HAL open science

Résistances aux herbicides : mécanismes, situation en France et bonnes pratiques

Christophe Délye, Nathalie Colbach, Valérie Le Corre

To cite this version:

Christophe Délye, Nathalie Colbach, Valérie Le Corre. Résistances aux herbicides : mécanismes, situation en France et bonnes pratiques. Innovations Agronomiques, 2020, 81, pp.33-49. 10.15454/8j8h-6610 . hal-03152155

HAL Id: hal-03152155

https://hal.inrae.fr/hal-03152155

Submitted on 1 Jun 2021

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

Innovations Agronomiques 81 (2020), 33-49

Résistances aux herbicides : mécanismes, situation en France et bonnes pratiques

Délye C.[1], Colbach N.[1], Le Corre V.[1]

[1] UMR Agroécologie, INRAE, F-21000 Dijon

Correspondance : christophe.delye@inrae.fr

Résumé

La résistance aux herbicides est le résultat de l'adaptation des adventices aux applications effectuées par l'agriculteur. Cet article décrit le processus de sélection des résistances et les deux grandes catégories de mécanismes en cause : la résistance liée à la cible de l'herbicide (RLC, qui ne concerne que des herbicides ayant le même mode d'action), et la résistance non liée à la cible (RNLC, qui peut concerner des herbicides ayant des modes d'action différents). Il fait ensuite le point sur la situation des résistances en France, où une résistance à des herbicides a été démontrée chez 23 espèces adventices à ce jour. Les pratiques permettant de réduire la vitesse de sélection des résistances ou de maintenir une efficacité du désherbage sont ensuite décrites. Elles impliquent de pratiquer un désherbage diversifié, adaptable et efficace, en privilégiant l'emploi de pratiques non chimiques en première approche. L'application d'herbicides doit idéalement se faire en associant ou en alternant des substances herbicides ayant des modes d'action différents. L'efficacité de ces recommandations est illustrée par une approche de modélisation.

Mots-clés : Adventices, Résistance aux herbicides, Inhibiteurs de l'ALS, Vulpin, Ambroisie.

Abstract : Herbicide resistance: mechanisms, situation in France and good practices

Herbicide resistance is the outcome of weed adaptation to herbicide applications made by growers. This article describes the selection process of resistance and the two main categories of mechanisms involved: resistance linked to the target of the herbicide (TSR, Target-Site-based Resistance, which only concerns herbicides with the same mode of action), and resistance not linked to the target (NTSR, Non-Target-Site-based Resistance, which can concern herbicides with different modes of action). We review the resistance situation in France, where resistance to herbicides has been demonstrated in 23 weed species to date. The practices allowing to reduce the speed of resistance selection or to maintain weed control efficacy are then described. They require a diversified, adaptable and effective weed control strategy, and must give priority to non-chemical weeding practices as a first approach.The application of herbicides should ideally be carried out by combining or alternating herbicide substances with different modes of action. The efficacy of these recommendations is illustrated by a modelling approach.

Keywords: Weeds, Herbicide resistance, ALS inhibitors, Black-grass, Ragweed.

Introduction

Confronté à une application d'herbicide inefficace, le praticien tend souvent à conclure hâtivement à la présence d'une résistance. Or un échec de traitement peut avoir d'autres causes, car plusieurs facteurs sont cruciaux pour l'efficacité de l'application. On peut citer en particulier :

- Les conditions au champ lors de l'application (particulièrement la température, l'hygrométrie, l'absence de précipitations et de vent),
- La qualité de l'application et donc du matériel d'épandage,
- Le choix de la dose appliquée et des adjuvants utilisés : pour qu'une application d'herbicide soit efficace, il faut que la quantité de la substance herbicide atteignant une adventice soit suffisante pour la tuer (notion de dose efficace). La dose efficace d'une même substance peut varier entre espèces d'adventices).
- Le stade de développement des adventices visées et leur état physiologique.

Pour les herbicides appliqués sur ou dans le sol, la rétention de la substance dans le sol et sa vitesse de dégradation sont également à prendre en compte. De ce fait, il est important de ne pas confondre résistance et manque d'efficacité. La résistance répond à une définition précise (R4P, 2020) :

- Au niveau individuel (de la plante adventice), la résistance est la capacité intrinsèque et héritable de certains individus à survivre à des concentrations d'herbicides qui tuent ou inhibent le développement d'individus sensibles de la même espèce. Cette capacité est déterminée par une ou plusieurs mutation(s) *naturelle(s)* présente(s) dans le génome des individus résistants.
- Au niveau de la population d'adventices présente dans une parcelle, la résistance est le résultat d'une évolution adaptative ayant permis la sélection, et donc l'augmentation en fréquence, des individus les moins sensibles (les plus résistants) suite à l'exercice d'une pression de sélection par les herbicides.

L'objectif de cet article est de décrire les mécanismes physiologiques en cause dans les résistances aux herbicides, de donner un aperçu de la situation des résistances en France, pour finalement décrire les pratiques permettant de minimiser le risque de sélection de résistances dans une parcelle.

1.1 Origine et mécanismes physiologiques de la résistance aux herbicides

1.1 D'où vient la résistance aux herbicides ?

Une application d'herbicide correctement effectuée permet de tuer jusqu'à plus de 99% des adventices sensibles présentes dans une parcelle. Les herbicides exercent donc une pression de sélection très forte sur les adventices. Dans une espèce ciblée par un herbicide, presque tous les individus sont sensibles. Cependant il existe des individus *naturellement* résistants. Ces individus contiennent une ou des mutations *naturelles* les rendant résistants à un ou des herbicides. Ils sont présents dans les parcelles avec une fréquence initialement minime (1 individu sur 100 000 à 1 sur 100 000 000, selon les cas). Sous l'effet des applications d'herbicide, la fréquence des individus résistants va croître progressivement, génération après génération, jusqu'à ce que les populations contiennent des individus résistants en fréquence élevée, ou même contiennent uniquement des individus résistants (Délye et al., 2013).

La résistance aux herbicides est donc le résultat de l'évolution adaptative des populations d'adventices en réponse à la pression de sélection intense exercée par les herbicides. Au-delà d'une fréquence d'individus résistants variable selon l'espèce, le contrôle de la population par les herbicides concernés n'est plus possible. Quelques années d'utilisation intensive d'un herbicide peuvent suffire pour aboutir à une forte fréquence de résistance dans une population (Délye et al., 2004). La résistance aux herbicides évolue par sélection d'évènements de mutation multiples et indépendants, donc à partir de multiples foyers géographiquement dispersés, et non à partir d'un seul foyer que l'on pourrait tenter de circonscrire. Une fois atteinte une fréquence suffisante d'individus résistants dans une population, la résistance peut

se propager par flux de gènes. Le rôle du pollen dans la propagation de la résistance a été démontré chez des adventices anémophiles (graminées hivernales) ou entomophiles (Coquelicot…) (Délye et al., 2013). Les semences sont également un vecteur de la résistance. Elles peuvent être propagées naturellement (vent, eau…) (Okada et al., 2013). Mais les vecteurs les plus efficaces, notamment pour la dissémination à longue distance, sont les lots de semences mal triés, les pailles et les engins agricoles, particulièrement les moissonneuses-batteuses.

1.2 Mécanismes de la résistance aux herbicides

L'action des herbicides peut être divisée en cinq étapes (Figure 1). La fixation de l'herbicide sur sa cible (un enzyme ou une protéine dont le rôle est vital pour la physiologie de l'adventice) entraîne une perturbation de la fonction physiologique de celle-ci, résultant en la mort de l'adventice, ou en l'arrêt de son développement. À la base de toute résistance, il y a une ou des mutation(s) qui résultent en une interférence avec au moins l'une des étapes de l'action d'un herbicide. De ce fait, il existe une grande variété de mécanismes de résistance, mais ceux-ci sont généralement classés en deux catégories : la résistance liée à la cible de l'herbicide (RLC) et la résistance non liée à la cible de l'herbicide (RNLC).

