



HAL
open science

Gestion territoriale des adventices : effets des propriétés du paysage sur les communautés adventices et sur leur régulation par les carabidae

Sandrine Petit, Sarah Labruyère, Aude Trichard, Benoit Ricci, David Bohan

► To cite this version:

Sandrine Petit, Sarah Labruyère, Aude Trichard, Benoit Ricci, David Bohan. Gestion territoriale des adventices : effets des propriétés du paysage sur les communautés adventices et sur leur régulation par les carabidae. *Innovations Agronomiques*, 2015, 43, pp.71-82. hal-02637124

HAL Id: hal-02637124

<https://hal.inrae.fr/hal-02637124v1>

Submitted on 27 May 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Gestion territoriale des adventices : effets des propriétés du paysage sur les communautés adventices et sur leur régulation par les carabidae

Petit S.¹, Labruyere S.¹, Trichard A.^{1,2}, Ricci B.¹, Bohan D.A.¹

¹ INRA UMR1347 Agroécologie, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France

² DRAAF Bourgogne, 4 bis rue Hoche, BP 87865, F-21078 Dijon Cedex, France

Correspondance : sandrine.petit2@dijon.inra.fr

Résumé

La gestion des territoires est un levier potentiel pour la gestion des bio-agresseurs et de la biodiversité des agro-écosystèmes. Nous proposons ici un état des connaissances sur les effets du paysage sur les adventices de culture. Nous traitons d'abord des effets directs de l'organisation des paysages sur la richesse et les niveaux d'infestation en adventices. Nous analysons ensuite les effets des propriétés du paysage sur les carabes, prédateur de graines contribuant à la régulation biologique des adventices. Notre analyse montre que (i) le paysage affecte la richesse et la composition des communautés d'adventices et de carabes, les paysages hétérogènes abritant des communautés plus diversifiées, (ii) les abondances totales de ces deux groupes semblent peu affectées par le paysage et (iii) l'intensité de la prédation de graines dépend du contexte paysager mais cet effet dépend de l'identité des espèces prédatrices. Ces résultats suggèrent que des paysages agricoles hétérogènes permettent le maintien d'une biodiversité plus importante sans pour autant accentuer les niveaux d'infestation adventices ; de plus, en abritant des communautés de carabes diversifiées, ces paysages hétérogènes pourraient autoriser la provision de services plus stables dans le temps et plus nombreux, notamment la régulation de plusieurs types de bio-agresseurs de culture.

Mots-clés : Hétérogénéité, richesse spécifique, abondance, granivorie

Abstract: Landscape-scale management of arable weeds and weed-seed predators

Landscape-scale management is known to affect pest and biodiversity levels in agroecosystems. Here, we focus on the landscape drivers of arable weeds, first by reviewing evidence of direct landscape effects on weed species richness and abundance and then by analyzing current knowledge on landscape effects on carabids, which are well-known weed seed predators that contribute to the biological regulation of weeds. Our analysis shows that (i) heterogeneous landscapes usually harbor higher species richness and more diversified communities than simple ones, (ii) total weed and carabid abundances appear seldomly affected by the landscape context of arable fields and (iii) weed seed predation in fields is affected by the surrounding landscape but this effect depends on the identity of weed seed predators. These results suggest that heterogeneous landscapes enhance biodiversity without necessarily promoting pest levels; in addition, because they harbour more diversified carabid communities, these heterogeneous landscapes are likely to deliver more stable and diversified services to agriculture, notably the regulation of various pest types.

Keywords: Heterogeneity, species richness, abundance, granivory

Introduction

La réduction de la dépendance aux herbicides est un enjeu sociétal fort et d'actualité, l'utilisation récurrente de phytosanitaires ayant un impact environnemental de moins en moins acceptable, notamment sur la qualité de l'eau et des sols. La lutte chimique contribue également au déclin de la biodiversité des agro-écosystèmes, directement sur les adventices de cultures mais aussi indirectement sur les organismes qui dépendent des adventices. La plante, la fleur et les semences des adventices sont en effet une ressource trophique pour de nombreuses espèces de micromammifères, d'oiseaux et d'insectes, dont des pollinisateurs (Marshall et al., 2003). Malgré ces constats, la gestion des adventices repose encore aujourd'hui principalement sur la lutte chimique. Cette dépendance s'explique par la large gamme d'herbicides disponibles, leur facilité d'utilisation et, malgré une augmentation des cas de résistances, leur efficacité sur la quasi-totalité des espèces adventices. En parallèle, les connaissances actuelles n'offrent pas encore forcément de solutions génériques alternatives à la lutte chimique pour gérer la flore adventice de façon à minimiser les pertes de rendements.

Le contexte d'une nécessaire réduction de l'utilisation d'herbicides a néanmoins stimulé un certain nombre de recherches en France, notamment celles menées dans le cadre du projet ANR ADVHERB '*Gestion agro-écologique de la flore adventice dans des systèmes à bas niveaux d'herbicides*'. L'objectif du projet était d'identifier de nouveaux systèmes de culture permettant de gérer les adventices, de maintenir le caractère productif des cultures et, pourquoi pas, d'offrir une plus-value environnementale en termes de services écologiques ou de maintien de la biodiversité. Globalement, les résultats de ce projet¹ indiquent qu'au niveau de la parcelle agricole, les systèmes de production intégrée économes en herbicides et basés sur la diversification des rotations et l'utilisation de leviers de gestion agronomique alternatifs aux herbicides représentent le compromis le plus intéressant en termes de durabilité économique, sociale et environnementale. Ces systèmes intégrés permettent également un contrôle des infestations d'adventices tout en ayant potentiellement un effet positif sur la biodiversité d'adventices.

