

Résumé de thèse d'État

Variations spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France

par Guillaume Fried

INRA, UMR Biologie et Gestion des adventices, 17 rue Sully, F-21065 Dijon cedex ; Laboratoire national de la protection des végétaux, Station de Montpellier, 2 place Viala, F-34000 Montpellier

Mots-clés : communauté - adventices - turnover - changement de flore - généralistes - spécialistes - niche écologique - groupe fonctionnel - traits biologiques - valeurs indicatrices d'Ellenberg - changement de techniques culturales - richesse spécifique - diversité fonctionnelle - fréquence - abondance - bord de champ - Biovigilance Flore.

Key-words : community - arable weed - species turnover - flora shifts - generalists - specialists - niche breadth - plant functional type - functional traits - Ellenberg indicator values - cropping practices changes - species richness - functional diversity - frequency - abundance - field margins - Biovigilance Flore.

Cette thèse, de 357 pages, a été soutenue publiquement le 27 novembre 2007 à l'Université de Bourgogne de Dijon, France, devant le jury composé de Claire Lavigne, chargée de recherche à l'INRA d'Avignon (examinatrice), Marie-Laure Navas, professeur à SupAgro Montpellier (rapporteur), Denis Couvet, professeur au Muséum national d'histoire naturelle (président), Marc Delos, ingénieur du ministère de l'Agriculture et de la Pêche (invité), Jean-François Soussana, directeur de recherche à l'INRA de Clermont-Ferrand (rapporteur) et Xavier Reboud, directeur de recherche à l'INRA de Dijon (co-directeur de thèse).

I. INTRODUCTION

Les milieux cultivés ont été peu étudiés d'un point de vue écologique certainement du fait de leur nature jugée trop artificielle et de l'instabilité des groupements végétaux qui les occupent. Ils se caractérisent pourtant par un régime de perturbations exceptionnel avec des perturbations à la fois très intenses (travail du sol, moisson voire herbicides), de rythmicité régulière (cycle annuelle, cultures identiques revenant régulièrement au cours de la rotation) mais aussi globalement favorable au développement d'une végétation (sol travaillé, milieu vide, apports nutritifs). Certaines plantes, qualifiées d'adventices des cul-

tures, se sont avérées particulièrement adaptées à ces conditions particulières grâce à diverses adaptations : cycle annuel, dormance, croissance rapide.

Depuis la naissance de l'agriculture jusqu'à nos jours, les agriculteurs ont cherché par divers moyens à éliminer ou limiter la présence des adventices. L'efficacité du désherbage s'est fortement accrue avec l'adoption du désherbage chimique, éliminant de nombreuses espèces ou diminuant fortement leurs effectifs. Dès 1960, les botanistes font état d'une forte régression des populations d'espèces messicoles (Aymonin, 1962). Au cours de la même période les malherbologues notent la progression de certaines graminées (*Alopecurus myosuroides*, *Apera spica-venti*, *Avena fatua*) et de quelques dicotylédones (*Galium aparine*, *Viola arvensis* et plusieurs espèces du genre *Veronica*), non touchées par les premières molécules herbicides : 2,4-D, MCPA, etc. (Montégut, 1997). Plus généralement, la seconde moitié du xx^e siècle aura été marquée par une série de profondes modifications des systèmes de cultures avec une augmentation sensible des intrants (fertilisation, irrigation, chaulage, etc.) et avec l'introduction dans de nouvelles régions et sur de grandes surfaces de nouvelles cultures (maïs, tournesol) entraînant une modification en conséquence des rotations (voir Stoate *et al.*, 2001 pour une revue complète des changements). Au-delà des dires d'expert sur la régression des messicoles et la progression de quelques espèces favorisées par l'emploi d'herbicides, que sait-on exactement i) des changements intervenus au niveau de la composition et de la diversité des communautés adventices associées aux cultures annuelles et ii) du poids respectifs des différentes pratiques culturales sur les modifications ou la composition locale de la flore ? Dans le contexte de l'impact des activités humaines sur l'environnement (Millennium Ecosystem Assessment, 2009), ces brusques changements de flore questionnent la durabilité des pratiques et de l'agro-écosystème. D'un point de vue plus théorique, le changement rapide des pressions de sélection, la possibilité de tester de nombreux effets à travers la diversité des techniques culturales existantes (gradient d'intensité des perturbations, de la fertilisation ou encore degré d'hétérogénéité temporelle en fonction de la rotation) et le statut très contrasté parmi les espèces adventices font de l'agrosystème cultivé un modèle d'étude certes complexe mais aussi propice pour tester certaines théories d'écologie notamment celles se référant à la notion de niche écologique des espèces.