1.2.1 Résistance liée à la cible (RLC)

Les mécanismes de RLC incluent la surproduction de la cible et des modifications structurelles du site de fixation de l'herbicide dues à des substitutions d'acides aminés (Figure 1). La RLC par modification structurelle est de loin la plus répandue, même si quelques cas de surproduction de cible existent (Délye et al., 2013 ; Laforest et al., 2017). Pour un gène de cible donné, il existe généralement plusieurs mutations différentes conférant une résistance, y compris à un même codon : jusqu'à 12 pour le seul codon 197 de l'acétolactate-synthase (ALS, cible des substances herbicides appartenant aux familles des sulfonylurées [exemples : iodosulfuron, mésosulfuron, metsulfuron…], des triazolopyrimidines [exemples : florasulame, pyroxsulame], des imidazolinones [imazamox] et des sufonylaminotriazolinones [exemples : thiencarbazone, propoxycarbazone]). Des changements génétiques plus complexes ont parfois été identifiés : suppression d'un codon (Patzoldt et al., 2006), deux mutations successives au même codon ou accumulation de deux mutations à des codons différents du même gène, avec pour résultat un niveau de résistance plus élevé (Yu et al., 2015).

L'évolution de la RLC dans les populations d'adventices peut être très rapide, car une seule mutation permet la survie immédiate des individus et est de ce fait rapidement sélectionnée. La résistance causée par une mutation de RLC ne concerne que des herbicides agissant sur la cible en cause (c'est à dire ayant le même mode d'action). Le niveau de résistance dépend à la fois de l'herbicide et de la mutation. Une mutation de RLC ne confère pas forcément une résistance élevée, ni une résistance à tous les herbicides agissant sur la cible concernée. L'hérédité des RLC est liée à celle des gènes codant pour la cible mutée, c'est à dire le plus souvent monogénique nucléaire, sauf pour les inhibiteurs de la photosynthèse (hérédité chloroplastique). La RLC a une hérédité dominante ou semi-dominante, à l'exception des RLC aux inhibiteurs de la synthèse des tubulines et à quelques autres, rares, herbicides (Délye et al., 2013).

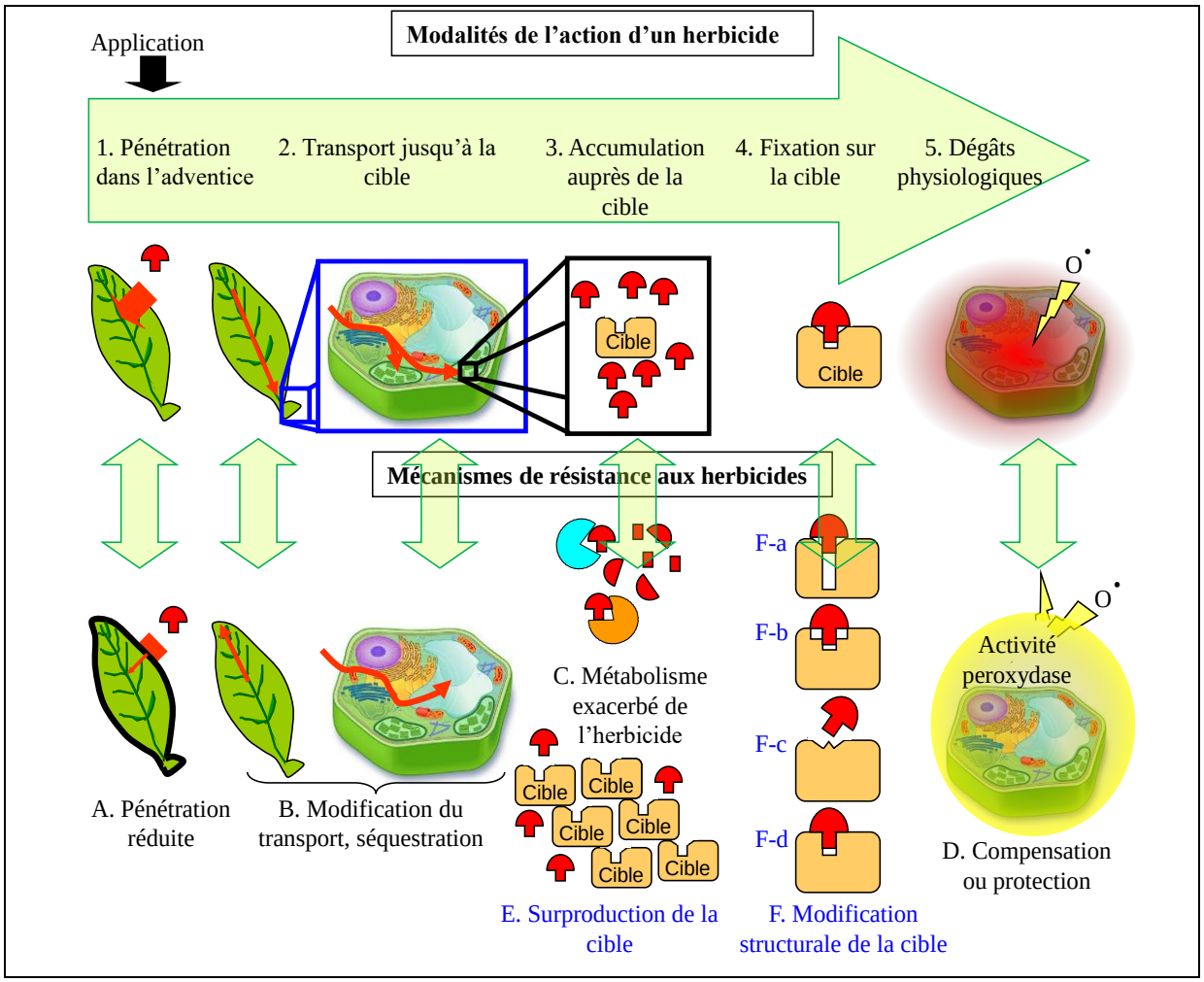

Figure 1 : Modalités de l'action des herbicides et mécanismes de résistance identifiés dans les adventices. Après l'application, (1) les molécules d'herbicide pénètrent dans la plante (ici, par exemple via les feuilles), (2) elles sont transportées jusqu'à la protéine cible (ici, dans le chloroplaste), (3) s'accumulent auprès de la protéine cible, et (4) se fixent sur la protéine cible, ce qui (5) perturbe des voies de biosynthèse ou des structures cellulaires vitales, et/ou génère des molécules cytotoxiques (par ex. oxygène actif qui endommage les cellules et cause la mort de la plante). De nombreux mécanismes de résistance interférant avec l'action des herbicides ont évolué chez les adventices. Les mécanismes de résistance non liée à la cible (RNLC) comprennent (A) la réduction de la pénétration de l'herbicide due à des modifications des propriétés de la cuticule et/ou du port des adventices, (B) une translocation modifiée de l'herbicide, (C) une dégradation accrue (métabolisme exacerbé) de l'herbicide, ou (D) une neutralisation accrue des molécules cytotoxiques générées par l'action de l'herbicide (illustrée: neutralisation de l'oxygène actif par les peroxydases). Les mécanismes de résistance liée à la cible (RLC) comprennent (E) des mutations régulatrices causant une surproduction de la protéine cible qui compense l'action inhibitrice de l'herbicide, et/ou (F) des mutations structurelles qui modifient la structure et les propriétés électrochimiques de la protéine cible. Les mutations structurales peuvent entraîner une réduction (F-a) nulle, (F-b) modérée ou (F-c) forte de la sensibilité de la cible à l'herbicide. (NB : il existe des mutations qui accroissent la stabilité de la liaison de l'herbicide à sa cible (F-d), ce qui entraîne une augmentation de la sensibilité de la cible à l'herbicide. On a alors une hypersensibilité, et non une résistance).

1.2.2 Résistance non liée à la cible (RNLC)

Les mécanismes de RNLC incluent tous les mécanismes de résistance qui n'impliquent pas la cible de l'herbicide. Ils causent une réduction de la quantité de molécules d'herbicide actives qui atteignent leur cible (Figure 1). La RNLC est le type majeur de résistance aux herbicides les plus utilisés (glyphosate, inhibiteurs de l'ALS, inhibiteurs de l'ACCase…). Elle est très répandue chez les graminées ; son

importance chez les dicotylédones semble moindre mais est très probablement sous-estimée (Scarabel et al., 2015). Contrairement à celles de la RLC, les bases génétiques de la RNLC restent largement inconnues.