Le second volet des recherches du projet portait sur l'évaluation du potentiel de l'organisation dans l'espace et dans le temps des territoires agricoles comme levier potentiel dans la gestion des adventices, en termes de niveau d'infestation et de biodiversité. Cette organisation se réfère à l'agencement spatio-temporel des systèmes de cultures et des habitats semi-naturels dans le paysage, l'hypothèse étant que cette organisation peut impacter la biodiversité et l'abondance des espèces dans les parcelles cultivées (Tscharnke et al., 2012). De façon traditionnelle, les malherbologues se sont exclusivement focalisés sur l'impact de la gestion parcellaire sur le risque d'infestation adventice. Mais ces espèces sont susceptibles de se disperser à une échelle supérieure à celle des parcelles, ce qui suggère qu'une gestion intégrée au niveau du paysage pourrait être complémentaire de la gestion parcellaire. De plus, l'émergence de nouvelles problématiques de gestion - par exemple l'expansion géographique de la résistance aux herbicides à l'échelle de territoires (Dauer, 2009) - conduit aujourd'hui à élargir les échelles d'analyse. D'autre part, les communautés adventices sont en interaction avec de nombreuses autres espèces ou communautés de l'agroécosystème (Petit et al., 2011). Certaines de ces interactions ont pour effet potentiel une régulation naturelle de l'abondance des adventices. Parmi ces interactions, la prédation des graines suscite un intérêt croissant car les quantités consommées par les prédateurs présents dans les parcelles suggèrent que ce processus pourrait contribuer au contrôle naturel des adventices (Westerman et al., 2006). Là encore, l'organisation spatiale et temporelle des territoires agricoles pourrait représenter un levier de gestion intéressant pour maximiser l'abondance des consommateurs de graines et l'intensité de la prédation des adventices dans les parcelles cultivées.

¹ Le détail des résultats est disponible dans un volume précédent de la revue (Petit et al., 2013a)

Dans ce papier, nous présentons l'état des connaissances sur le rôle des propriétés du paysage agricole sur la flore adventice. Nous traitons d'abord de la question des effets directs de l'organisation des paysages sur la biodiversité et les niveaux d'infestation en adventices. Nous analysons ensuite les connaissances sur l'impact indirect des propriétés du paysage sur les adventices, par le biais des effets de ces propriétés sur les organismes qui contribuent à la régulation biologique naturelle des adventices. Cette synthèse des connaissances alimente une discussion sur la contribution potentielle de la gestion des territoires à la mutation vers une agriculture minimisant sa dépendance aux phytosanitaires.

1. Mesurer un paysage pour comprendre la diversité biologique et les processus de régulation

L'écologie du paysage est une discipline qui a émergé il y a presque 30 ans et qui s'attache à étudier comment les propriétés d'un paysage influencent les processus écologiques qui s'y déroulent. Ces propriétés du paysage peuvent être quantifiées par l'utilisation d'indicateurs dont on sait qu'ils sont pertinents pour de nombreux processus écologiques. Il s'agit essentiellement de descripteurs de composition - c'est-à-dire la proportion de surface du paysage occupée par un type d'occupation du sol - et de descripteurs de structure - c'est-à-dire comment ces types d'occupation du sol sont agencés dans l'espace. De ces descripteurs de base découlent un certain nombre d'indicateurs, notamment la connectivité qui mesure le degré de continuité spatiale d'un type d'occupation du sol à travers le paysage et l'hétérogénéité, qui mesure le degré de complexité du paysage, à la fois en terme de structure et de composition (Figure 1).

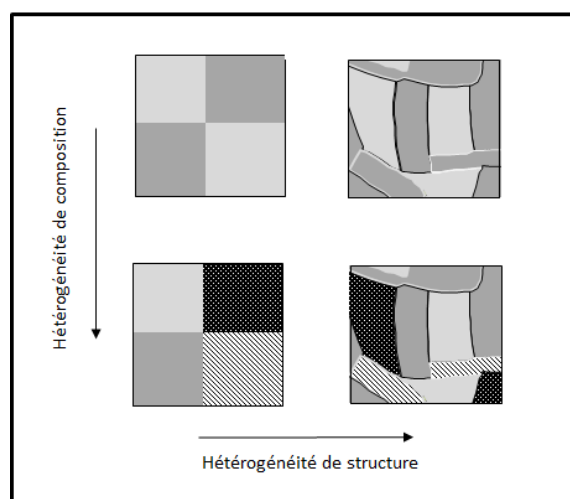


Figure 1 : L'hétérogénéité du paysage est fonction de l'hétérogénéité de composition (nombre de types d'occupation du sol différenciés) et de l'hétérogénéité de structure (nombre, taille et forme des éléments présents dans le paysage). Modifié d'après Fahrig et al., 2011.

Dans les paysages agricoles, l'hétérogénéité apparaît comme une propriété clé pour le maintien de la biodiversité (Benton et al., 2003). Cette hétérogénéité des mosaïques agricoles peut se décrire en utilisant différents degrés de résolution thématique (c'est-à-dire en catégorisant les occupations du sol de manière plus ou moins détaillée) ; le choix dépend du processus écologique que l'on cherche à expliquer. A un niveau assez grossier, le calcul d'hétérogénéité peut se baser sur des grandes classes d'occupation du sol, par exemple milieux cultivés, milieux semi-naturels, urbain. Si un même type d'occupation du sol a des fonctions écologiques différentes en fonction de son usage, il peut être nécessaire de les différencier, par exemple prairies de fauche permettant la nidification d'oiseaux menacés vs. prairies pâturées qui ne le permettent pas (Sabatier et al., 2014). De la même façon, on peut différencier les types de cultures annuelles, par exemple si certaines sont un habitat pour un ravageur alors que les autres ne le sont pas (Veres et al., 2013). Il peut aussi être pertinent de différencier les variétés d'une même culture ; c'est par exemple le cas dans les études sur la propagation de maladies du blé dans le paysage, chaque variété de blé présentant une résistance donnée (Hossard et al., 2010). Pour certains organismes, il est pertinent de représenter le paysage des

pratiques agricoles, c'est-à-dire une cartographie des types et de l'intensité des pratiques qui les influencent. Ainsi, pour les adventices, l'importance de la prise en compte de la pression phytosanitaire herbicide dans les parcelles voisines pour expliquer localement la présence ou l'absence des espèces a été démontrée (Alignier et al., 2013). Ces exemples soulignent l'importance de représenter l'espace d'une façon qui soit fonctionnelle pour l'organisme que l'on considère de façon à pouvoir rendre compte de l'hétérogénéité qui est perçue par cet organisme – on parle alors d'hétérogénéité fonctionnelle (Fahrig et al., 2011). Cette tâche est souvent loin d'être triviale ; dans de nombreux cas, un organisme détecte et répond à des hétérogénéités qui sont difficiles, voire impossibles à détecter par l'humain – on parle alors d'hétérogénéité cachée (Vasseur et al., 2014).