Cette thèse poursuivait par conséquent deux objectifs symétriques : i) appliquer des concepts d'écologie (des communautés) pour analyser et interpréter les variations spatiales et temporelles de la flore adventice et ii) utiliser le modèle des communautés adventices pour mettre à l'épreuve des théories d'écologie.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les travaux présentés sont basés sur des données récoltées à trois échelles spatiales emboîtées : le réseau Biovigilance Flore couvrant toute la France, le réseau « Barralis-Chadoeuf » couvrant le département de la Côte-d'Or avec deux campagnes de relevés réalisées à trente années d'intervalle et la « plateforme Fénay » couvrant un ensemble de parcelles agricoles et leurs bordures à l'échelle d'un paysage sur environ 800 ha.

Le réseau Biovigilance Flore a été mis en place par le ministère de l'Agriculture à partir de 2002 avec pour objectif principal de détecter d'éventuels effets non intentionnels associés aux nouvelles techniques culturales sur la flore et la faune des agrosystèmes (et des milieux directement voisins) (Delos *et al.*, 2006). Près de neuf cents parcelles de grandes cultures réparties sur l'ensemble de la France métropolitaine sont suivies annuel-

lement. Sur chacune des parcelles, des relevés exhaustifs de la végétation sont effectués (y compris dans une zone témoin non désherbées) et l'ensemble des pratiques culturales ainsi que quelques données majeures sur le milieu physique (pH et texture du sol) et l'environnement de la parcelle sont recueillies.

De 1968 à 1976, les communautés adventices des cultures annuelles ont été étudiées par G. Barralis et R. Chadoeuf (INRA de Dijon) sur 245 parcelles régulièrement travaillées et réparties sur l'ensemble du département de la Côte-d'Or (Dessaint *et al.*, 2001). Cent cinquante huit parcelles, représentant un transect de Beaune à Châtillon-sur-Seine (excluant l'Auxois et le Morvan), ont pu être précisément retrouvées et ont été ré-échantillonnées en 2005 et en 2006. Pour chacune des deux campagnes, une analyse des caractéristiques physico-chimiques du sol et une série de relevés floristiques ont été effectuées selon le même protocole que celui appliqué lors de la première période (Barralis, 1976). En 2005 et 2006, un relevé complémentaire a été effectué dans les bords de champs.

À l'échelle d'un paysage agricole, un ensemble de 82 parcelles de grandes cultures contiguës a été échantillonné sur environ huit cents ha réparties sur trois communes proches de Dijon (Fénay, Saulon-la-Rue, Saulon-la-Chapelle). Dans chaque parcelle agricole échantillonnée, quatre zones présentant *a priori* une physionomie végétale différente ont été distinguées depuis la zone centrale de la parcelle jusque dans la bordure herbacée entourant la parcelle. Cet échantillonnage permet d'analyser la distribution des adventices entre plein champ et bordures. On peut alors distinguer les mauvaises herbes capables d'utiliser tous les compartiments du paysage de celles restreintes à un seul compartiment.

III. LES RÈGLES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS ADVENTICES.

Plusieurs travaux phytosociologiques ont concerné les communautés adventices des moissons depuis les années 1930 : Braun-Blanquet *et al.* (1936), Quantin (1946, 1947), Breton (1956), Lacourt (1977) et Le Maigan (1981). Il manquait une mise à jour de ces connaissances avec des relevés plus récents et des approches d'analyse des données multivariées (analyse canonique des correspondances, ACC) permettant de mettre directement en relation les facteurs écologiques (y compris les pratiques agricoles) et la flore observée.