La RNLC est issue d'une évolution de voies métaboliques secondaires qui existent naturellement chez tous les individus d'une espèce adventice (Délye, 2013) et sont activées en réponse à des xénobiotiques présents dans l'environnement (toxines, métaux lourds…), mais aussi à des herbicides. La variabilité entre individus dans la neutralisation d'herbicides est à la base de l'évolution de la RNLC. Les individus possédant les voies métaboliques les plus efficaces contre un herbicide ont un avantage sélectif sur les autres, surtout si les conditions d'application ne permettent pas de délivrer la dose efficace. Au fil des générations, des applications d'herbicide n'atteignant pas la pleine efficacité vont progressivement sélectionner des individus possédant des voies métaboliques de plus en plus efficaces, jusqu'à obtenir des individus qui ne pourront plus être contrôlés, même à la dose efficace. Une RNLC évolue souvent par accumulation d'une diversité d'allèles à effets individuels faibles. Les RNLC ont donc généralement un contrôle polygénique, mais il existe des cas de RNLC monogéniques (Mithila et al., 2012).

Les mutations en cause dans la RNLC peuvent être de deux types :

- Des mutations structurales modifiant l'activité d'enzyme(s) dégradant des xénobiotiques et les rendant plus efficaces contre une ou des substance(s) herbicide(s).
- Des mutations de régulation modifiant le niveau d'expression de certaines voies métaboliques de neutralisation des herbicides. Une dégradation exacerbée impliquant oxydases à cytochrome P450, glutathion-S-transférases, glycosyl-transférases, estérases… semble être le mécanisme de RNLC le plus répandu (Délye et al., 2013).

Sur le plan agronomique, les aspects les plus négatifs de la RNLC sont :

- Une évolution lente, peu perceptible, qui entraîne une perte de contrôle progressive (donc difficile à observer) de l'adventice concernée.
- Une résistance qui peut concerner des substances agissant sur des cibles différentes. Des mécanismes de RNLC sélectionnés par un herbicide peuvent également conférer une résistance à des substances de mode d'action différent, voire non encore commercialisés (Délye et al., 2013). Il est actuellement impossible de prévoir à quels herbicides un individu possédant des mécanismes de résistance sera résistant. Le niveau de résistance associé à une RNLC est variable, mais peut être très élevé (Petit et al., 2010).
- Une « facilitation » de la sélection de résistances supplémentaires : l'emploi d'herbicides efficaces sur une population où des mécanismes de RNLC sont présents peut aboutir à une évolution de résistance bien plus rapide que sur une population non sélectionnée (Busi et al., 2012).

Il faut noter que le génome d'un même individu peut accumuler différents allèles de RLC et/ou de RNLC.

2. État des lieux de la résistance aux herbicides

2.1 Dans le monde

Le recensement des cas de résistance aux herbicides au niveau mondial est centralisé et mis à jour en temps réel sur une base de données mondiale (www.weedscience.org). Au moment où cet article est écrit, il a été signalé 514 cas de résistance concernant 262 espèces d'adventices et 23 des 26 modes d'action herbicides disponibles dans le monde (Figure 2).

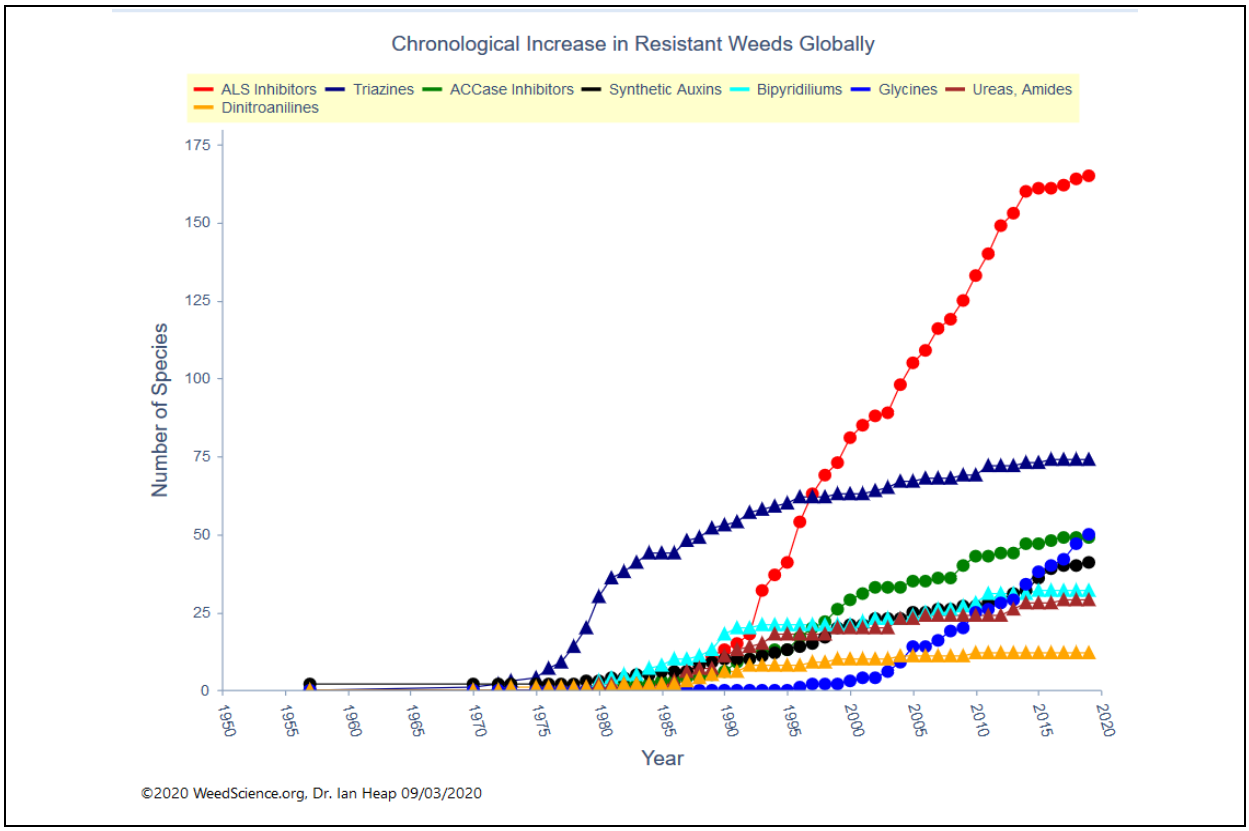

Figure 2 : Nombre cumulé de cas de résistance aux herbicides signalés dans le monde au cours du temps, classés par mode d'action herbicide. Source : www.weedscience.org.

Les modes d'action les plus concernés par les résistances sont également, et sans surprise, les plus utilisés : les inhibiteurs de l'ALS, les inhibiteurs du photosystème II (photosynthèse, « triazines » sur la Figure 2) et les inhibiteurs de l'ACCase. Il faut noter que l'herbicide le plus utilisé au monde (le glyphosate, « glycines » sur la Figure 2) n'est pas celui qui, pour l'instant, a sélectionné le plus de résistances. Cet herbicide est en effet l'un de ceux pour lesquels le risque de sélection de résistances est le plus faible (Duke et Powles, 2008). Toutefois, l'emploi massif du glyphosate, notamment sur des cultures génétiquement modifiées en Amérique, a conduit à une explosion du nombre de cas de résistances dans le monde depuis la fin des années 90.

2.2 En France

Outre leur inscription sur la base de données mondiale, les cas français de résistances aux herbicides démontrés et ayant fait l'objet d'une publication sont décrits de manière détaillée et régulièrement mis à jour sur le site de R4P : https://www.r4p-inra.fr/fr/statut-des-resistances-en-france/ (exemple Figure 3).

Au moment de la rédaction de cet article, une résistance a été identifiée en France chez 23 espèces (11 graminées et 12 dicotylédones, dont 8 de la famille des Astéracées) (Tableau 1). Les modes d'action principalement concernés sont logiquement ceux les plus utilisés en France (inhibiteurs de l'ALS, inhibiteurs de l'ACCase chez les graminées). La résistance à au moins un mode d'action herbicide est très fréquente et répandue chez quatre espèces : Ivraie (Raygrass), Vulpin, Coquelicot, Séneçon. En outre, chez neuf espèces, plusieurs modes d'action herbicides sont concernés par une résistance (jusqu'à quatre chez l'Ivraie). La présence de résistance pose des problèmes de contrôle en pratique, voire conduit à des impasses de désherbage, particulièrement en céréales d'hiver.