Au-delà de ces différentes façons de quantifier l'hétérogénéité du paysage dans l'espace, il est important de noter que l'une des spécificités de l'agroécosystème est sa nature extrêmement dynamique, notamment du fait des successions culturales. Cette hétérogénéité temporelle a des implications importantes pour les organismes qui y vivent et les processus écologiques comme la régulation biologique. Les organismes doivent en effet être adaptés à cette mosaïque changeante, soit en disposant de mécanismes de dispersion dans l'espace (mobilité des individus) ou de dispersion dans le temps (longévité des semences adventices dans le stock semencier).

2. Les effets 'directs' du paysage sur la flore adventice

Si la gestion agricole parcellaire reste un déterminant fort de la flore adventice locale, on reconnaît aujourd'hui que les espèces adventices ne sont pas isolées dans des parcelles indépendantes et qu'il existe des flux importants de graines et de pollen dans le paysage agricole. Par exemple, une proportion importante de vulpins résistants aux herbicides est observée dans des parcelles conduites en agriculture biologique depuis plusieurs années, ce qui suggère des flux de gènes importants entre ces parcelles et des parcelles d'agriculture conventionnelle (Délye et al., 2010). On démontre aussi qu'il n'y a pas de correspondance spatiale nette entre la parcelle (unité de gestion avec historique unique de pratiques sur plusieurs années) et la communauté adventice qui s'y trouve (Alignier et Petit, 2012). Ainsi deux communautés adventices localisées dans deux parcelles proches l'une de l'autre peuvent être plus similaires entre elles que deux communautés observées dans deux quadrats situés dans une même parcelle. Cette similarité s'explique soit par des processus de dispersion de graines entre localités voisines, soit par des variables environnementales importantes pour les adventices (pH ou humidité du sol) dont la distribution spatiale ne suit pas forcément le parcellaire agricole.

Une revue de la littérature sur la dispersion des graines d'adventices suggère qu'elle résulte de processus naturels mais qu'elle semble aussi fortement liée aux activités agricoles que ce soit en termes d'échanges entre la parcelle et sa bordure (Cordeau et al., 2012) ou entre différentes parcelles via la circulation d'engins agricoles au sein ou entre exploitations (Petit et al., 2012). En conséquence, la distribution de l'occupation du sol dans le territoire module les échanges d'adventices entre les différentes parcelles agricoles. L'intensité de ces échanges influence ainsi la diffusion d'espèces ou de gènes, parfois indésirables tels que l'Ambroisie (*Ambrosia artemisiifolia*, adventice ubiquiste au pollen fortement allergisant) ou les gènes de résistance aux herbicides. Par contre, même si la longévité de certaines graines dans le sol est importante (dispersion dans le temps), ces flux dans l'espace peuvent être souhaitables pour permettre la recolonisation et le maintien dans le paysage d'espèces peu nuisibles à la production et intéressantes pour la biodiversité agricole.

De fait, depuis 2003, de nombreuses études ont cherché à quantifier comment le contexte paysager des parcelles agricoles, sur des rayons variant de 250 m à 2 km, influence le nombre d'espèces d'adventices dans la parcelle. Le Web of Science recense 29 publications et quelques 36 analyses sur la question entre 2003 et 2014 (Figure 1). L'analyse détaillée de ces études indique que la richesse en adventices tend à être plus importante dans des paysages contenant une grande diversité d'habitats et une forte proportion de cultures en agriculture biologique. A l'inverse, la flore adventice des parcelles

situées dans des paysages dominés par des parcelles de cultures annuelles de grande taille est appauvrie. On note aussi surtout que ces effets du paysage ne sont pas systématiquement détectés, surtout en ce qui concerne l'effet de la composition du paysage, c'est-à-dire la proportion de cultures annuelles et la diversité des habitats. Il est probable que les effets du paysage soient dans ce cas masqués par un effet prépondérant d'une gestion parcellaire très intensive (ainsi les espèces adventices qui seraient dans un paysage 'propice' ne peuvent se maintenir dans la parcelle) ou bien que les paysages comparés dans ces études ne soient pas suffisamment contrastés en termes de contextes paysagers. Enfin, il est à noter que peu d'études se sont intéressées aux effets du paysage sur l'abondance totale en adventices dans la parcelle alors qu'en termes de gestion des paysages agricoles il semble pourtant crucial de déterminer si certaines propriétés du paysage pourraient contribuer à réduire les risques d'infestation. Sur les huit études recensées, sept n'ont détecté aucun effet du paysage sur l'abondance. La huitième étude montre que les abondances sont plus faibles dans les paysages où les parcelles sont les plus grandes mais ceci pourrait être lié au fait que les parcelles de grande taille sont souvent gérées de façon plus intensive. Ces résultats suggèrent que si le paysage peut potentiellement augmenter le nombre d'espèces arrivant dans une parcelle donnée, l'abondance des espèces va être majoritairement tributaire de la gestion agricole parcellaire. Richesse et abondance ne semblant pas être affectées par le même type de facteur, on peut donc imaginer des stratégies de gestion cohérentes entre niveau parcellaire et paysager et qui optimiseraient la richesse en adventices, importante au maintien de nombreux services agro-écologiques sans pour autant augmenter le niveau global d'infestation des parcelles.

