

**INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**  
ECOLE DOCTORALE : Ressources, Procédés, Produits, Environnement (RP2E)

**Laboratoires d'accueil** : AgroSystèmes, Territoires, Ressources Mirecourt (ASTER - Mirecourt) Inra, UR 055  
Laboratoire Agronomie - Environnement UMR 1121 Inra-Nancy Université

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□

## THÈSE

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**  
*Spécialité : Sciences Agronomiques*  
(arrêté du 7 août 2006)

Présentée et soutenue publiquement par  
**Etienne Gaujour**

le 11 mai 2010



# Évaluation des sources d'espèces et des déterminants de la diversité végétale des parcelles agricoles

- Interchamps, stock semencier, pratiques agricoles et paysage  
de l'Installation Expérimentale Inra ASTER Mirecourt -



### Devant le jury composé de :

|                                   |  |                              |
|-----------------------------------|--|------------------------------|
| M. Paolo <b>Barberi</b>           | Professeur - Scuola Superiore Sant'Anna, Pisa (Italia) | <i>Rapporteur</i>            |
| M. Jean-Philippe <b>Guillemin</b> | Maître de Conférences - AgroSup Dijon                  | <i>Examineur</i>             |
| Mme Sandrine <b>Petit</b>         | Directeur de Recherche - Inra BGA Dijon                | <i>Rapporteur</i>            |
| M. Sylvain <b>Plantureux</b>      | Professeur - Nancy Université INPL(ENSAIA)             | <i>Directeur de thèse</i>    |
| M. Jean <b>Roger-Estrade</b>      | Professeur - AgroParisTech                             | <i>Examineur (Président)</i> |
| M. Blaise <b>Touzard</b>          | Maître de Conférences - Université de Bordeaux         | <i>Examineur</i>             |
| M. Bernard <b>Amiaud</b>          | Maître de Conférences - Nancy Université INPL(ENSAIA)  | <i>Invité</i>                |
| Mme Catherine <b>Mignolet</b>     | Ingénieur de Recherche - Inra ASTER Mirecourt          | <i>Invité</i>                |



**INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**  
ECOLE DOCTORALE : Ressources, Procédés, Produits, Environnement (RP2E)

**Laboratoires d'accueil** : AgroSystèmes, Territoires, Ressources Mirecourt (ASTER - Mirecourt) Inra, UR 055  
Laboratoire Agronomie - Environnement UMR 1121 Inra-Nancy Université

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□

## **THÈSE**

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**  
*Spécialité : Sciences Agronomiques*  
(arrêté du 7 août 2006)

Présentée et soutenue publiquement par

**Etienne Gaujour**

le 11 mai 2010

# **Évaluation des sources d'espèces et des déterminants de la diversité végétale des parcelles agricoles**

Interchamps, stock semencier, pratiques agricoles et paysage  
de l'Installation Expérimentale Inra ASTER Mirecourt

### **Devant le jury composé de :**

|                                   |  |                              |
|-----------------------------------|--|------------------------------|
| M. Paolo <b>Barberi</b>           | Professeur - Scuola Superiore Sant'Anna, Pisa (Italia) | <i>Rapporteur</i>            |
| M. Jean-Philippe <b>Guillemin</b> | Maître de Conférences - AgroSup Dijon                  | <i>Examineur</i>             |
| Mme Sandrine <b>Petit</b>         | Directeur de Recherche - Inra BGA Dijon                | <i>Rapporteur</i>            |
| M. Sylvain <b>Plantureux</b>      | Professeur - Nancy Université INPL(ENSAIA)             | <i>Directeur de thèse</i>    |
| M. Jean <b>Roger-Estrade</b>      | Professeur - AgroParisTech                             | <i>Examineur (Président)</i> |
| M. Blaise <b>Touzard</b>          | Maître de Conférences - Université de Bordeaux         | <i>Examineur</i>             |
| M. Bernard <b>Amiaud</b>          | Maître de Conférences - Nancy Université INPL(ENSAIA)  | <i>Invité</i>                |
| Mme Catherine <b>Mignolet</b>     | Ingénieur de Recherche - Inra ASTER Mirecourt          | <i>Invité</i>                |





**Département Sciences pour l'Action et  
le Développement**



Ce travail a été co-financé par le département Sciences pour l'Action et le Développement de l'Inra et par la Région Lorraine.

Il a été réalisé principalement dans l'Unité de Recherche AgroSystèmes, Territoires, Ressources de Mirecourt (Inra UR 055 ASTER Mirecourt, 662 avenue Louis Buffet F-88500 Mirecourt (France)) en collaboration avec le Laboratoire Agronomie-Environnement (UMR 1121 Inra-Nancy Université (ENSAIA) 2 avenue de la forêt de Haye).