Tableau 1 : Cas de résistance à des herbicides utilisés en France publiés mi-2020. Une résistance à plusieurs modes d'action peut être présente dans une même population / un même individu.

Espèce		Résistance		
		Mode d'action [1]	**Culture [2]**	**Extension [3]**
Alopecurus myosuroides	Vulpin des champs	ACCase	CH	TF
		ALS	CH	F
Lolium sp.	Ivraies	ACCase	CH	TF
		ALS	CH	F
		EPSPS	Vigne	M
		FAS	CH	PC
Papaver rhoeas	Coquelicot	ALS	CH	F
		Aux	CH	PC
Bromus sp.	Bromes	ALS	CH	M
Avena sp.	Folles avoines	ACCase	CH	M
		ALS	CH	M
Apera spica-venti	Agrostis jouet-du-vent	ACCase	CH	M
		ALS	CH	M
Echinochloa crus-galli	Panic pied-de-coq	ACCase	Riz	TF
		ALS	Riz, maïs	TF (riz), PC (maïs)
Setaria sp.	Sétaires	ALS	Maïs	M
Digitaria sanguinalis	Digitaire sanguine	ACCase	Maraîchage	PC
		ALS	Maïs	PC
Echinochloa oryzicola	Panic à feuilles barbues	ACCase	Riz	TF
		ALS	Riz, maïs	TF (riz), PC (maïs)
Poa annua *	Pâturin annuel	ALS	CH	M
Poa trivialis	Pâturin commun	ALS	CH	PC
Chenopodium album	Chénopode blanc	psbA	Betterave	F ?
Senecio vulgaris	Séneçon commun	ALS	CH, Vigne	M (CH), F (vigne)
Sonchus asper	Laiteron épineux	ALS	Endive	TF
Matricaria sp. et *Tripleurospermum sp.*	Matricaires	ALS	CH	M
Helianthus annuus	Tournesol adventice	ALS	Tournesol	M
Ambrosia artemisiifolia	Ambroisie à feuilles d'armoise	ALS	Tournesol, soja	M
Erigeron sumatrensis	Vergerette de Sumatra	ALS	Vigne	M
		EPSPS	Vigne	M
Erigeron canadensis	Vergerette du Canada	EPSPS	Vigne	PC
Stellaria media	Stellaire intermédiaire	ALS	CH	PC
Galinsoga parviflora	Galinsoga à petites fleurs	ALS	Endive	PC
Rumex obtusifolius	Patience à feuilles obtuses	ALS	CH	PC

* Espèce naturellement insensible aux inhibiteurs de l'ACCase.

[1] ACCase : inhibiteurs de l'ACCase ; ALS : inhibiteurs de l'ALS ; Aux : herbicides auxiniques ; EPSPS : glyphosate ; FAS : élongation des acides gras ; psbA : inhibiteurs de la photosynthèse ciblant la protéine psbA (triazolinones).

[2] CH : cultures d'hiver.

[3] TF : très fréquente ; F : Fréquente ; M : modérée ; PC : premiers cas.

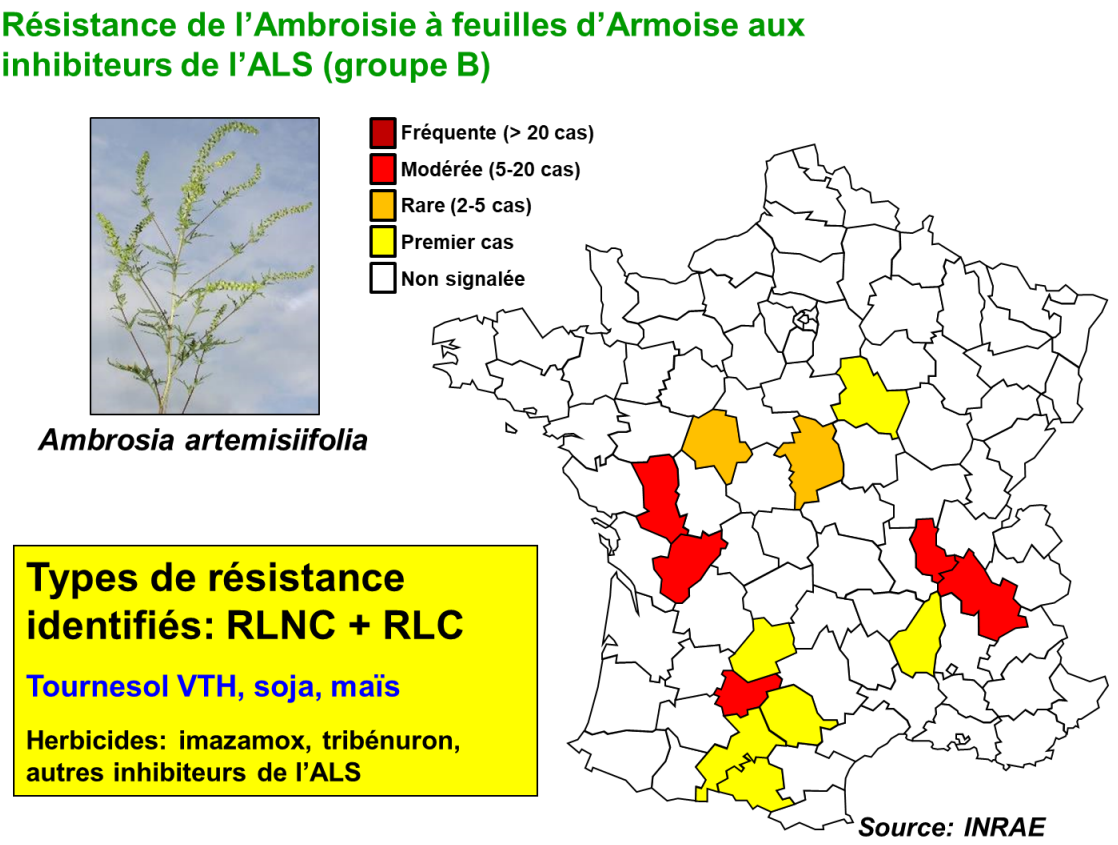

Figure 3 : Cartographie de l'étendue géographique de la résistance aux herbicides inhibiteurs de l'ALS chez l'Ambroisie en France. Source : www.r4p-inra.fr

3. Prévention et gestion des résistances aux herbicides

Les herbicides sont l'outil de désherbage le plus efficace jamais inventé mais leur emploi sélectionne plus ou moins rapidement des résistances. Il est donc impératif de raisonner l'utilisation des herbicides pour préserver leur efficacité à long terme. Les stratégies préventives doivent être adaptées aux espèces posant le plus de problème dans une parcelle et une culture données. Mais la flore d'une parcelle étant généralement plurispécifique, il est important d'en outre surveiller les espèces « secondaires » non directement ciblées par ces stratégies afin d'éviter leur prolifération, voire qu'elles évoluent vers des résistances.

3.1 Prévention : réduire le risque de sélection de résistances

3.1.1 Proscrire le désherbage uniquement à base d'herbicides

Une résistance évoluera d'autant plus facilement que la pression de sélection exercée sur une adventice sera monotone et récurrente. Le système de culture le plus risqué vis-à-vis de la sélection de résistances est donc une monoculture avec un désherbage uniquement chimique, réalisé exclusivement avec un seul mode d'action, voire un seul herbicide. La sélection de résistances sera en outre accélérée si l'on traite :

- De fortes infestations (risque élevé de présence d'individus résistants),
- Après le premier apport d'azote (les adventices bénéficient de cet apport au détriment de la culture et peuvent de ce fait avoir une croissance plus rapide que la normale),

- Des adventices à un stade de développement supérieur à celui sur lequel l'application est recommandée (et donc peu ou pas sensibles à l'herbicide),
- Avec une efficacité réduite (par exemple, suite à une réduction de dose mal maîtrisée ne permettant pas de délivrer la dose efficace). Une mauvaise efficacité pourra permettre la survie d'individus moins sensibles que la moyenne de l'espèce, fournissant une base à l'évolution de RNLC.