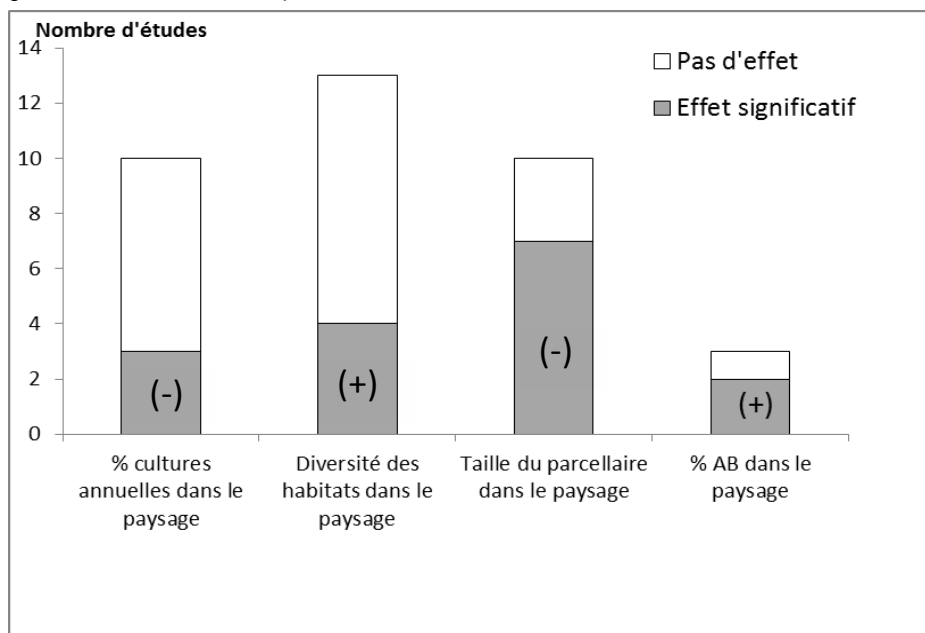


Figure 2 : Synthèse des résultats montrant l'effet de 4 variables décrivant la composition, la structure et la gestion du paysage autour des parcelles sur le nombre d'espèces adventices trouvées dans la parcelle. (-) effet négatif de la variable et (+) effet positif de la variable sur le nombre d'espèces (source = les 29 articles recensés entre 2003 et 2014 dans des revues scientifiques internationales indexées dans le Web of Science ; les études ont été menées principalement en Europe et dans des parcelles en céréales d'hiver).

3. Les effets 'indirects' du paysage : interactions entre adventices et autres communautés de l'agroécosystème

La flore adventice est composée essentiellement d'espèces annuelles produisant d'importantes quantités de graines qui réalimentent le stock semencier chaque année. Les observations en champ révèlent que ces graines sont consommées par beaucoup d'organismes. Parmi les principaux, des oiseaux de milieux ouverts en période hivernale, par exemple l'Alouette des champs, différents

rongeurs, et de nombreux insectes généralement au printemps et été. On peut citer les fourmis moissonneuses, abondantes dans les champs de céréales en milieu méditerranéen, certaines espèces de criquets et de nombreuses espèces de coléoptères carabidés (*Adephaga*, *Carabidae*) qui sont souvent les principaux invertébrés consommateurs de graines d'adventices en milieu tempéré.

1.1 La prédation des graines d'adventices par les carabes

On compte en France environ 1000 espèces de carabidés qui occupent des habitats variés. Les adultes vivent en surface du sol où ils sont actifs entre mars à octobre, chaque espèce ayant une période d'activité spécifique en fonction de la date d'émergence des adultes. Ils passent l'hiver enterrés dans le sol, sous forme de larve ou d'adulte suivant leur période de reproduction (automne ou printemps). Les carabidés des agrosystèmes ont sans doute été moins étudiés que ceux plus emblématiques des milieux forestiers comme les grandes espèces colorées du genre *Carabus*. Néanmoins, il existe aujourd'hui un corpus de connaissances sur les espèces qui occupent les champs cultivés, pendant au moins une partie de leur cycle de vie (Thiele, 1977 ; Holland, 2002). Les carabidés sont considérés comme des prédateurs généralistes, polyphages et on différencie classiquement trois guildes trophiques (carnivores, omnivores, phytophages) sur la base du régime alimentaire des adultes (Lövei et Sunderland, 1996 ; Brooks et al., 2012). Ce spectre de proies font des carabidés une composante majeure de la gestion intégrée des bioagresseurs : adventices mais également pucerons, limaces, et espèces ravageurs de diptères, coléoptères et lépidoptères (Kromp, 1999).

La prédation des adventices par les carabidés est un processus générique observé dans toutes les parcelles agricoles du printemps à l'automne. Cette prédation est préférentielle, c'est-à-dire que certaines adventices sont très consommées tandis que d'autres le sont peu, ceci pour différentes raisons : taille, épaisseur des téguments, toxicité, valeur alimentaire (Hulme, 1998). Une conséquence plausible de ces 'préférences' est que certaines adventices seront plus affectées que d'autres dans leur démographie, ce qui engendrerait une modification de la composition de la communauté adventice en place. La prédation est épisodique; elle a lieu de façon brève et intense quand les graines tombent de la plante mère, c'est-à-dire avant un enfouissement qui les rendra indisponibles pour les prédateurs. Les carabes prélèvent ainsi une part de la pluie de graines avant que celles-ci n'intègrent le stock semencier du sol. Sur la base d'une dizaine d'études menées en Europe et aux Etats-Unis qui fournissent des mesures de prédation répétées au champ, on estime que le taux de perte de graines lié à la prédation est d'environ 50% (Davis et al., 2011). Une étude récente menée sur plus de 250 parcelles à l'échelle de la Grande Bretagne (Bohan et al., 2011) suggère bien un impact important des carabidés consommateurs de graines sur la dynamique de population des adventices : plus on observe de carabes dans un champ, plus la quantité de graines qui intègre le stock semencier du sol d'une année sur l'autre est faible. Ce signal est robuste et existe dans les différents types de culture, sous différents itinéraires techniques et dans toutes les régions étudiées.