# Remerciements

Malgré l'unique nom présent au milieu de la première de couverture, cette thèse est le résultat du travail de tout un collectif (humain et bovin !) que j'aimerais très sincèrement remercier. Je ne retiendrai dans ces quelques paragraphes que ceux qui ont participé positivement à mon travail de thèse. Ne cherchez pas de remerciements "politiquement corrects", ces lignes en sont dépourvues - ceux qui me connaissent l'auraient sans doute deviné !

Je remercie tout d'abord mes deux financeurs : le département INRA "Sciences pour l'Action et le Développement" dirigé par Jean-Marc Meynard, et le Conseil Régional de Lorraine.

Je tiens à manifester toute ma gratitude à mes deux encadrants de thèse, Catherine et Bernard. Vous m'avez fait confiance, guidé et soutenu tout au long de ces 4 années, d'abord en stage puis en thèse. Je partagerai le "meilleur" de ce travail avec vous et prendrai à ma charge le "pire". Vous avez toujours pris le temps de répondre à mes interrogations malgré vos charges respectives de travail, particulièrement la direction d'une unité de recherche pour Catherine et des enseignements pour Bernard. Vous avez réussi à prendre du temps pour que nous participions, en binômes, aux Réflexives<sup>®</sup>. Vous m'avez soutenu lorsque je souhaitais participer à des congrès ou à des formations. Vous m'avez également soutenu, vous, lorsque j'ai été confronté à des agents incompetents ou fourbes ou hypocrites. Vous avez résisté aussi à mon franc-parler, ce qui, je pense, n'a pas dû être toujours facile. Pour tout cela, je vous suis reconnaissant. Je remercie également Catherine pour m'avoir permis une telle implication dans l'unité de Mirecourt et pour avoir fait preuve de transparence sur la vie scientifique de cette unité.

Mes remerciements vont aussi à Claudine Thenail, Didier Le Cœur, Estelle Langlois, François Bretagnolle et Sylvain Plantureux, tous membres de mon comité de thèse. Vous m'avez apporté des éclairages différents sur mon sujet. Merci surtout à Claudine qui m'a permis de remettre l'agriculteur dans mon travail de thèse, et d'être ainsi un peu plus SADien !

Je suis honoré que Paolo Barberi, Sandrine Petit, Jean Roger-Estrade, Blaise Touzard, et Jean-Philippe Guillemain aient accepté de juger mon travail et je remercie particulièrement Paolo et Sandrine d'avoir accepté la charge de rapporteurs.

Un grand merci aussi aux secrétaires, Thamara, Liliane, Corinne (j'ai mis 2 "n" uniquement pour t'embêter !), Christelle et Valérie pour leur travail (ordres de missions, contrats, logement, recherche d'articles) et pour les inoubliables moments de rigolade que nous avons partagés. Je profite de ces quelques lignes pour souhaiter à Liliane une excellente retraite !

Je remercie sincèrement Dominique Thiery pour son aide lors de mes expérimentations sous serres visant à connaître le contenu du stock semencier. Le travail de préparation des échantillons était simple mais pas forcément agréable. Merci beaucoup pour ton aide et pour nos avis partagés !

Merci également aux stagiaires qui m'ont apporté leur aide précieuse durant ce travail : Amandine, Alice, Bilel. Merci aussi à Anicet qui a saisi la grande majorité de mes relevés floristiques.

Ces 4 années de recherche m'ont donné l'opportunité de ne pas me focaliser exclusivement sur mon sujet de thèse (paradoxal non ?!). J'ai pu avoir d'autres regards sur l'agronomie et les sujets qui gravitent autour de cette agronomie ... même si parfois les discussions partaient dans d'autres galaxies. Pour toutes les discussions sur l'agriculture, l'agronomie, je remercie vivement Sophie et Séverine. J'exprime également toute mon amitié à Xavier pour m'avoir démontré par d'interminables discussions (euh parfois, je ne te suivais plus !) que l'agronomie ne s'arrête pas aux clôtures des parcelles.

Pour clore les remerciements professiono-professionnels, je remercie l'ensemble du groupe dans lequel Catherine et moi étions lors des Réflexives : Catherine D., Erwan, Sonia, Emmanuelle, Benoît, Aurélie, François, David et Christine. Un merci particulier à Catherine D. pour ses commentaires, ses critiques, son honnêteté, ses encouragements et bien sûr pour ses blagues de zootechnicienne ! Merci également à Marie-Claude Roland sans qui les Réflexives n'auraient jamais vu le jour.