Pour enrayer la sélection de résistances, il faut mettre en œuvre un désherbage **adaptable**, **diversifié** et **efficace** (Figure 4).

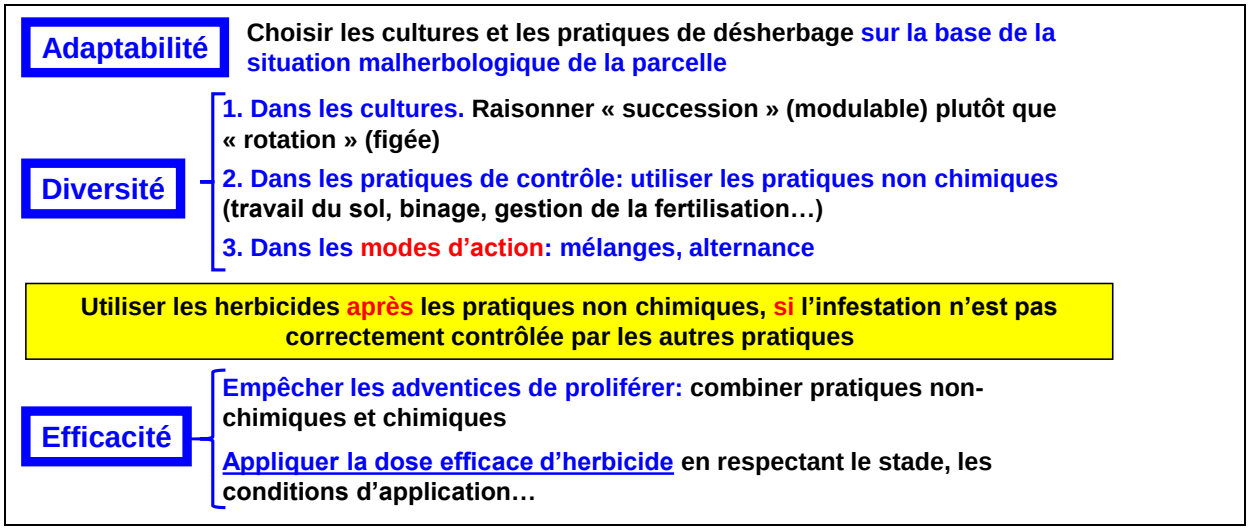

Figure 4 : Les trois clefs de la réduction de la vitesse de sélection des résistances.

Adaptable signifie que la succession des diverses pratiques de désherbage ne doit pas être figée. Elle doit pouvoir être constamment adaptée à la situation malherbologique de la parcelle. **Diversifié** implique d'éviter de faire reposer tout le désherbage uniquement sur l'application d'herbicides, et de varier les herbicides utilisés. **Efficace** suppose de réduire au maximum l'infestation, et éviter qu'une seule espèce ne soit dominante. Le risque de présence d'individus résistants est plus faible si l'on a peu d'individus de chacune de plusieurs espèces.

Pour ralentir la sélection de résistances aux herbicides, il faut les appliquer le moins possible. À chaque fois que l'on établit un programme de désherbage, il faut mettre en œuvre en première attaque des pratiques non chimiques pour réduire au maximum l'infestation :

- Diversifier la rotation des cultures et les dates de semis. Une rotation diversifiée, incluant des cultures d'hiver et d'été, favorise la diversité de la flore adventice et réduit le risque de dominance d'une seule espèce. Elle permet en outre l'accès à une plus grande diversité de modes d'action. L'efficacité de cette approche peut être encore améliorée en évitant d'avoir une rotation figée d'avance, et en se donnant la capacité d'adapter la succession des cultures à la situation malherbologique de chaque parcelle.
- Diversifier les pratiques non chimiques (travail du sol, binage…), qui doivent être adaptées au contexte agro-pédo-climatique et à la biologie des adventices présentes.
- Limiter l'importation de semences d'adventices : utiliser des lots de semences exemptes de semences d'adventices, détruire les adventices en bordure avant grenaison, travailler les parcelles les plus infestées en dernier, nettoyer outils et engins, y compris les pneus, au sortir d'une parcelle infestée. Ces précautions enrayent aussi la propagation de résistances.

3.1.2 Employer une diversité d'herbicides, si besoin

L'application d'herbicides devrait idéalement être une solution de dernier recours, au cas où l'infestation de la parcelle reste inacceptable après l'emploi d'autres pratiques. Le principe est ici de déployer une diversité de modes d'action. Ceci peut être effectué selon deux modalités : l'association de modes d'action, et l'alternance de modes d'action.

L'association (ou mélange) implique d'appliquer simultanément plusieurs substances herbicides. Réglementée par l'Arrêté du 12 juin 2015 relatif à l'utilisation des mélanges extemporanés de produits phytosanitaires, cette modalité est la plus efficace pour ralentir l'évolution de résistances si l'on associe des substances :

- Ayant chacune un mode d'action différent de celui des autres,
- Toutes efficaces sur chaque espèce ciblée,
- Toutes appliquées à la dose efficace sur chaque espèce ciblée. Si les doses efficaces ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces, il faut appliquer la dose la plus élevée,
- Ayant toutes une rémanence similaire,
- N'étant pas concernées par un même mécanisme de RNLC (quand les mécanismes sont connus).

Appliquer un mélange réduit le risque de sélection de RLC : la probabilité de présence d'une mutation causant une RLC dans une population est faible (10^{-5} à 10^{-8}). Comme celle de plusieurs allèles de RLC dans un même individu est égale au produit de leurs probabilités et est donc infinitésimale (10^{-10} à 10^{-16} pour un mélange de deux modes d'action). En outre, appliquer un mélange équivaut à appliquer au moins deux fois une dose efficace, ce qui réduit très fortement le risque de survie de plantes moins sensibles que la moyenne, et donc de sélection de RNLC polygénique.

Les spécialités de mélanges utilisées en pratique associent en général deux substances, mais respectent rarement les recommandations ci-dessus (association de substances à doses réduites, association de substances différentes de même mode d'action, association de substances dont les spectres d'action sont différents…).

L'alternance (ou rotation) consiste à contrôler les adventices avec des substances :

- De modes d'action différents entre générations successives (généralement, d'une campagne sur l'autre),
- Appliquées à leur dose efficace,
- Chacune concernée par des mécanismes de RNLC différents de ceux concernant les autres (quand les mécanismes sont connus).

L'application d'un premier mode d'action sélectionne les individus qui y sont résistants. À la génération suivante, leurs descendants seront éliminés par un mode d'action différent. Et ainsi de suite. Comme pour la stratégie de mélange, la fréquence initiale attendue d'individus portant des allèles de RLC à plusieurs modes d'action est extrêmement faible. Pour réduire le risque de sélection de RNLC, il importe que toutes les applications aient une efficacité maximale.

3.2 Gestion : maintenir l'efficacité du désherbage, ne pas aggraver la résistance

Gérer une résistance implique de confirmer au préalable la présence d'individus résistants et d'identifier les modes d'action concernés. Le diagnostic de résistances a fait l'objet d'articles de revue récents (Burgos, 2015 ; Délye et al., 2015 ; R4P, 2016). Les principes de la gestion d'une adventice chez laquelle une résistance a évolué sont les mêmes que ceux décrits dans le paragraphe 3.1, mais leur mise en œuvre fait face à deux contraintes supplémentaires :

- Une situation malherbologique souvent dégradée : lorsqu'une résistance est diagnostiquée, le manque d'efficacité des herbicides concernés peut avoir causé une perte de contrôle, et donc une prolifération, de l'espèce concernée. La prolifération sera d'autant plus forte que le rôle des herbicides touchés par la résistance sera important pour le contrôle de cette espèce.
- Une diversité réduite de modes d'action efficaces : le ou les modes d'action concernés par la résistance ne doivent plus être utilisés contre l'espèce concernée, y compris dans les stratégies de mélanges ou d'alternance, sous peine d'aggraver le problème.

Un mode d'action concerné par la résistance chez une espèce peut être important pour le contrôle d'autre(s) espèce(s) contre lesquelles il reste efficace. Dans ce cas, ce mode d'action peut être utilisé *si et seulement si* l'espèce résistante est contrôlée par d'autres moyens (non chimiques et chimiques).

