specialist strategies. *Entomological Science* 8,137-149.
- Lavorel S., Garnier E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Marty J.R., Perny R.A., Hilaire A., Rellier J.P., 1980. Evolution de la flore adventice des cultures d'été, irriguées ou non, appartenant à différentes rotations culturales. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 63, 746-756.
- Meerts P., 1997 La régression des plantes messicoles en Belgique. In : Dalmas J.P. (Ed.). Faut-il sauver les mauvaises herbes ? Actes du Colloque de Gap, 9-12 juin 1993. Conservatoire botanique national de Gap-Charance, p 49-56.
- Montégut J., 1997. Evolution et régression des messicoles. In : Dalmas J.P. (Ed.). Faut-il sauver les mauvaises herbes ? Actes du Colloque de Gap, 9-12 juin 1993. Conservatoire botanique national de Gap-Charance, p 11-32.
- Roberts H.A., 1968. The changing population of viable weed seeds in an arable soil. *Weed Research* 8, 253-256.
- Thimonier A., Dupouey J.L., Bost F., Becker M., 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in northeast France. *New Phytologist* 126, 533-539.
- Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10, 609-620.