Je souhaite adresser mon amitié et ma sympathie à l'ensemble des doctorants, post-doc' ou ATER auprès desquels j'ai passé ces années de thèse, avec des parties de fous rires et de bêtises toutes plus idiotes les unes que les autres : grand Seb (et sa fameuse "mobilette"), p'tit ben, Emma, Mike, Lama, Julie (retrouvée ensuite à Mirecourt !), Zaïnab, Sissi, Rami (qui n'est ni doctorant, ni post-doc, ni ATER, mais qui faisait bel et bien partie de la troupe !), Audrey, Damien S. et El Ghali. Je n'oublie pas non plus les stagiaires ou CDD présents : Thomas, Aurélie, Patricia, Mathilde, Lucie, Elise, Morgane, Laura, Laurine, Clément (je reviendrai sur ce personnage dans la suite de mes remerciements!), ...

J'arrive (enfin !) à la partie consacrée à celles et ceux qui m'ont supporté presque tous les jours (heureusement pour eux, ils partaient en week-end et en vacances !!!) depuis mars 2008. Je veux bien sûr parler de l'ensemble du personnel de l'Unité de Mirecourt.

Je comptais vous consacrer un paragraphe chacun/chacune en décrivant succinctement les raisons de ces remerciements. Mais le manuscrit de thèse est déjà très épais et puis, surtout, ces raisons ne regardent que nous. Je saurai vous remercier encore plus sincèrement que de griffonner quelques baffouilles sur ces pages. Sachez que vous m'avez réservé un très bon accueil, vous m'avez fait confiance (enfin je crois !), et j'espère en avoir été digne.

Catherine, Céline, Fabienne, Julie, Xavier, André, Florence, Louis, Rémi, Jean-Marie, Emilie, Claire, David, Marc B., Damien F., Corine, Liliane, Valérie, Christelle, Claude B., Marc H., Thierry, Régis, Jean-Paul, Bruno, Claude C., Jean-Luc, Stéphane, Christophe, Jacqueline, David, Gilles L'H., Gilles R., Jean H., Clément, Pierre-Yves et bien évidemment MF 152, merci à vous toutes et tous. Vous m'avez permis de travailler dans de très bonnes conditions, dans une humeur chaleureuse, et surtout agricole ! Quel pied d'entendre ronronner le 6000 et non les diverses sirènes et klaxons d'un travail citadin ! Corrigéant les quelques coquilles dissimulées dans ce manuscrit durant l'été 2010, je dois également ajouter mes remerciements au tout jeune arrivant dans l'unité : MF 6465 !!

Je remercie plus particulièrement Thierry sans qui je n'aurais pas eu si bonne presse auprès de l'IE, Xavier dont les connaissances agronomiques me surprennent toujours, Marc H. pour nos échanges *ASTER-ziens*, son amitié et son impressionnante capacité à faire 60 stères de bois en une demie-journée, Jean-Paul pour nos discussions allant de la barre d'effort d'un tracteur jusqu'à l'histoire de la fusée Ariane, et puis un grand merci également au Claude de Removille (!) pour avoir répondu à mes nombreuses questions agrico-agronomiques, aussi pour m'avoir permis de faire un peu plus que de simples tours de plaine au sein de l'IE ..., et surtout pour son amitié.

Il manque bien sûr le paragraphe consacré à mon collègue matinal, l'informaticien de talent, mon "étranger" qui parle VBA couramment (et le vosgien aussi !), et par-dessus tout mon Ami. Je suis très heureux de l'aventure qui nous a fait travailler ensemble : la base de données *ASTER-iz*. Je te félicite encore pour ton travail et ne parviendrai sans doute jamais à te remercier suffisamment pour tout cela. J'ai une pensée également vers Maryline, qui a dû souvent attendre ton retour tardif le soir alors que nous réfléchissions à la manière d'informatiser des flux de semences ou je ne sais quoi encore. Une pensée également à Jacques Robin (et ses homologues champagniseurs !!) dont nous utilisons les produits comme autorécompense du travail accompli sur cette base de données. Comme nous nous le disons régulièrement, "cette histoire n'est pas finie, on a du r'tard ...", qu'as-tu de prévu la semaine prochaine ?!!!

Je pense également que ce travail de thèse n'aurait pu être mené ainsi si mes amis n'avaient pas été à mes côtés, physiquement ou non. Un grand merci donc à Robert (dit aussi "mon allemand préféré"), à Flore, à Jeff, à Nanou, à Xavier, et à Clément & Clotilde. Même si vous avez essayé, Clément et Clotilde, de me faire sombrer dans l'alcoolisme à plusieurs reprises, j'ai tenu bon ! Un grand merci à tous les deux pour les séances jardin, VTT (même si j'étais obligé de me retourner pour vous voir !!!), apéro, repas diététiques...