Au champ, la quantité de graines consommée est généralement positivement corrélée à l'abondance de carabes potentiellement consommateurs de graines, c'est à dire les granivores et omnivores. L'affinité particulière des granivores pour les adventices peut être mise en évidence par des tests en laboratoire : un individu granivore consomme de 5 à 10 fois plus de graines qu'un individu omnivore, par exemple plus de 25 graines par jour chez le granivore *Harpalus rufipes* contre 2 graines par jour chez l'omnivore *Poecilus cupreus* (Petit et al., 2014). Néanmoins, les omnivores étant souvent beaucoup plus abondants au champ que les granivores, les individus omnivores contribuent également très substantiellement à la prédation des adventices. Des études plus détaillées semblent indiquer que les relations carabes-prédation peuvent être assez complexes, comme le montrent les résultats d'une de nos études présentés dans la Figure 3. On y observe que les guildes trophiques de carabes impliqués dans la prédation sont en fait susceptibles de changer au cours de la saison, probablement en fonction de la disponibilité de proies alternatives en ce qui concerne les omnivores. De même, les guildes trophiques de carabes vont être plus ou moins sensibles à certaines pratiques agricoles ou

interventions. Ainsi, les carabes granivores disparaissent de la parcelle en semis direct après la moisson du blé alors que les carabes omnivores y demeurent. Des outils de biologie moléculaire sont actuellement en cours de développement pour analyser les contenus stomacaux des carabidés afin de confirmer l'identité de leurs proies (Sheppard et Harwood, 2005). Ce type d'analyses permettra d'identifier quelles espèces de carabes contribuent le plus à la prédation des graines adventices et notamment à la prédation des espèces adventices fortement compétitives avec les cultures.

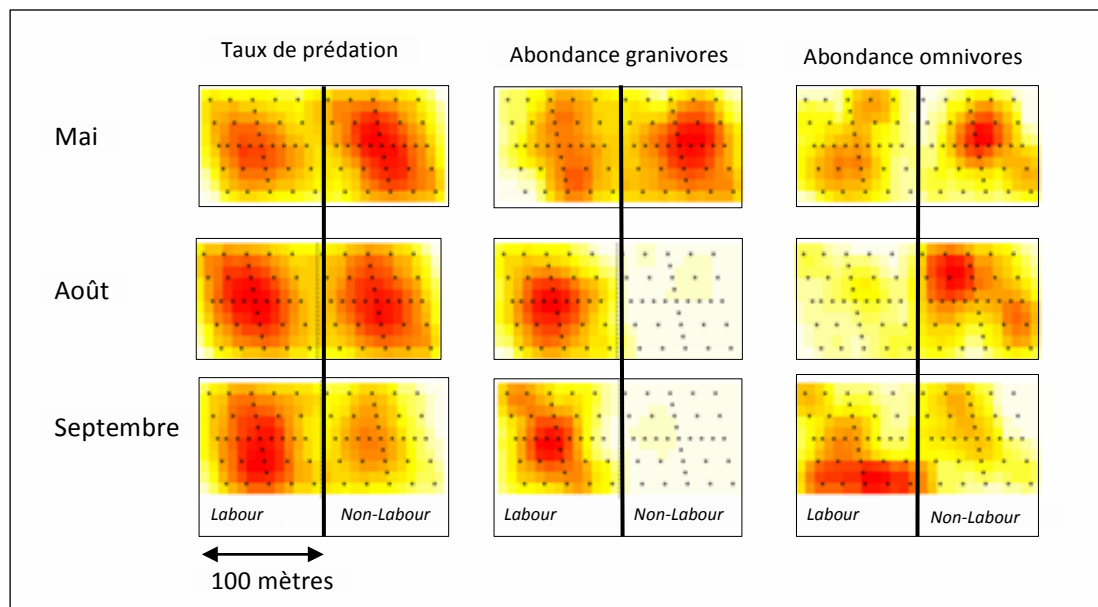


Figure 3: Taux de prédation de graines de Capselle, abondance de carabes granivores et omnivores (valeurs faibles en jaune pâle à fortes en rouge) au cours du temps dans deux parcelles de blé adjacentes, à gauche avec labour et à droite en semis direct sous couvert. En mai, la prédation dans le labour et le non-labour est liée à la fois aux granivores et aux omnivores ; en août la prédation en labour est essentiellement liée aux granivores qui ont quitté la parcelle en non-labour alors que la prédation en non-labour, toujours importante, est liée aux omnivores ; en Septembre, la prédation est plus importante en labour et est en lien avec l'abondance de granivores et omnivores alors qu'en non-labour, la prédation est faible et liée à la présence de quelques omnivores (d'après Trichard et al., 2014).

Même si l'entière complexité des interactions trophiques n'est pas encore totalement comprise aujourd'hui, il apparaît clairement que la présence et l'abondance des différentes espèces de carabes vont affecter le niveau de prédation d'adventices dans la parcelle. Cette composition des communautés de carabes est elle-même tributaire de facteurs locaux et paysagers.

1.2 Effet du paysage sur les communautés de carabes

Les carabes perçoivent le paysage agricole comme une mosaïque d'habitats dont la nature et la qualité vont leur être plus ou moins favorables. Ils sont généralement amenés à se déplacer entre différentes parcelles agricoles ou entre milieux semi-naturels (prairies permanentes, bandes enherbées,...) et parcelles agricoles au cours de leur période d'activité. Certaines espèces possèdent des ailes fonctionnelles et vont pouvoir voler sur des distances de plusieurs kilomètres (genre *Amara*) ; d'autres espèces sont aptères ou ont des ailes non fonctionnelles et se déplacent par la marche sur quelques dizaines à centaines de mètres au cours de leur période d'activité. Enfin, il existe des espèces dimorphiques, avec une partie des individus possédant des ailes fonctionnelles et d'autres non (Matalin, 2003).