L'ACC conduite sur sept cents parcelles du réseau Biovigilance Flore décrites par quatorze facteurs écologiques et comprenant 153 espèces (présentent au moins dans dix stations) montre que les principales variations dans la composition des communautés sont expliquées dans l'ordre : i) par le type de culture en fonction de la date de semis, opposant les cultures d'hiver aux cultures de printemps, ii) par les conditions pédoclimatiques, opposant la flore des sols argilo-calcaires des régions sèches à la flore des sols siliceux acides des régions à plus forte pluviométrie, et iii) par un gradient latitudinal opposant la flore thermophile méditerranéenne à la flore eurosibérienne (Fried *et al.*, 2008). Ce travail valide à quelques nuances près la classification phytosociologique des communautés adventices (LeMaignan, 1981). On retrouve en premier lieu l'opposition entre l'ordre des *Secalietalia*, avec des annuelles d'hiver (*Alopecurus myosuroides*, *Aphanes arvensis*, *Galium aparine*, *Papaver rhoeas*, *Veronica hederifolia*), et l'ordre des *Chenopodietalia albi* avec des annuelles printanières ou estivales (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Digitaria sanguinalis*, *Echinochloa crus-galli*, *Solanum nigrum*), qui opposerait plutôt les communautés en fonction de la date de semis des cultures (automne vs printemps) qu'en fonction de la différence entre moissons et cultures sarclées. Au sein de ces cultures, la deuxième opposition distingue la flore en fonction du type de sol (pH et textu-

re) et du niveau de précipitation. Pour les cultures d'hiver, c'est l'opposition entre les ordres des *Centaureetalia cyani* sur sols neutro-alcalins (*Adonis aestivalis*, *Bifora radians*, *Reseda phyteuma*, *Stachys annua*) et l'ordre des *Aperetalia spicae-venti* sur sols sablonneux plus ou moins acides (*Juncus bufonius*, *Rumex acetosella*, *Teesdalia nudicaulis*). Enfin, au sein de chacun des types de sol on observe une opposition entre des communautés eurosibériennes (e.g. alliance de l'*Aphanion arvensis* avec notamment *Barbarea vulgaris*, *Apera spica-venti*) et des communautés méditerranéennes (e.g. alliance du *Roemerion hybridae* avec *Reseda phyteuma*, *Rapistrum rugosum*).

Ces résultats se rapprochent plutôt de l'option retenue par Bardat *et al.* (2004) que d'autres classifications qui opposent d'abord les communautés en fonction du type de sol avant l'opposition en fonction du type de cultures (Schubert *et al.*, 2001 ; Julve, 1998). Autrement dit, le poids direct de l'homme (à travers le choix des rotations) est plus important que celui du milieu (sol, climat) aux échelles considérées. Hormis la 'date de semis', l'effet 'type de culture' comprend également un effet 'herbicides' qui induit une convergence phylogénétique des assemblages d'adventices. En testant la distribution des familles d'adventices dans les différentes cultures on constate un excès de Brassicacées dans le colza, un excès de Poacées dans le maïs, un excès d'Astéracées dans le tournesol et un excès d'Amaranthacées dans la betterave. Ce patron peut s'expliquer par l'application régulière d'herbicides qui visent à détruire les adventices sans pour autant affecter la culture ce qui favorisent les espèces biologiquement les plus proches de cette dernière. Les autres techniques culturales présentent un pouvoir moins discriminant mais qui devient non négligeable à des échelles d'analyse plus fines. 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) et moins profond. Dans ce dernier cas, des espèces comme *Bromus sterilis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Geranium dissectum* et *Viola arvensis* sont significativement plus abondantes du fait d'un stock de semences très superficielles (Fried & Reboud, 2007).

IV. LES CHANGEMENTS DE FLORE DEPUIS LES ANNÉES 1970.

En utilisant les données du réseau Biovigilance Flore collectées entre 2002 et 2006 et les données collectées selon une méthode globalement identique entre 1973 et 1976 au cours des essais d'homologation des herbicides (Barralis, 1977), la fréquence et l'abondance des principales adventices ont pu être comparées statistiquement dans les différentes cultures (blé, colza, betterave, maïs, tournesol) et régions françaises. Durant les trente dernières, l'intensité des changements de flore dans les champs cultivés ont été drastiques puisqu'ils ont même touché les espèces les plus communes dont les fréquences d'occurrence ont parfois varié de plus de 25% (par exemple : hausse significative de la fréquence de 22% de *Mercurialis annua* dans le colza, de 21% de *Solanum nigrum* dans le maïs, baisse significative de 22% de *Stellaria media* dans le tournesol, de 19% de *Digitaria sanguinalis* dans le maïs). Ainsi, certaines espèces sont « apparues » ou ont « disparu » de manière concomitante de plusieurs centaines voire milliers de parcelles cultivés à travers la France. Afin de pouvoir comparer les turnovers observés dans les champs cultivés à d'autres milieux et/ou à des pas de temps légèrement différents, nous avons établi une mesure indiquant le temps nécessaire (en années) au remplacement d'une espèce parmi les espèces majeures d'une communauté. Nous avons compilé cet indice à partir de listes d'espèces issues d'études diachroniques de la végétation publiées et concernant différents habitats (forêts,

prairies alpines, sites rudéralisés, etc.) Avec environ une nouvelle espèce tous les trois ans, le turnover dans la composition des 25 espèces¹ les plus communes est plus de quatre fois plus rapide dans les champs cultivés que dans des milieux « stables » (forêt, prairies). Il est proche de celui enregistré pour les successions secondaires de végétations perturbées par le feu ou par d'autres activités humaines.