Enfin, je ne me suis pas intéressé à l'agronomie par hasard. Merci à mes parents et à ma sœur pour avoir accepté de me laisser partir "dans le grand Nord" et surtout pour m'avoir mis, à mon plus jeune âge, dans une "crèche" dont peuvent rêver tous les enfants : une famille de paysans, et quelle famille ! Merci donc à tous les Beaumier de Brinon qui ont supporté "l'ami ten' " - jours et nuits, semaines et week-ends - et ses nombreuses questions. Un immense merci à vous tous.



# SOMMAIRE

|                         |    |
|-------------------------|----|
| Table des tableaux..... | 15 |
| Table des figures.....  | 17 |

## Introduction générale

|  |    |
|--|----|
| 1. Contexte général .....  | 27 |
| 2. La diversité végétale au service de la production agricole .....                        | 29 |
| 3. Quelle gestion de la diversité végétale pour favoriser ses services agronomiques ?..... | 33 |
| 4. Les objectifs de ma thèse .....   | 37 |
| 5. Organisation du manuscrit de thèse.....   | 39 |
| Synthèse .....   | 42 |

## Chapitre 1 : Synthèses bibliographiques

|  |     |
|--|-----|
| 1. Les facteurs influençant la diversité végétale des prairies permanentes et les processus associés.... | 49  |
| 2. Les facteurs influençant la diversité végétale des champs cultivés et les processus associés .....    | 95  |
| 2.1.1. Les facteurs appréhendables à l'échelle de la parcelle.....                                       | 98  |
| 2.1.1.1. Le mode de production : intensif vs extensif .....  | 99  |
| 2.1.1.2. La rotation culturale .....   | 101 |
| 2.1.1.3. La culture en place .....   | 103 |
| 2.1.1.4. Le semis .....  | 106 |
| 2.1.1.5. La fertilisation .....  | 107 |
| 2.1.1.6. Désherbage.....   | 109 |
| 2.1.1.7. Le travail du sol.....  | 110 |
| 2.1.1.8. La moisson .....  | 114 |
| 2.1.1.9. Le stock semencier du sol .....   | 115 |
| 2.1.2. Les facteurs appréhendables à l'échelle du paysage.....   | 116 |
| 2.1.2.1. L'hétérogénéité du paysage .....  | 117 |
| 2.1.2.2. L'effet des bordures de parcelles .....   | 118 |
| Synthèse .....   | 123 |

## Chapitre 2 : Site étudié et méthodes

|  |     |
|--|-----|
| 1. Site étudié : une exploitation à bas niveau d'intrants, adaptée au milieu ..... | 129 |
| 2. Échantillonnage des parcelles .....   | 131 |
| 2.1. Prairies permanentes.....   | 131 |

|   |            |
|---|------------|
| 2.2. Champs cultivés.....   | 134        |
| <b>3. Échantillonnage de la végétation en place au centre des parcelles .....</b> | <b>135</b> |
| 3.1. Échantillonnage de la végétation en prairies permanentes .....               | 136        |
| 3.2. Échantillonnage de la végétation en champs cultivés .....                    | 140        |
| <b>4. Caractérisation de la végétation .....</b>                                  | <b>141</b> |
| 4.1. Caractérisation taxonomique .....  | 141        |
| 4.2. Caractérisation fonctionnelle .....  | 142        |
| 4.2.1. Propriétés fonctionnelles retenues.....                                    | 142        |
| 4.2.2. Sources des données relatives aux propriétés fonctionnelles.....           | 143        |
| <b>Synthèse .....</b>   | <b>145</b> |