Dans la parcelle cultivée, les déterminants de la qualité des habitats pour une espèce donnée peuvent être variés. Le microclimat, les caractéristiques du sol et notamment son humidité, le couvert de végétation vont affecter la composition des communautés. Le type de culture implantée et les pratiques

agricoles associées (régime et profondeur de travail du sol, traitements phytosanitaires) sont également des facteurs importants (revue de Kromp, 1999) avec généralement une abondance et une diversité de carabes plus élevées dans les systèmes moins intensifs (Maisonhaute et al., 2010). La disponibilité en ressources alimentaires dans la parcelle, qui varie au cours de la saison, semble également être un déterminant important de la présence et de l'abondance des différentes espèces (Bohan et al., 2011 ; Dhiel et al., 2012).

Au-delà du périmètre de la parcelle cultivée, la présence d'habitats semi-naturels favorables augmente la richesse spécifique dans la parcelle (Landis et al., 2000). Ces habitats de bordure (haies, bandes herbacées, bandes fleuries) peuvent fournir des ressources alimentaires supplémentaires et/ou des abris face aux perturbations liées aux interventions agricoles dans la parcelle cultivée (Holland et Fahrig, 2000; Woodcock et al., 2010). Si certaines espèces accomplissent la totalité de leur développement dans la culture (espèce A, Figure 4), les perturbations et les conditions hivernales dans les cultures sont impropres à la survie d'autres espèces pour qui les cultures représentent un habitat éphémère, favorable uniquement pendant la période de croissance de la culture. Les habitats de bordure fournissent alors des sites pour l'hivernation et/ou la ponte (Wissinger, 1997). Ce schéma de fonctionnement est appelé recolonisation cyclique (espèce B, Figure 4). Au printemps, les carabes ayant hiverné dans les milieux semi-naturels adjacents aux cultures colonisent les parcelles cultivées, y circulent pour s'alimenter et se reproduire. Après la récolte, ils reviennent dans les bordures des cultures pour hiverner ou pondre des œufs et les formes hivernantes (adultes ou larves) y survivent jusqu'à la mise en place de la culture suivante. De même que les bordures, les prairies environnant les cultures annuelles peuvent offrir des ressources alimentaires supplémentaires et des sites refuges à certaines espèces, notamment les phytophages (Purtauf et al., 2005a).

De nombreuses espèces de carabes utilisent plusieurs types d'habitat pour boucler leur cycle et sont relativement mobiles. Ceci explique que les propriétés de composition et de configuration du paysage entourant les parcelles cultivées affectent les communautés de la parcelle centrale. Cet effet du paysage est notable sur des étendues spatiales variant de 200 m à 1 km de rayon autour de la parcelle. A ces échelles, de nombreuses études menées dans différents pays et contextes paysagers ont montré un effet positif global de l'hétérogénéité du paysage, et notamment la proportion d'habitat semi-naturels et d'habitats de bordure, sur le nombre d'espèces (voir par exemple Aviron et al., 2005). La réponse des espèces de carabes aux variables paysagères va varier en fonction des paysages étudiés mais aussi des caractéristiques des espèces de carabes qui dominent les communautés. Plusieurs études montrent que la réponse des carabes au paysage dépend du groupe trophique (Purtauf et al., 2005b ; Vanbergen et al., 2010). Les espèces phytophages semblent plus sensibles à leur environnement local, notamment la quantité de ressources alimentaires, alors que les carnivores sont plus sensibles à la composition du paysage (Purtauf et al., 2005b). D'autre part, les espèces très mobiles réagissent plus fortement aux caractéristiques du paysage environnant que les groupes ayant une mobilité limitée (Thies et al., 2003) tandis que les espèces peu mobiles sont sensibles au degré de connectivité entre habitats. Enfin, pour les carabes à recolonisation cyclique, les espèces se reproduisant au printemps (hivernant à l'âge adulte) bénéficieraient davantage d'un paysage environnant diversifié que des reproducteurs d'automne (Purtauf et al., 2005b). On voit donc que pour les carabes occupant les milieux cultivés, la réponse d'une espèce particulière va dépendre de plusieurs de ses traits biologiques et de facteurs extérieurs, à la fois locaux et paysagers.

Les effets du paysage sur l'abondance totale des carabes est beaucoup moins tranchée, c'est-à-dire que si l'hétérogénéité du paysage impacte positivement le nombre d'espèces, cela ne se traduit pas forcément par une abondance totale accrue. Dans certains cas, on observe même une abondance totale plus importante dans des paysages simplifiés (voir par exemple Woodcock et al., 2010). Ce manque de réponse semblerait indiquer que les quelques espèces qui se maintiennent dans les paysages à faible hétérogénéité sont bien adaptées à la plupart des pratiques agricoles et que leur abondance se trouve accrue et compense ainsi en densité la perte locale des autres espèces. Parmi

ces espèces, on trouve de nombreux omnivores, caractérisés par une capacité opportuniste et plastique à se nourrir de différentes ressources, ce qui explique leur dominance numérique dans les communautés de carabes des milieux cultivés.

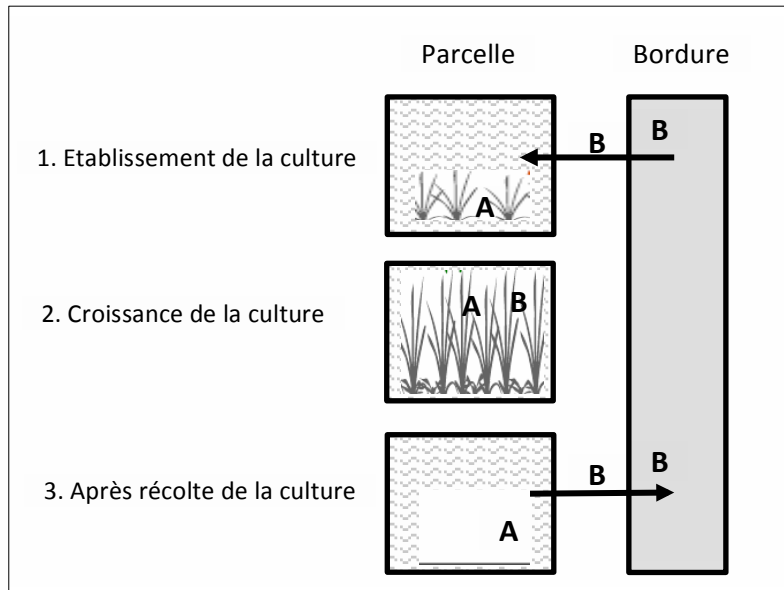


Figure 4 : L'espèce A passe l'ensemble de son cycle dans la parcelle cultivée alors que l'espèce B hiverne dans la bordure et occupe la parcelle uniquement pendant la croissance de la culture (recolonisation cyclique).