La nature et la signification écologique des changements constatés ont été interprétées en fonction des caractéristiques biologiques et/ou écologiques des espèces : traits fonctionnels, valeurs indicatrices d'Ellenberg, indices de spécialisation à une culture et taille de la niche écologique permettant de distinguer espèces généralistes et spécialistes.

A. Bilan par espèces et par cultures

L'intensité des changements au sein des espèces les plus communes a été variable suivant les cultures avec assez peu de changements dans le blé et la betterave à l'opposé du maïs qui enregistre les modifications les plus profondes. Parallèlement, le maïs est aussi la culture qui comporte la plus grande proportion d'espèces néophytes (7,6% par parcelle en moyenne contre 2,8% dans le colza) montrant ainsi également une « pénétrabilité » plus importante à long terme. Plusieurs explications ont été proposées pour expliquer ces différences de turnovers et de sensibilité à l'envahissement par de nouvelles espèces : la compétition exercée sur les adventices qui est variable suivant la culture et l'existence de niche écologique vide. Le poids de la compétition entre cultures et adventices est plus intense dans les semis denses de céréales et moins fort dans les cultures plus ouvertes à larges inter-rangs comme le maïs. Par ailleurs, selon Jauzein (1998), parmi les espèces néophytes d'origine lointaine, 60% sont strictement estivales pour 16% strictement hivernales. À l'inverse, la flore indigène de l'Europe de l'Ouest compte un déficit en thérophytes estivales. Il existerait donc un contraste assez net entre d'une part des cultures hivernales déjà « saturées » en espèces natives, un milieu fermé par un semis dense 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 potentiel d'installation dans le milieu d'autant plus fort que le milieu est plus ouvert.

Quelques espèces comme *Mercurialis annua*, *Lolium* spp.², *Senecio vulgaris*, *Cirsium arvense* ou *Sonchus asper* ont progressé dans (presque) toutes les cultures depuis trente ans. Le caractère très généraliste de ces espèces, leur capacité à germer à plusieurs moments dans l'année (*S. vulgaris*, *S. asper*, *Lolium* spp.) et leur bonne capacité de dispersion peuvent expliquer qu'elles aient été capables d'éviter les pressions de sélection dans le temps ou dans l'espace. À l'opposé, certaines espèces ne progressent ou ne régressent que dans une seule culture. Ces cas de figure correspondent souvent à des espèces favorisées par un manque de sélectivité des matières actives herbicides spécifiques à une culture : *Aethusa cynapium* dans la betterave, *Datura stramonium* dans le tournesol, *Sinapis arvensis* dans le colza, etc. À l'inverse, les herbicides pourraient être en partie impliqués dans la régression d'espèces particulièrement sensibles dans certaines cultures :

1. Les données à l'échelle nationale pour les années 1973-1976 ne sont disponibles que sous la forme d'une liste des 25 espèces les plus communes par culture avec leur fréquence d'occurrence et leur abondance.

2. 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 aux trois espèces citées.

Legousia speculum-veneris, *Ranunculus arvensis* et *R. sardous* dans le blé d'hiver, *Spergula arvensis* dans le maïs, *Anagallis arvensis* dans les betteraves, etc. Les herbicides ne permettent cependant pas d'expliquer tous les changements observés, d'autres pratiques culturales ont également joué un rôle.