### **Chapitre 3 : Rôle des interchamps et du stock semencier comme sources d'espèces**

|   |            |
|---|------------|
| <b>1. Matériel et méthodes .....</b>  | <b>154</b> |
| 1.1. Détermination de la composition du stock semencier du sol.....   | 154        |
| 1.1.1. Prélèvement de sol.....  | 154        |
| 1.1.1.1. Prairies permanentes .....   | 154        |
| 1.1.1.2. Champs cultivés .....  | 156        |
| 1.1.2. Détermination de la composition en espèces du stock semencier.....   | 157        |
| 1.2. Échantillonnage de la végétation en place dans l'interchamp .....  | 159        |
| 1.2.1. Choix des interchamps.....   | 159        |
| 1.2.2. Échantillonnage de la végétation dans l'interchamp .....   | 161        |
| 1.3. Comparaisons statistiques de la diversité végétale entre les compartiments sources et le centre des parcelles..... | 162        |
| 1.3.1. Comparaison taxonomique .....  | 163        |
| 1.3.2. Comparaison de la diversité fonctionnelle .....  | 165        |
| 1.3.3. Caractérisation fonctionnelle des communautés végétales des différents compartiments étudiés.....                | 166        |
| <b>2. Le stock semencier .....</b>  | <b>168</b> |
| 2.1. Les comparaisons des communautés végétales présentes dans les deux horizons .....                                  | 168        |
| 2.1.1. Comparaisons taxonomiques .....  | 168        |
| 2.1.2. Les comparaisons fonctionnelles .....  | 171        |
| 2.1.2.1. Les richesses en attributs.....  | 171        |
| 2.1.2.2. Les compositions en attributs .....  | 172        |
| 2.2. Les comparaisons du stock semencier et de la végétation en place au centre des parcelles .....                     | 177        |
| 2.2.1. Stock semencier et végétation en place en champs cultivés .....  | 177        |
| 2.2.1.1. Comparaison taxonomique.....   | 177        |
| 2.2.1.2. Comparaison fonctionnelle.....   | 179        |
| 2.2.2. Stock semencier et végétation en place dans les prairies permanentes .....                                       | 183        |
| 2.2.2.1. Comparaison taxonomique.....   | 183        |
| 2.2.2.2. Comparaison fonctionnelle.....   | 185        |
| 2.3. Discussion des résultats obtenus sur l'étude du stock semencier et de la végétation en place.....                  | 190        |
| 2.3.1. Le stock semencier dans les horizons de sol des parcelles agricoles.....   | 190        |

|  |            |
|--|------------|
| 2.3.1.1. Différences taxonomiques et fonctionnelles entre les deux horizons testés .....   | 190        |
| 2.3.1.2. Les pratiques agricoles pourraient-elles modifier les caractéristiques des stocks semenciers identifiés dans les deux horizons de sol ? ..... | 193        |
| 2.3.2. <i>Différences taxonomiques et fonctionnelles entre le stock semencier et la végétation en place</i> ....                                       | 193        |
| 2.3.2.1. Cas des champs cultivés .....   | 193        |
| 2.3.2.2. Cas des prairies permanentes.....   | 195        |
| 2.3.3. <i>Stock semencier : source ou refuge d'espèces végétales pour les centres des parcelles ?</i> .....  | 197        |
| 2.3.3.1. Cas des champs cultivés .....   | 197        |
| 2.3.3.2. Cas des prairies permanentes.....   | 198        |
| <b>3. La végétation en place dans les interchamps</b> .....  | <b>201</b> |
| 3.1. Les comparaisons de la végétation en place des interchamps avec celle du centre des parcelles cultivées .....                                     | 201        |
| 3.1.1. <i>Comparaison taxonomique</i> .....  | 201        |
| 3.1.2. <i>Comparaison fonctionnelle</i> .....  | 201        |
| 3.1.2.1. Richesse en attributs.....  | 201        |
| 3.1.2.2. Composition en attributs .....  | 203        |
| 3.1.2.3. Caractérisation fonctionnelle de la végétation dans les deux compartiments.....   | 206        |
| 3.2. Les comparaisons de la végétation en place des interchamps avec celle du centre des prairies permanentes .....                                    | 209        |
| 3.3. Les comparaisons des végétations en place dans les interchamps et aux centres des parcelles, à l'échelle de l'exploitation .....                  | 231        |
| 3.3.1. <i>Comparaison taxonomique</i> .....  | 231        |
| 3.3.2. <i>Comparaison fonctionnelle</i> .....  | 232        |
| 3.3.2.1. Richesse en attributs.....  | 232        |
| 3.3.2.2. Composition en attributs .....  | 232        |
| 3.4. Discussion des résultats obtenus sur l'étude de la végétation des interchamps et celle du centre des parcelles.....                               | 239        |
| 3.4.1. <i>Différences taxonomiques et fonctionnelles de la végétation entre les deux compartiments étudiés</i> .....                                   | 239        |
| 3.4.1.1. Cas des champs cultivés .....   | 239        |
| 3.4.1.2. Cas des prairies permanentes.....   | 241        |
| 3.4.1.3. Cas de l'ensemble des interchamps et de l'ensemble des centres de parcelles, à l'échelle de l'exploitation.....                               | 241        |
| 3.4.2. <i>Les interchamps : sources, puits ou refuges ?</i> .....  | 242        |
| 3.4.2.1. Cas des champs cultivés .....   | 242        |
| 3.4.2.2. Cas des prairies permanentes.....   | 246        |
| 3.4.2.3. Cas de l'ensemble des interchamps et de l'ensemble des centres de parcelles .....   | 247        |
| 3.5. Discussion du chapitre .....  | 247        |