4. La modélisation à l'appui des recommandations « anti-résistance »

Vus le nombre de techniques culturales à combiner pour une gestion efficace des adventices et la variabilité de cette efficacité en fonction des conditions pédoclimiques et floristiques, la modélisation est un atout crucial. Elle permet de synthétiser les connaissances sur les effets des techniques culturales sur les processus biophysiques déterminant la dynamique et l'impact des adventices. Ces modèles permettent d'évaluer, à long-terme et avec différents pédoclimats ou flores, des systèmes de culture existants déjà en pratique ou bien proposés par des experts. Si ces modèles sont mécanistes (c'est-à-dire basés sur une représentation des processus biophysiques sous-jacents aux effets des techniques culturales), ils permettent en outre de diagnostiquer ces systèmes, pour en comprendre et améliorer les performances.

Ici, nous avons illustré ces principes à l'aide du modèle FLORSYS. Ce modèle (Colbach et al., 2019 ; 2020) est une parcelle virtuelle où des systèmes de culture peuvent être testés et évalués en termes de production et de services et dys-services dus aux adventices. L'utilisateur entre une liste d'opérations sur plusieurs années, le tout accompagné de la météo journalière et de caractéristiques du sol. Ces données d'entrées affectent le cycle de vie des cultures et adventices en fonction de différents processus (survie, dormance, germination des semences, levée, développement, croissance et plasticité morphologique des plantes). Le modèle est actuellement paramétré pour 26 espèces adventices fréquentes et contrastées ainsi que 33 espèces cultivées (de rente et de service) de grandes cultures.

4.1 L'introduction de sous-modèles de résistance liés à la cible et non liés à la cible dans FLORSYS

Dans le modèle FLORSYS, l'efficacité d'un herbicide sur une plante adventice donnée dépend de (Colbach *et al.*, 2017) :

- L'efficacité théorique de la matière active à la dose réglementaire sur l'espèce ciblée,
- La dose appliquée,
- La technicité de l'agriculteur et de son matériel (une réduction de dose réduira plus fortement l'efficacité de l'application si le matériel traitement est vétuste et/ou si les conditions de traitements ne sont pas optimales),
- Du stade de la plante (les plantes âgées et/ou grandes sont moins sensibles),
- La densité du couvert (qui protège les petites adventices et réduit la pénétration des herbicides racinaires dans le sol).

Un module de résistance aux herbicides a été introduit pour simuler la résistance liée à une mutation de cible (Colbach et al., 2017). Ce module a été paramétré pour la résistance aux herbicides inhibiteurs de l'ALS liée à la cible (RLC), puis complété par un nouveau module simulant la résistance non liée à la cible

(RLNC). Le cœur de ce module est la survie des adventices après application des herbicides (Figure 5) en fonction de son génotype qui distingue un gène et deux allèles pour la résistance liée à la cible (Figure 5.A), puis plusieurs gènes à 2 allèles pour la résistance non liée à la cible (Figure 5.B). Pour une plante donnée, la probabilité de survie finale est la somme de ces deux survies (Figure 5.C).

D'autres nouvelles fonctions déterminent :

- La mutation de gamètes W (sauvages sensibles) en gamètes R (résistants) pendant la reproduction,
- Le flux de gènes pendant la reproduction, tenant compte du taux d'autogamie et des génotypes et densités des plantes de la même espèce dans le champ simulé,
- Le « coût génétique » associé à la résistance, qui fait que dans quelques (rares) cas, les plantes résistantes RR ou WR produisent moins de semences qu'une plante WW en l'absence d'herbicide. Si besoin, tous les paramètres du cycle de vie peuvent varier en fonction du génotype RLC.

Les semences résistantes peuvent avoir différentes origines dans FLORSYS: la mutation, ou l'immigration de semences via des lots de semences cultivées contaminées, du fumier comprenant des semences adventices, ou des flux de semences depuis les champs ou habitats semi-naturels voisins.

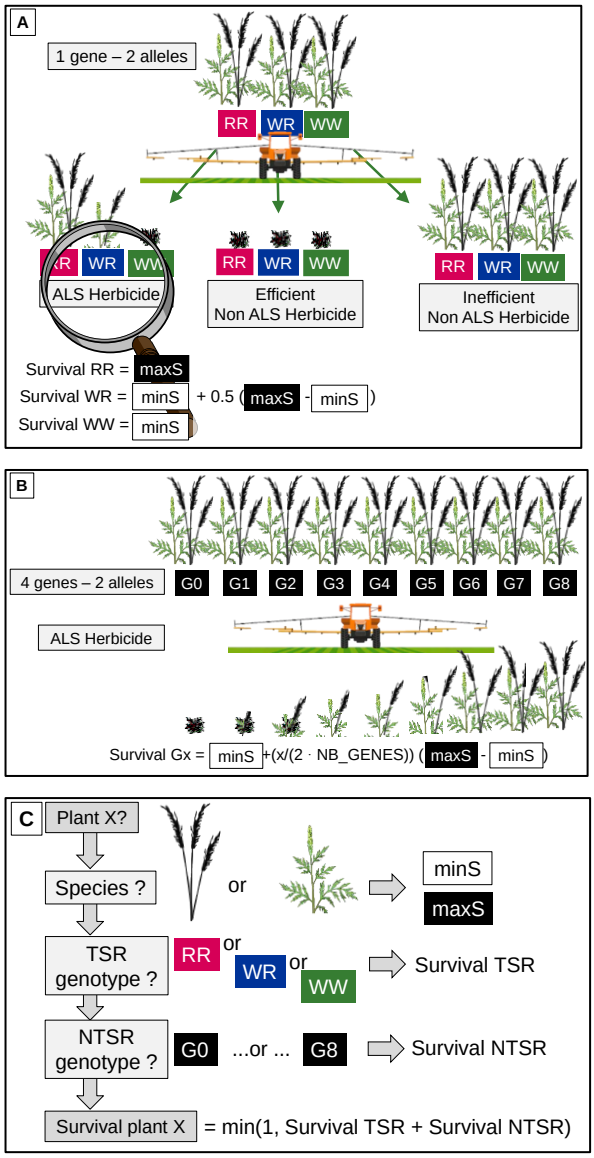

Figure 5 : Représentation schématique du calcul de l'efficacité théorique d'un herbicide dans le nouveau module de résistance aux herbicides inhibiteurs de l'ALS dans FLORSYS. **A**. Modèle génotypique et calcul de la survie pour la résistance liée à la cible. **B**. Idem pour la résistance non liée à la cible. **C**. Calcul de la survie théorique d'une plante adventice en fonction de son espèce et génotype après application d'un herbicide ALS.

R = allèle muté résistant aux herbicides inhibiteurs de l'ALS ; W = allèle sauvage sensible ; minS et maxS = probabilités minimale et maximale qu'une plante de l'espèce E survive à l'herbicide H (minS est généralement 0 pour les herbicides très efficaces et maxS est 1) ; Gx est le génotype non-liée à la cible. Ici l'exemple pour 4 gènes á 2 allèles.

4.2 Effet des pratiques de culture sur l'évolution des résistances aux inhibiteurs de l'ALS

Ici, FLORSYS a été utilisé pour simuler des scénarios combinant différentes rotations, intensité de travail du sol, fréquence de couverts d'interculture et de fréquences d'herbicides ALS, le tout avec un pédoclimat de Bourgogne. Chaque scénario a été simulé sur 30 années et répété avec 10 séries météos différentes (provenant de la plateforme INRAE Climatik). La flore initiale était composée de 25 adventices annuelles, dominée par le Vulpin des champs.

Pendant les premières années de la simulation, il n'y a pas de différence en termes de densité de Vulpin entre les scénarios avec et sans herbicides ALS (Figure 6.A). Mais ensuite, la densité de Vulpin augmente plus vite dans les scénarios avec herbicides ALS. Dans les scénarios sans herbicides ALS, les proportions maximales de plantes résistantes restent similaires aux valeurs initiales (environ 10^{-5} pour la RLC, Figure 6.B ; 10^{-1} pour la RNLC, Figure 6.C), avec des variations liées aux processus stochastiques compris dans le modèle. En cas de traitement annuel avec des herbicides ALS, ces proportions sont multipliées par environ 10^4 et 8, respectivement, après 30 ans.