B. Sélection de groupes fonctionnels dans les cultures de 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 (Keddy, 1992 ; Weiher *et al.*, 1999). Appliqué au milieu cultivé, on peut considérer que les paramètres du milieu : climat, sol et pratiques culturales, agissent comme autant de « filtres » empêchant l'établissement de certaines espèces ou conduisant à leur élimination en fonction de l'adaptation plus ou moins importante de leurs traits (Booth & Swanton, 2002). Ainsi, en analysant les traits plutôt que les espèces (qui sont variables d'une parcelle à une autre), on peut mettre en évidence les mécanismes généraux impliqués dans les changements de flore. Dans notre approche nous avons retenu une vingtaine de caractéristiques biologiques et écologiques couvrant notamment la morphologie, la phénologie, les modalités de la reproduction des plantes, la réponse aux herbicides, à la lumière et à l'azote. Un premier cas d'étude concerne les changements au sein des espèces adventices majeures de la culture du tournesol entre 1973 et 2006 (Fried *et al.*, 2009a). Une première méthode a initialement consisté à rechercher quelles caractéristiques discriminaient le mieux les espèces en régression de celles en progression. Cinq caractéristiques ont ainsi été identifiées comme déterminantes pour le succès des espèces dans le tournesol : la réponse à l'azote, la tolérance aux herbicides du tournesol, la réponse à la lumière, la période de floraison et le port de la plante. Toutefois, toutes les espèces nitrophiles ou tolérantes aux herbicides n'ont pas forcément progressé si elles possèdent par ailleurs d'autres caractéristiques biologiques mal adaptées. Par exemple, le bleuet (*Centaurea cyanus*) est très peu sensible aux herbicides utilisés dans le tournesol mais son cycle hivernal ne recouvre pas celui du tournesol. Cela montre que plutôt que d'exceller dans le passage d'un filtre, il vaut mieux posséder un ensemble de traits qui permettent de passer à travers l'ensemble des filtres (Booth & Larson, 1999). Par ailleurs, si chacun des filtres du milieu peut théoriquement être relié à des traits d'espèces, l'unité de sélection reste l'espèce qui est caractérisée par un ensemble de traits (Diaz *et al.*, 1999). Une seconde approche a donc consisté à ordonner préalablement les espèces en fonction de l'ensemble des traits afin d'identifier des groupes fonctionnels au sein desquels on analyse dans un second temps les variations de tendance. Un groupe fonctionnel est 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 & Garnier, 2002). Cinq groupes fonctionnels ont pu être distingués dans le tournesol. L'analyse révèle que les espèces en progression sont concentrées dans un seul groupe fonctionnel d'espèces compétitives (grande taille, port érigé, valeurs indicatrices d'Ellenberg 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 notamment à la trifluraline). Il s'agit notamment de *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Datura stramonium*, *Polygonum persicaria*, *Setaria viridis*. L'intérêt de cette seconde méthode est qu'elle permet de mettre en évidence la combinaison de traits nécessaire pour une adventice pour « réussir » dans une culture. Cela permet alors de prédire quelles autres espèces pourraient potentiellement progresser si les pressions de sélection restent identiques. Ainsi

certaines espèces dont le réseau Biovigilance Flore n'a pas encore pu détecter la progression significative faute d'un nombre suffisant de parcelles pour atteindre un seul de significativité statistique précis, comme *Ambrosia artemisiifolia*, *Sorghum halepense* et *Xanthium strumarium*, ont été identifiées comme des espèces particulièrement adaptées au tournesol. Le fait que ces espèces soient déjà connues localement comme envahissantes valide l'intérêt de l'approche par les groupes fonctionnels.

V. LE DÉCLIN DE LA BIODIVERSITÉ DANS LES AGROSYSTEMES CULTIVÉS

L'étude diachronique menée sur 158 parcelles en Côte-d'Or montre qu'au cours des trente dernières années, les champs cultivés ont enregistré une baisse significative de la biodiversité végétale (Fried *et al.*, 2009b). 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 d'individus au m² subit une chute encore plus spectaculaire passant de 61,5 à 20,2 soit 67%. Les variations de la richesse spécifique observées à l'échelle de la France sur le réseau Biovigilance Flore (Fried *et al.*, 2008) indiquent que cette baisse de diversité pourrait découler de l'intensification, incluant l'augmentation de la taille des parcelles et la disparition des haies à travers les remembrements, la régression de l'élevage et des systèmes extensifs associés, l'utilisation accrue des herbicides et l'enrichissement des sols oligotrophes.

À l'échelle régionale, 222 espèces ont été détectées sur les deux campagnes de relevés de 1968-1976 et 2005-2006. Soixante-sept des 188 espèces (soit environ 36%) recensées lors de la campagne 1968/1976 ne sont plus présentes en 2005/2006 et 34 nouvelles espèces (soit environ 22%) ont fait leur apparition. Parmi les espèces présentes dans les deux campagnes, 61 sont stables, 47 en régression et seulement 13 en extension.