1.3 Paysage et niveau de régulation des adventices par les carabes

La mise en place de bandes enherbées ou de 'beetle banks' peut avoir un impact positif sur l'intensité de la prédation par les carabes dans le champ (Frank et Shrewsbury, 2004) en améliorant la continuité entre habitats semi-naturels et milieux cultivés et ainsi les possibilités de pénétration puis de prospection par les carabidés au sein des parcelles. La nature de la parcelle adjacente peut également expliquer des variations d'intensité de prédation (Booman et al., 2009). L'effet des propriétés du paysage environnant les parcelles cultivées sur les taux de prédation d'adventices dans ces parcelles a fait l'objet de quatre études seulement à ce jour. Menalled et al. (2000) montrent que la prédation est plus importante dans des paysages complexes riches en habitats semi-naturels. Nous avons aussi montré un effet positif de l'hétérogénéité du paysage et de la présence de prairies dans un rayon d'un kilomètre autour des parcelles sur la prédation (Trichard et al., 2013). Dans ce cas, le taux de prédation a pu être relié à la diversité (nombre d'espèces et abondances respectives) de carabes granivores. En Allemagne, un effet positif similaire a été détecté pour des parcelles conduites en agriculture biologique (Fisher et al., 2011). Par contre, pour des parcelles conduites en agriculture conventionnelle, on détecte un signal inverse, c'est-à-dire qu'une prédation plus importante est observée dans des paysages simplifiés. Finalement, en Suède, il a été montré que le taux de prédation d'adventices par les carabidés est similaire en agriculture biologique et conventionnelle, avec des taux qui augmentent parallèlement à la superficie du paysage occupée par des cultures annuelles (Jonason et al., 2013). Dans ce dernier cas, la prédation d'adventices a pu être associée à des espèces de carabes omnivores très généralistes et hyper-abondantes, notamment *Pterostichus melanarius*. Par contre, la diversité en carabes était moins importante dans les paysages dominés par les cultures annuelles.

Ces différentes études semblent donc indiquer que l'intensité de la prédation varie en fonction du contexte paysager des parcelles mais que cet effet dépend de l'identité des carabes impliqués dans la prédation. Aussi, comme vu précédemment, si les paysages simplifiés abritent généralement des communautés de carabes peu diversifiées, et donc potentiellement moins d'espèces différentes se nourrissant de graines, ces paysages simplifiés peuvent aussi permettre à des espèces omnivores très généralistes de devenir très abondantes ; si ces espèces se nourrissent en partie de graines, la prédation peut devenir plus importante dans des paysages simples et intensifs que dans des paysages

diversifiés. Dans ce cas, la prédation de graines ne dépend que de la présence d'une ou deux espèces ce qui peut apparaître comme risqué si ces espèces venaient à décliner.

Conclusions

La gestion des territoires est identifiée comme un levier potentiel important pour la gestion des bio-agresseurs de cultures et pour la biodiversité des agro-écosystèmes. Nous montrons ici que les propriétés du paysage peuvent avoir une influence directe et indirecte sur la flore adventice des parcelles cultivées. Le premier constat est que le maintien de l'hétérogénéité dans le paysage agricole est généralement synonyme du maintien de la richesse en espèces. Cette richesse en espèces est importante, notamment parce qu'elle garantit la provision stable de fonctions et services écologiques diversifiés dans l'agroécosystème. Le deuxième élément issu de cet état des lieux est que si les propriétés du paysage affectent la composition des communautés, on détecte peu d'effets sur les abondances totales, pour des raisons sans doute différentes. Dans le cas de la flore adventice, on détecte plutôt un effet de la gestion parcellaire, ce qui reflète en partie le fait que les pratiques de gestion mises en place sont une réponse aux densités d'adventices observées dans la parcelle. Dans le cas des carabes, les paysages peu diversifiés semblent autoriser la prolifération d'espèces plastiques hyper-adaptées aux perturbations agricoles et peu dépendantes de la présence d'éléments non-cultivés dans le paysage. Enfin, il apparaît que le contexte paysager des parcelles influence l'intensité des processus de régulation biologique dans la parcelle cultivée. Cet effet peut dépendre de l'identité des espèces qui portent le service de régulation ; néanmoins, on peut s'attendre à une provision de services plus stable dans le temps et plus diversifiée - par exemple prédation d'adventices, de pucerons et de limaces - si la communauté de prédateurs est diversifiée.

Remerciements: Les recherches présentées ont été menées dans le cadre de l'ANR-STRA-08-02 Advherb 'gestion agroécologique de la flore adventice' ainsi que dans l'ANR-12-AGRO-0006 'Viabilité d'une gestion écologique renforcée de la santé des plantes dans les paysages agricoles'. Les thèses de Aude Trichard et Sarah Labruyère ont été financées respectivement par le Ministère de l'Agriculture et le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

Références bibliographiques

- Alignier A., Petit S., 2012. Factors shaping the spatial variation of weed communities across a landscape mosaic. *Weed Res.* 52, 402–410.
- Alignier A., Ricci B., Petit S., 2013. Identifying the relevant spatial and temporal scales in plant species occurrence models: The case of arable weeds in landscape mosaic of crops. *Ecological Complexity* 15, 17-25
- Aviron S., Burel F., Baudry J., Schermann N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 205–217.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182-188.
- Bohan D.A., Boursault A., Brooks D.R., Petit S., 2011. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* 48, 888-898.
- Booman G.C., Lateral P., Comparatore V., Murillo N. 2009. Post- dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment, *Agric. Ecosyst. Environ.* 129, 277–285.
- Brooks D.R., Storkey J., Clark S.J., Firbank L.G, Petit S., Woiwod P., 2012. Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology* 81, 4–13.