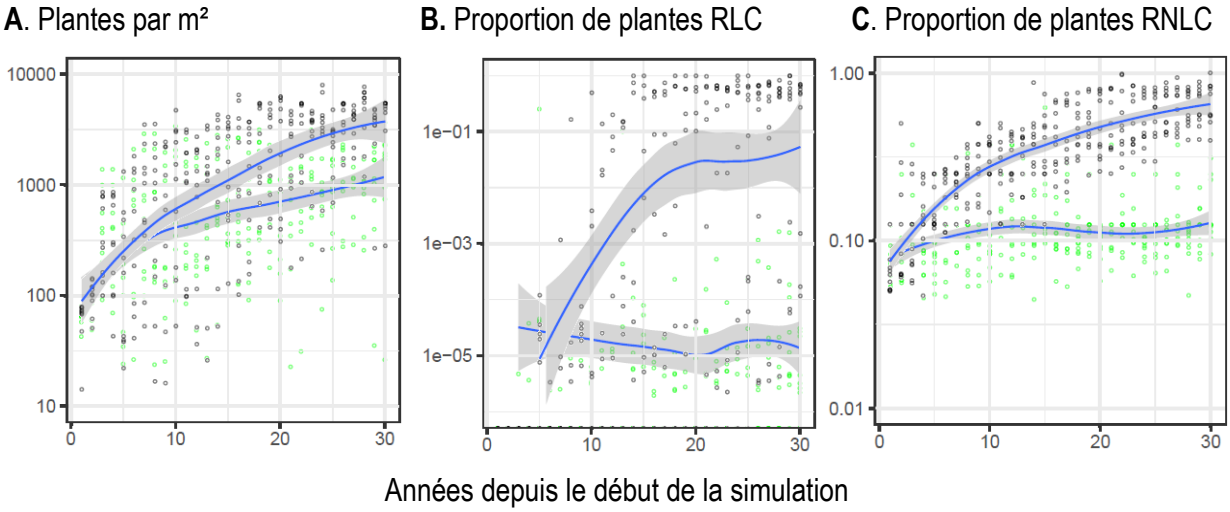

Figure 6 : Effet d'un traitement annuel avec des herbicides ALS (symboles noirs) comparé à un traitement sans herbicides ALS (symboles verts) sur la densité totale de plantes (A), sur la proportion de plantes résistantes liées á la cible (B) et non liées à la cible (C) dans le cas du Vulpin des champs en Bourgogne. Exemple d'une rotation colza/blé/tournesol/blé avec labour et couvert d'interculture avant le tournesol. Chaque point est la valeur maximale de l'année, pour un système de culture × répétition météo. Les lignes montrent les moyennes sur les 10 répétitions météos.

Les caractéristiques du système de culture influent sur la sélection de résistances. En cas de travail du sol, dans la rotation colza/blé/orge, les densités de Vulpin étaient globalement plus faibles que dans la rotation colza/blé/tournesol/blé (Tableau 2.A *vs* B). En théorie, l'introduction d'une culture d'été comme le tournesol devrait réduire l'adventice automnale qu'est le Vulpin. Mais dans le scénario modélisé ici, cette introduction est accompagnée d'une réduction de fréquence de travail du sol et le seul herbicide est appliqué au semis, sans rattrapage pour contrôler les levées tardives. De même, passer d'une stratégie herbicide sans ALS à un traitement annuel avec herbicides ALS diminue la densité de Vulpin en colza/blé/orge (cette stratégie étant associée ici avec un travail du sol plus intense) et la multiplie par 1.5-2 dans l'autre rotation. Il en est de même pour l'effet des herbicides ALS sur les vulpins résistants. Dans la rotation avec tournesol (VTH), la proportion de vulpins RLC est multipliée par 80 dans le pire des cas, et celle des vulpins RNLC par environ 3.

L'effet du travail du sol dépend de la rotation culturale et des changements de pratiques qui l'accompagnent. Dans la rotation sans tournesol, la simplification ou l'abandon du travail du sol a été accompagnée d'un retard de semis du blé et diminue la densité de Vulpin mais annule l'effet réducteur des herbicides ALS. L'effet sur la résistance est négligeable.

Dans cette étude, l'introduction d'un couvert d'interculture avant tournesol a généralement peu d'effet sur l'enherbement mais peut augmenter la résistance lorsque la densité de Vulpin est déjà élevée. L'implantation d'un couvert peut limiter les bénéfices du faux semis, notamment en changeant les conditions hydrothermiques du sol. Le travail du sol estival stimule ainsi moins de germinations de semences adventices et le stock semencier restant au semis des cultures suivantes peut ainsi être plus élevé (voir notamment Labreuche et al., ce même numéro).

Tableau 2 : Effet du système de culture et des herbicides ALS sur l'infestation par le Vulpin et la proportion de plantes résistantes aux ALS (résistance liée à la cible, RLC ; résistance non liée à la cible, RNLC). Les moyennes sont calculées sur les scénarios sans herbicides ALS, sur les 30 ans et 10 répétitions météos (les moyennes suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes à p=0.05). L'effet ALS est la variation moyenne (1=pas d'effet, <1=diminution, >1=augmentation, ns=variation non significative) dans les scénarios avec herbicides ALS par rapport aux scénarios sans herbicides ALS

Travail du sol			Couvert d'inter-culture	Date de semis	Plantes par m²			Effet ALS sur la proportion de plantes résistantes	
Type	Labour /an	Travail superficiel /an			Moyenne		Effet ALS	RLC	RNLC
A. Rotation Colza/blé/orge									
Labour	0.33	4.33	non	Référence	3.60E+00	D	0.32	ns	1.13
Sans labour	0	4.00	non	+15 jours en blé	1.80E+00	E	0.54	ns	ns
Semis direct	0	0	non	+15 jours en blé	2.50E-01	G	0.92	ns	ns
B. Rotation Colza/blé/tournesol/blé									
Labour	0.25	3.75	non	Pas de modification	6.00E+02	B	1.85	21.1	2.90
	0.25	3.75	oui		5.00E+02	C	1.98	80.1	2.94
Sans labour	0	3.50	non		1.50E+03	A	1.45	15.1	2.57
	0	3.50	oui		1.50E+03	A	1.46	28.3	2.79
Semis direct	0	0	non		4.10E-01	F	1.52	ns	1.22
	0	0	oui		3.70E-01	F	1.39	ns	1.11

Les effets des techniques culturales dépendent aussi du mode d'action et du type d'herbicide. Par exemple, dans le cas de la RLC aux herbicides inhibiteurs de l'ACCase chez le Vulpin (Figure 7), les simulations montrent que le labour réduit quasi-systématiquement le risque d'apparition de la résistance et retarde cette apparition. Cette étude de simulation démontrait aussi les avantages d'un semis tardif des céréales d'hiver ou de l'introduction d'un pois de printemps dans la rotation, ou au contraire les dangers des doses réduites.