La comparaison des indices moyen d'Ellenberg par parcelle montre une augmentation significative du score pour l'azote que l'on peut rapprocher de la hausse de 42% de la fertilisation azotée entre 1970 et 2000 (Agreste, 2001). Cela se traduit surtout par une régression des espèces les plus oligotrophes (exemple : *Teucrium botrys*, *Iberis amara*, *Legousia hybrida*) et dans une moindre mesure un meilleur maintien et quelques progressions d'espèces nitrophiles (exemple : *Poa annua*, *Senecio vulgaris*, *Rumex obtusifolius*, *Matricaria perforata*).

Deuxième facteur étudié, l'affinité des espèces pour les différentes cultures. Les rares espèces en progression sont des espèces fortement associées au colza et favorisées par la progression de cette culture (+ à l'échelle de la France depuis 1970, 38 parcelles sur 158 en 1968-1976 contre 66 en 2005-2006). Le lien avec le colza s'explique soit par une tolérance aux herbicides (*Geranium* spp., *Sisymbrium officinale*, *Lepidium campestre*, *Calepina irregularis*, *Anthriscus caucalis*) ou par une bonne synchronisation des germinations avec la date de semis en août (*Lactuca serriola*, *Scandix pecten-veneris*). D'autres espèces semblent avoir été favorisées par le passage à des techniques de travail du sol simplifié : *Bromus sterilis*, *Picris echioides*.

Un index permettant de mesurer l'amplitude de la niche écologique a été calculé (méthode OMI : Doledec *et al.*, 2000). Cet index montre que le ratio espèces généralistes / espèces spécialistes a significativement augmenté en trente ans. De nombreuses espèces spécialistes de milieux particuliers ont régressé ou disparu, sur les sols calcaires superficiels : *Teucrium botrys*, sur les sols limoneux battants : *Gnaphalium uliginosum*. Les

espèces les plus généralistes (ubiquistes) sont en revanche restées stables (*Capsella bursa-pastoris*, *Taraxacum officinale*, *Viola gr. tricolor*) ou en progression (*Senecio vulgaris*). On peut relier ces changements de flore aux multiples modifications des pratiques agricoles favorisant les espèces les plus généralistes et à l'homogénéisation des conditions abiotiques (drainage des sols humides, chaulage des sols acides, apports azotés).

En comparant la biologie des espèces en progression et en régression, il apparaît que les espèces entomogames sont en proportion plus sujettes au déclin que les espèces autogames et anémogames. Par ailleurs, parmi les espèces communes en forte régression, plusieurs espèces constituent des ressources pour les oiseaux granivores (Fried *et al.*, 2009b). Le déclin de la biodiversité floristique dans les champs cultivés pourrait ainsi avoir des conséquences sur la fonctionnalité de l'agro-écosystème.

Parmi les espèces messicoles, on peut noter la disparition d'*Agrostemma githago*, de *Neslia paniculata* subsp. *thracica* ou encore de *Nigella arvensis* qui étaient encore présentes dans deux à cinq parcelles il y a trente ans. Cela ne signifie pas qu'elles soient définitivement éteintes dans la région (voir Fried & Cadet, 2007) mais qu'un échantillonnage aléatoire de 158 parcelles ne permet plus de les observer. On peut aussi noter la forte régression de *Consolida regalis*, *Legousia speculum-veneris*, *Lithospermum arvense* et *Ranunculus arvensis*, quatre messicoles qui étaient assez communes et qui passent d'une présence dans une parcelle sur cinq à dix à une présence dans une parcelle sur cent. 34% des espèces disparues du cœur de la parcelle se maintiennent toutefois dans les bordures. Parmi celles-ci on peut noter la présence de *Bunium bulbocastanum*, *Caucalis platycarpus*, *Lathyrus tuberosus*, *Muscari comosum* ou encore *Veronica triphyllos*. L'étude d'un transect « plein champ-bordures » à l'échelle de la « plateforme Fénay » (Fried *et al.*, 2007), montre un gradient de richesse spécifique croissant du plein champ (8.7 espèces) aux bordures herbacées externes (18.9 espèces) en passant par le bord de champ intérieur à la culture (10.4 espèces) et la zone d'interface ouverte entre champs et bordures herbacées (16.7 espèces). La zone d'interface apparaît cependant comme la plus propice à la conservation des espèces messicoles du fait de conditions écologiques offrant plus de lumière, des milieux trophiques moins riches et un niveau de compétition moindre (avec la culture d'une part ou avec les graminées des bordures extérieures d'autre part).