## **Chapitre 4 : Structure du gradient de végétation prairiale bordure-centre**

|  |            |
|--|------------|
| <b>1. Matériel et méthodes</b> .....                 | <b>261</b> |
| 1.1. Choix des bordures échantillonnées .....        | 261        |
| 1.2. Échantillonnage de la végétation en place ..... | 263        |
| 1.3. Analyses statistiques.....                      | 263        |

|  |            |
|--|------------|
| <b>2. Les effets du type d'interchamp et de la distance à la bordure sur la composition fonctionnelle de la végétation dans les bords des prairies permanentes .....</b> | <b>264</b> |
| 2.1. Effets du type d'interchamp .....   | 264        |
| 2.2. Effets de la distance à la bordure .....  | 266        |
| <b>3. Discussion .....</b>   | <b>274</b> |
| 3.1. Effets de l'interaction [type d'interchamp × distance] sur la composition fonctionnelle de la végétation du bord des prairies permanentes .....                     | 274        |
| 3.2. Effets du type d'interchamp sur la composition fonctionnelle de la végétation du bord des prairies permanentes.....   | 274        |
| 3.3. Effets de la distance à la bordure sur la composition fonctionnelle de la végétation du bord des prairies permanentes.....  | 276        |
| <b>Synthèse .....</b>  | <b>278</b> |

## **Chapitre 5 : Influence des trajectoires des parcelles sur leur diversité végétale**

|  |            |
|--|------------|
| <b>1. La constitution des jeux de données .....</b>  | <b>285</b> |
| 1.1. Les pratiques agricoles retenues .....  | 285        |
| 1.1.1. Récupération des données.....   | 285        |
| 1.1.2. Pré-traitement des données brutes issues d'ASTER-ix.....  | 315        |
| 1.2. La caractérisation de la mosaïque paysagère autour des parcelles étudiées .....                                       | 316        |
| 1.2.1. Échelles spatiales retenues .....   | 317        |
| 1.2.2. Les occupations du sol retenues.....  | 318        |
| 1.2.3. Le recueil et la spatialisation des occupations du sol depuis l'été 1997.....                                       | 321        |
| 1.2.4. Les outils pour caractériser la mosaïque paysagère .....  | 322        |
| 1.3. Le choix du pas de temps et de l'échelle temporelle.....  | 323        |
| 1.3.1. Un pas de temps annuel .....  | 323        |
| 1.3.2. Un recul temporel de neuf ans .....   | 324        |
| <b>2. Les traitements statistiques des jeux de données .....</b>   | <b>325</b> |
| 2.1. La caractérisation des trajectoires des parcelles .....   | 326        |
| 2.1.1. Les trajectoires des parcelles selon les pratiques agricoles .....  | 328        |
| 2.1.2. Les trajectoires des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère .....                            | 329        |
| 2.2. La détermination de l'influence relative des deux trajectoires sur la diversité végétale .....                        | 331        |
| 2.2.1. Transformation des données de diversité végétale .....  | 331        |
| 2.2.2. Partition de la variance et vérification des valeurs obtenues .....   | 332        |
| 2.3. La détermination de l'influence du type de regroupement des occupations du sol .....                                  | 333        |
| <b>3. Résultats.....</b>   | <b>333</b> |
| 3.1. Description des pratiques agricoles et des caractéristiques paysagères .....  | 333        |
| 3.2. Influence relative des trajectoires de parcelles et des caractéristiques du sol sur la diversité végétale ..          | 335        |
| 3.2.1. Importance de la définition des occupations du sol.....   | 335        |
| 3.2.2. Importance de l'échelle spatiale de description des caractéristiques paysagères .....                               | 335        |
| 3.2.3. Influence relative des deux trajectoires de parcelles et des caractéristiques du sol sur la diversité végétale..... | 336        |

|  |            |
|--|------------|
| 3.3. Les trajectoires de parcelles apportent-elles une part d'explication supplémentaire en comparaison de données annuelles ? ..... | 337        |
| <b>4. Discussion .....</b>   | <b>339</b> |
| 4.1. La description du paysage .....   | 339        |
| 4.2. Effets relatifs des caractéristiques du sol et des trajectoires de parcelles .....  | 341        |
| 4.3. La prise en compte des trajectoires apporte-t-elle une plus-value? .....  | 344        |
| <b>5. Conclusion .....</b>   | <b>345</b> |