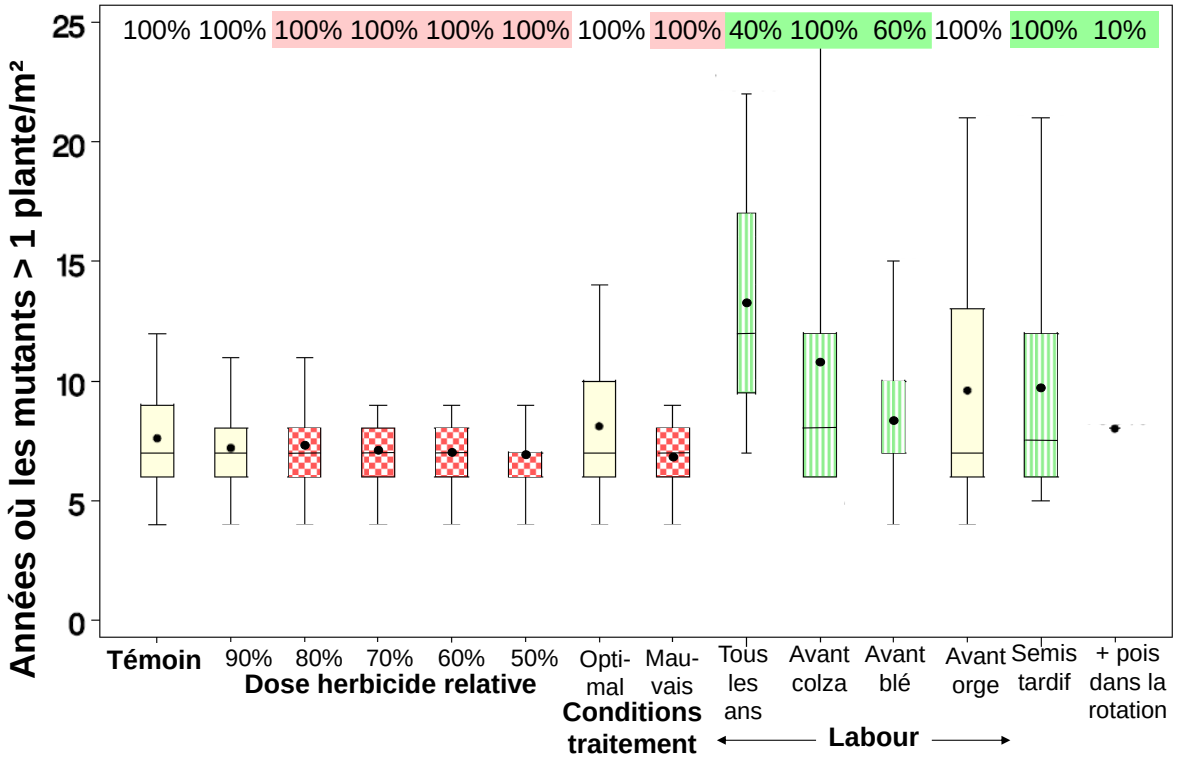

Figure 7 : Effet du système de culture sur l'apparition de résistance aux inhibiteurs de l'ACCase chez le Vulpin dans une rotation colza/blé/orge en Bourgogne évalué à l'aide de simulations. Nombre d'années depuis l'introduction des herbicides ACCase jusqu'à ce que le nombre de Vulpin résistant par m² soit ⩾ 1. Les nombres en haut du graphique montrent le risque (% de répétitions) où ce seuil était dépassé pendant la simulation. Les boîtes vertes et rouges indiquent les scenarios où le seuil de résistance était atteint, respectivement plus tard et plus tôt que dans le scénario témoin (basé sur Colbach et al., 2016).

Conclusions

Les simulations confirment que fonder une stratégie de désherbage sur le désherbage chimique, et encore plus sur un seul mode d'action herbicide, est la meilleure façon de sélectionner des adventices résistantes. Le risque varie en fonction du type de système de culture. Les effets des techniques culturales comme la possibilité de leur mise en œuvre dépendent fortement du contexte pédoclimatique et floristique ainsi que du type de système de culture, comme l'a montré ici l'exemple du travail du sol. De plus, apporter une modification à un système de culture en entraine généralement d'autres, comme par exemple les changements des dates de travail du sol qui accompagnent l'introduction d'un couvert d'interculture.

En conclusion, théorie et simulations s'accordent sur les grands principes de prévention et de gestion (diversifier la rotation et les pratiques de désherbage, être efficace, etc ...). Cependant, il n'existe pas de stratégie « prête à l'emploi » qui puisse s'appliquer partout. La stratégie optimale ne peut être définie qu'en fonction du contexte de production. Il faut donc proposer des règles de gestion flexibles, adaptables aux conditions locales ainsi qu'aux objectifs et contraintes de l'agriculteur. C'est dans ce contexte que les modèles peuvent montrent un intérêt, en permettant de tester rapidement une diversité de stratégies, avec différents pédoclimats et flores adventices.

Références bibliographiques

Burgos N.R., 2015. Whole-plant and seed bioassays for resistance confirmation. Weed Science 63 152–165.Busi R., Gaines T.A., Walsh M.J., 2012 Understanding the potential for resistance evolution to the new herbicide pyroxasulfone: field selection at high doses versus recurrent selection at low doses. Weed Research 52, 489-499.

Colbach N., Chauvel B., Darmency H., Délye C., Le Corre V., 2016. Choosing the best cropping systems to target pleiotropic effects when managing single-gene herbicide resistance in grass weeds. A blackgrass simulation study. Pest Management Science 72, 1910–1925.

Colbach N., Fernier A., Le Corre V., Messéan A., Darmency H., 2017. Simulating changes in cropping practices in conventional and glyphosate-resistant maize. I. Effects on weeds. Environmental Science and Pollution Research 24, 11582-11600

Colbach N., Cordeau S., Queyrel W., Maillot T., Villerd J., Moreau D., 2019. Du champ virtuel au champ réel - ou comment utiliser un modèle de simulation pour diagnostiquer des stratégies de gestion durables des adventices? Agronomie, Environnement et Sociétés 9, 111-128.

Colbach N., Colas F., Cordeau S., Maillot T., Queyrel W., Villerd J., Moreau D., 2020. The FLORSYS crop-weed canopy model, a tool to investigate and promote agroecological weed management. Field Crops Research, in press.

Délye C., Straub C., Michel S., Le Corre V., 2004. Nucleotide variability at the acetyl coenzyme A carboxylase gene and the signature of herbicide selection in the grass weed Alopecurus myosuroides (Huds.). Molecular Biology and Evolution 21, 884-892. Délye C., 2013. Unravelling the genetic bases of non-target-site based resistance (NTSR) to herbicides: a major challenge for weed science in the forthcoming decade. Pest Management Science, 69, 176-187.

Délye C., Jasieniuk M., Le Corre V., 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. Trends in Genetics 29, 649–658.

Délye C., Duhoux A., Pernin F., Riggins C.W., Tranel P.J., 2015. Molecular mechanisms of herbicide resistance. Weed Science 63, 91-115.

Duke S.O., Powles S.B., 2008. Glyphosate: a once-in-a-century herbicide. Pest Management Science 64, 319-325.

Labreuche J., Métais P., Vuillemin F., Bonin L., Colbach N., 2020. Le faux semis : identifier les clés du succès. Innovations Agronomiques 81, 51-67

Laforest M., Soufiane B., Simard M.-J., Obeid K., Page E., Nurse R.E., 2017. Acetyl-CoA carboxylase overexpression in herbicide-resistant large crabgrass (*Digitaria sanguinalis*). Pest Management Science 73, 2227–2235.

Mithila J., McLean M.D., Chen S., Christopher J., 2012. Development of near-isogenic lines and identification of markers linked to auxinic herbicide resistance in wild mustard (*Sinapis arvensis* L.). Pest Management Science, 68, 548–556.

Okada M., Hanson B.D., Hembree K.J., Peng Y., Shrestha A., Stewart C.N., Wright S.D., Jasieniuk M., 2013. Evolution and spread of glyphosate resistance in *Conyza canadensis* in California. Evolutionary Applications 6, 761–777.

Patzoldt W.L., Hager A.G., McCormick J.S., Tranel P.J., 2006. A codon deletion confers resistance to herbicides inhibiting protoporphyrinogen oxidase. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103, 12329–12334.

Petit C., Duhieu B., Boucansaud K., Délye C., 2010. Complex genetic control of non-target-site-based resistance to herbicides inhibiting acetyl-coenzyme A carboxylase and acetolactate-synthase in Alopecurus myosuroides Huds. Plant Science 178, 501-509.

R4P (Réseau de Réflexions et de Recherches sur les Résistances aux Pesticides), site internet: https://www.r4p-inra.fr/fr/glossaire/

R4P Network, 2016. Trends and challenges in pesticide resistance detection. Trends in Plant Science 21, 834-853.

Scarabel L., Pernin F., Délye C., 2015. Occurrence, genetic control and evolution of non-target-site based resistance to herbicides inhibiting acetolactate synthase (ALS) in the dicot weed *Papaver rhoeas*. Plant Science, 238, 158-169.

Yu Q., Jalaludin A., Han H., Chen M., Sammons R.D., Powles S.B., 2015. Evolution of a double amino acid substitution in the EPSP synthase in *Eleusine indica* conferring high level glyphosate resistance. Plant Physiology 167, 1440–1447.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).

https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL ou DOI).