VI. CONCLUSION

Au-delà de l'intérêt même de la mise en place de réseaux d'observations de la biodiversité, les travaux que nous avons développés durant cette thèse ont montré qu'une analyse approfondie des données collectées par des réseaux pouvait aussi contribuer à fournir à la communauté scientifique des apports méthodologiques et des références écologiques nouvelles.

D'un point de vue méthodologique, nous avons montré que l'étude d'une communauté, à partir des seules espèces présentes à un instant donné, peut conduire à sous-estimer le poids d'un filtre qui aurait déjà éliminé toutes les espèces contre-sélectionnées. La possibilité d'associer des traits de vie à des tendances démographiques à long terme permet de mieux mettre en évidence les traits qui dans un environnement, sont défavorables, neutres et favorables.

Les communautés adventices se sont avérées de bons modèles pour tester les théories d'écologie. Le modèle de la flore adventice a permis de valider à l'échelle des communautés l'hypothèse selon laquelle les espèces généralistes sont plus aptes à faire face à la

stochasticité environnementale que les espèces spécialistes. Nos travaux valident également la théorie de l'assemblage des communautés selon laquelle, dans les milieux gouvernés par des filtres environnementaux forts, les espèces formant la communauté présentent une convergence de traits.

L'impact de l'homme est très sensible à toutes les échelles spatiales et temporelles étudiées. Parmi les effets majeurs détectés, plusieurs montrent que les communautés adventices subissent le même sort que d'autres types de végétations concernées par les activités humaines :

- un des effets majeurs détectés est la disparition des espèces caractéristiques des milieux pauvres (espèces oligotrophiles) au profit d'espèces nitrophiles compétitives adaptées à des milieux plus riches en ressources : ainsi, à l'instar de nombreuses autres communautés prairiales (Aerts *et al.*, 2003) ou forestières (Thimonier *et al.*, 1994), la flore adventice a fortement répondu à l'eutrophisation ;
- la disparition plus rapide des espèces spécialistes par rapport aux espèces généralistes mise en évidence pour les adventices des cultures est également un phénomène qui commence à être documenté pour de nombreux taxons dans différents écosystèmes : oiseaux (Julliard *et al.*, 2006), papillons (Kitahara *et al.*, 2000), etc. ;
- le processus le plus surprenant est le déclin massif de la diversité spécifique et fonctionnelle, touchant même les espèces communes, 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 (graminées résistantes aux herbicides : *Alopecurus myosuroides*, espèces envahissantes assez mal contrôlées par le panel d'herbicides disponibles : *Ambrosia artemisiifolia*, *Cyperus esculentus*). Cela justifie pleinement l'intérêt d'un suivi de la flore adventice tel que réalisé par le réseau Biovigilance Flore, tant pour le suivi de la biodiversité que pour l'analyse des risques phytosanitaires qui en découlent.

BIBLIOGRAPHIE

- Aerts R., H. de Caluwe & B. Beltman, 2003.- Is the relation between nutrient supply and biodiversity codetermined by the type of nutrient limitation? *Oikos*, **101**, 489-498.
- Agreste, 2001.- Fertilisation azotée minérale : assagissement à la fin des années 80. *Agreste Cahiers*, **2**, 3-10.
- Aymonin G., 1962.- Les messicoles vont-elles disparaître ? *Science et Nature*, **49**, 3-9.
- Bardat J., F. Bioret, M. Botineau, V. Bouillet, R. Delpech, J.-M. Géhu, J. Haury, A. Lacoste, J.-C. Rameau, J.-M. Royer, G. Roux & J. Touffet, 2004.- Prodrôme des végétations de France. *Patrimoines naturels* (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), **61**, 171 p.
- Barralis G., 1976.- Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: V^e colloque international sur l'écologie et la biologie des mauvaises herbes, Dijon, 59-68.
- Barralis G., 1977.- Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. INRA-AFPP, Paris, 22 p.
- Booth B.D. & D.W. Larson, 1999.- Impact of language, history and choice of system on the study of assembly rules. In: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. E. Weiher & P.A. Keddy (eds), Cambridge University Press, 206-227.
- Booth B.D. & C.J. Swanton, 2002.- Assembly theory applied to weed communities. *Weed Sci.*, **50**, 2-13.
- Braun-Blanquet J., W. Gajewski, M. Wraber & J. Walas, 1936.- Classe des *Rudereto-Secalinetales*. *Prodrôme des groupements végétaux*, **3**, CNRS, Montpellier.
- Breton R., 1956. Recherches phytosociologiques dans la région de Dijon. *Ann. INRA*, **7A**, 349-443, 561-641.
- Delos M., F. Hervieu, L. Folcher, A. Micoud & N. Eychenne, 2006.- La « biovigilance », des OGM au général. Exemple du suivi des grandes cultures en France. *Phytoma-LDV*, **589**, 44-48.
- Dessaint F., R. Chadoeuf & G. Barralis, 2001.- Diversité des communautés de mauvaises herbes des cultures annuelles de Côte-d'Or (France). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **5**, 91-98.
- Diaz S., M. Cabido & F. Casanoves, 1999.- Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. E. Weiher & P. A. Keddy (eds), Cambridge University Press, 338-362.
- Dolédéc S., D. Chessel & C. Gimaret-Carpentier, 2000.-

- Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914-2927.
- Fried G. & E. Cadet, 2007.- Le lieu-dit « Beuchail » à Fleurey-sur-Ouche (21) : un site remarquable pour la flore messicole. *Le Monde des Plantes*, **493**, 19-23.
- Fried G., B. Chauvel & X. Reboud, 2009a.- A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *J. Veg. Sci.*, **20**, in press.
- Fried G., C. Girod, M. Jacquot & F. Dessaint, 2007.- Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures. In: Vingtième conférence du Coloma, journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Dijon, 11-12 décembre 2007, 346-355.
- Fried G., L.R. Norton & X. Reboud, 2008.- Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agr. Ecosyst. Environ.*, **128**, 68-76.
- Fried G., S. Petit, F. Dessaint & X. Reboud, 2009b.- Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Cons.*, **142**, 238-243.
- Fried G. & X. Reboud, 2007.- Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *Ol. Corps Gras, Lipides*, **14**, 130-138.
- Keddy P.A., 1992.- Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.*, **3**, 157-164.
- Kitahara M., K. Sei & K. Fujii, 2000.- Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance analysis based on the generalist/specialist concept. *Popul. Ecol.*, **42**, 135-144.
- Jauzein P., 1995.- *Flore des champs cultivés*. INRA, Paris, 898 p.
- Jauzein P., 1998.- Bilan des espèces naturalisées en France méditerranéenne. In: VI^e symposium méditerranéen EWRS, comptes rendus, ENSAM Montpellier, 1988/05/13-15.
- Julliard R., J. Clavel, V. Devictor, F. Jiguet & D. Couvet, 2006.- Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.*, **9**, 1237-1244.
- Julve P., 1998.- Baseveg. Répertoire synonymique des unités phytosociologiques de France. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>, version 8, avril 2008.
- Lacourt J., 1977.- *Essai de synthèse sur les syntaxons commensaux des cultures d'Europe*. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris Sud, Centre d'Orsay, 149 p.
- Lavorel S. & E. Garnier, 2002.- Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, **16**, 545-556.
- Le Maignan I., 1981.- *Contribution à l'étude des groupements de mauvaises herbes des cultures françaises. Aspects synsystématiques et biologiques*. Thèse de de 3^e cycle, Université de Paris-Sud, Orsay, 2 vol., 4-103-70 p.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2009.- <http://www.millenniumecosystem.org>, consulté en 2009.
- Montégut J., 1997.- Évolution et régression des messicoles. In: *Faut-il sauver les mauvaises herbes ? Actes du colloque de Gap, 9-12 juin 1993*. J.P. Dalmas (ed.), Conservatoire botanique national de Gap-Charance, 11-32.
- Quantin A., 1946.- Les groupements messicoles de la Bourgogne méridionale. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **93**, 385-387.
- Quantin A., 1947.- Les associations végétales des cultures sarclées en Bourgogne méridionale. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **94**, 320-323.
- Schubert R., W. Hilbig & S. Klotz, 2001.- *Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Spektrum. Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 472 p.
- Stoate C., N.D. Boatman, R.J. Borralho, C. Rio Carvalho, G.R. de Snoo & P. Eden, 2001.- Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manag.*, **63**, 337-365.
- Thimonier A., J.L. Dupouey, F. Bost & M. Becker, 1994.- Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in northeast France. *New Phytol.*, **126**, 533-539.
- Weiher E., A. van der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier & O. Eriksson, 1999.- Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.*, **10**, 609-620.