## *Discussion générale*

|  |            |
|--|------------|
| <b>1. Synthèse des résultats et validation des hypothèses initiales.....</b>   | <b>354</b> |
| 1.1. Synthèse des résultats obtenus.....   | 354        |
| 1.2. Validation des hypothèses initiales.....  | 355        |
| 1.2.1. La pertinence de l'échelle de l'exploitation agricole.....  | 355        |
| 1.2.2. Les trajectoires de parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère sont à prendre en compte.....     | 357        |
| 1.2.3. Les bénéfices d'une description fonctionnelle de la diversité végétale .....  | 358        |
| <b>2. Les leviers d'action de l'agriculteur pour gérer la diversité végétale des parcelles qu'il exploite... 359</b>       | <b>359</b> |
| <b>3. Les perspectives de recherche.....</b>   | <b>361</b> |
| 3.1. Prise en compte et définition des trajectoires de parcelles .....   | 361        |
| 3.2. Relations entre la diversité biologique des parcelles agricoles et les services agronomiques de cette diversité ..... | 363        |
| 3.3. Évaluation des flux d'espèces et de leurs vecteurs dans le territoire d'une exploitation agricole.....                | 364        |

|                         |            |
|-------------------------|------------|
| <b>Références .....</b> | <b>367</b> |
|-------------------------|------------|

|                       |            |
|-----------------------|------------|
| <b>Glossaire.....</b> | <b>393</b> |
|-----------------------|------------|

|                      |            |
|----------------------|------------|
| <b>Annexes .....</b> | <b>399</b> |
|----------------------|------------|

Annexe 1. Listes des différents attributs fonctionnels considérés dans ma thèse avec les espèces végétales identifiées sur l'Installation Expérimentale de l'Inra ASTER Mirecourt.

Annexe 2. Listes des différentes communications que j'ai effectuées ou auxquelles j'ai participé.



# TABLE DES TABLEAUX

## Introduction générale

|   |    |
|---|----|
| Tableau 1. Services agronomiques de la diversité végétale et les fonctions écologiques associées (D'après Le Roux et al., 2008). "+" : favorise ; "-" : réduit ; ( ) : effet non tranché dans la littérature..... | 32 |
| Tableau 2. Challenges écologiques et propriétés fonctionnelles retenues dans mon travail de thèse. ....   | 38 |

## Chapitre 1 : Synthèses bibliographiques

|  |     |
|--|-----|
| Tableau 1. 1. Recensement non exhaustif des espèces cultivées sécrétant des composés allélopathiques, noms de ces composés et espèces adventices visées.....   | 104 |
| Tableau 1. 2. Synthèse des facteurs influençant la végétation adventice des champs cultivés, leurs effets et les processus impliqués, ainsi que les principales références bibliographiques fournissant ces informations. Les effets indiqués se produisent lorsque le niveau des facteurs augmente ou bien lorsque la fréquence de mise en œuvre du facteur s'accroît. .... | 121 |

## Chapitre 2 : Site étudié et méthodes

|   |     |
|---|-----|
| Tableau 2. 1- Moyennes des variables prises en compte dans l'Analyse en Composantes Principales pour les 4 classes issues de la typologie. Les valeurs en gras correspondent aux variables les plus discriminantes par classe. .... | 134 |
| Tableau 2. 2- Effectifs de parcelles échantillonnées dans les 4 systèmes de culture et leurs effectifs totaux ....  | 134 |
| Tableau 2. 3- Les sept propriétés fonctionnelles retenues et leurs attributs respectifs (D'après Grime et al., 2007). ....  | 144 |