- Cordeau S., Petit S., Reboud X., Chauvel B., 2012. The impact of sown grass strips on the spatial distribution of weed species in adjacent field margins and arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 155, 35-40.
- Dauer J.T., Luschei E.C., Mortensen D.A., 2009. Effects of landscape composition on spread of an herbicide-resistant weed. *Land. Ecol.* 24, 735-747.
- Davis A.S., Daedlow D., Schutte B.J., Westerman P.R., 2011. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 682–890.
- Délye C., Clément J., Pernin F., Chauvel C., Le Corre V., 2010. High gene flow promotes the genetic homogeneity of arable weed populations at the landscape level. *Basic Appl. Ecol.* 11, 504-512
- Diehl E., Wolters V., Birkhofer K., 2012. Arable weeds in organically managed wheat fields foster carabid beetles by resource- and structure mediated effects. *Athropod-Plant Interactions* 6, 75-82.
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena G.M., Martin J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101-12
- Fischer C., Thies C., Tschamtk T., 2011. Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspect Plant Ecol* 13:297–303.
- Frank S.D., Shrewsbury P.M., 2004. Effect of conservation strips on the abundance and distribution of natural enemies and predation of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) on golf course fairways. *Environmental Entomology*, 33, 1662–1672.
- Holland J., Fahrig L., 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape scale analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 115–122.
- Holland J.M., 2002. *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, Hampshire, UK.
- Hossard L., Lannou C., Papaix J., Monod H., Lô-Pezler E., Souchère V., Jeuffroy M.H., 2010. Quel déploiement spatio-temporel des variétés et des itinéraires techniques pour accroître la durabilité des résistances variétales ? *Innovations Agronomiques* 8, 15-33
- Hulme P.E., 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 32–46.
- Jonason D., Smith H.G., Bengtsson J., Birkhofer K., 2013. Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera : Carabidae). *Land. Ecol.* 28, 487-494.
- Kromp B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impact and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 187–228.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Ann. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lövei G.L., Sunderland K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol* 41, 231–256.
- Maisonhaute J.E., Peres-Neto P., Lucas E., 2010. Influence of agronomic practices, local environment, and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 500–507.
- Marshall E.J.P., Brown V.K., Boatman N.D., Lutman P.J.W., Squire G.R., Ward L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Res.* 43, 77-89.
- Matalin A.V., 2003. Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologia*, 47, 311–319.
- Menalled F.D., Marino P.C., Renner K.A., Landis D.A. 2000. Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure, *Agric. Ecosyst. Environ.* 77, 193-202.
- Petit S., Boursault A., Le Guilloux M., Munier-Jolain N., Reboud X., 2011. Weeds in agricultural landscapes: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 309-317.

- Petit S., Gaba S., Colbach N., Bockstaller C., Bretagnolle V., Mézière D., Ricou C., Trichard A., Munier-Jolain N., 2013a. Gestion agro-écologique de la flore adventice dans les systèmes à bas niveau d'usage d'herbicides : le projet ADVHERB. *Innovations Agronomiques* 28, 75-86
- Petit S., Alignier A., Colbach N., Joannon A., Thenail C., 2013b. Weed dispersal by farming activities across spatial scales. *Agronomy for Sustainable Development* 33, 205-217.
- Petit S., Boursault A., Bohan D.A., 2014. Weed seed choice by carabid beetle (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* 111, 615-620.
- Purtauf T., Roschewitz I., Dauber J., Thies C., Tschamntke T., Wolters V., 2005a. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 165-174.
- Purtauf T., Dauber J., Wolters V., 2005b. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142(3), 458-464.
- Sabatier R., Teillard F., Rossing W.A.H., Doyen L., Tichit M., 2014. Trade-offs between pasture production and farmland bird conservation: exploration of options using a dynamic farm model, *Animal* 1, 1-9.
- Sheppard S.K., Harwood J.D., 2005. Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator-prey food webs. *Functional Ecology* 19, 751-762.
- Thiele H.U., 1977. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behavior. Springer-Verlag, Berlin, Germany. XVII.
- Thies C., Steffan-Dewenter I., Tschamntke, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.
- Trichard A., Alignier A., Biju-Duval L., Petit S., 2013. The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic Appl. Ecol.* 14, 235-245.
- Trichard A., Ricci B., Ducourtieux C., Petit S., 2014. The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agric. Ecosyst. Environ.* 180, 40-47.
- Tschamntke T., Tylanakis J.M., Rand T.A., Didham R.K., Fahrig L., Batary P., Bengtsson J., Clough Y., Crist T.O., Dormann C.F., Ewers R.M., Frund 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., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society* 87, 661-85.
- Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J.-M., Baudry J., 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 3-14.
- Vanbergen A.J., Woodcock B.A., Koivula M., Niemelä J., Kotze D.J., Bolger T., Golden V., Dubs F., Boulanger G., Serrano J., Lencin, J.L., Serrano A., Aguiar C., Granchamp A.C., Stofer S., Szél G., Ivits E., Adler P., Markus J., Watt A.D., 2010. Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology* 35, 226-235.
- Veres A., Petit S., Conord C., Lavigne C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 10-16.
- Westerman P.R., Liebman M., Heggenstaller A.H., Forcella F., 2006. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed losses due to predation. *Weed Science* 54, 566-574.
- Wissinger S.A., 1997. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* 10, 4-15.
- Woodcock B.A., Redhead J., Vanbergen A.J., Hulmes L., Hulmes S., Peyton J., Nowakowski M., Pywell R.F., Heard M.S., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 181-186.