## Chapitre 3 : Rôle des interchamps et du stock semencier comme sources d'espèces

|   |     |
|---|-----|
| Tableau 3. 1- Données méthodologiques en prairies permanentes issues de références publiées : surface du plot étudiée (A), nombre de prélèvements (n), surface de sol prélevée par prélèvement (Surface pré <sup>l</sup> = a) et indices relatifs à ces grandeurs. Dans mes expérimentations, ces indices valent respectivement 0,2 et 15,7. .... | 155 |
| Tableau 3. 2- Données méthodologiques en champs cultivés issues de références publiées : surface du plot étudiée (A), nombre de prélèvements (n), surface de sol prélevée par prélèvement (Surface pré <sup>l</sup> = a) et indices relatifs à ces grandeurs. Dans mes expérimentations, ces indices valent respectivement 0,01 et 0,56. ....     | 156 |
| Tableau 3. 3. Les différents types d'interchamps échantillonnés sur l'Installation Expérimentale de Mirecourt et les effectifs échantillonnés correspondants (PP = prairie permanente, CC = champ cultivé). ....  | 159 |
| Tableau 3. 4. Listes des espèces identifiées dans les stocks semenciers en prairies permanentes et en champs cultivés. Les valeurs indiquent le nombre d'espèces dans chaque cas. ....  | 170 |
| Tableau 3. 5. Liste des espèces les plus abondantes (en moyenne) dans la végétation en place des champs cultivés et dans leur stock semencier. Les valeurs relatives au stock semencier concernent le profil 0-25 cm. ....  | 178 |
| Tableau 3. 6. Listes des espèces identifiées dans le stock semencier et dans la flore adventice des champs cultivés. ....   | 178 |

|   |     |
|---|-----|
| Tableau 3. 7. Listes des espèces dominantes (en moyenne par plot) identifiées dans la végétation en place et le stock semencier au centre des prairies permanentes..... | 183 |
| Tableau 3. 8. Listes des espèces identifiées dans le stock semencier et dans la végétation du centre des prairies permanentes.....                                      | 184 |
| Tableau 3. 9. Listes des espèces identifiées dans la végétation en place des interchamps et du centre des champs cultivés. ....   | 202 |
| Tableau 3. 10. Effectifs des plots pris en compte dans cette partie, selon le compartiment et l'année. ....   | 231 |
| Tableau 3. 11. Nombre d'espèces communes entre les différents compartiments et indices de Sørensen correspondants, $SI_0$ et $SI_{max}$ . ....                          | 232 |
| Tableau 3. 12. Listes des espèces identifiées dans les différents compartiments en 2006, 2007 et 2008.....  | 238 |
| Tableau 3. 13. Listes des espèces identifiées dans les interchamps et les centres des parcelles cultivées en 2008. ....   | 245 |
| Tableau 3. 14. Liste des espèces communes aux centres et aux interchamps des parcelles cultivées, selon les relevés 2008, avec les abondances respectives. ....         | 246 |

### **Chapitre 4 : Structure du gradient de végétation prairiale bordure-centre**

|   |     |
|---|-----|
| Tableau 4. 1. Proportions moyennes d'espèces (% $\pm$ écart-type) possédant les différents attributs dans les bords de parcelles, selon les différents types d'interchamp. Les résultats du test a posteriori de Tukey sont indiqués : des lettres différentes indiquent une différence significative entre types d'interchamp. . | 266 |
|---|-----|

### **Chapitre 5 : Influence des trajectoires des parcelles sur leur diversité végétale**

|  |     |
|--|-----|
| Tableau 5. 1. Synthèse des différents facteurs et de leurs unités (ou catégories) retenus pour caractériser la trajectoire des parcelles selon les pratiques mises en œuvre (UGB = Unité Gros Bovins; ha = hectares). ....   | 286 |
| Tableau 5. 2. Liste des différentes occupations du sol définies, et leur regroupement, pour décrire les caractéristiques paysagères autour des parcelles étudiées. ....  | 319 |
| Tableau 5. 3. Indices (et leur abréviation sous Patch Analyst) retenus pour décrire l'agencement spatial des occupations du sol et les grandeurs associées.....  | 322 |
| Tableau 5. 4. Tableau comptabilisant les effectifs de parcelles, selon leur type (prairie permanente ou champ cultivé) utilisés pour quantifier l'influence relative des trajectoires des parcelles sur leur diversité végétale.....   | 325 |
| Tableau 5. 5. Tableau indiquant les correspondances entre les niveaux des variables date de semis et date de première fauche et les dates calendaires. ....  | 328 |
| Tableau 5. 6. Liste des différentes modalités retenues pour qualifier la texture, la profondeur et le substratum des sols.....   | 331 |
| Tableau 5. 7. Descriptif des pratiques agricoles mises en œuvre dans les parcelles étudiées et de leur mosaïque paysagère avant et après la conversion à l'agriculture biologique. ....  | 334 |
| Tableau 5. 8. Résultats des partitions de variance réalisées sur les trois tableaux de données à expliquer, en considérant soit les descriptions précises des occupations du sol soit des regroupements de celles-ci. ....   | 335 |
| Tableau 5. 9. Résultats des partitions de la variance exprimant la part de variabilité des différents tableaux à expliquer expliquée soit par les trois tableaux explicatifs soit par le seul tableau explicatif relatif aux caractéristiques de la mosaïque paysagère, pour les trois échelles spatiales retenues. .... | 336 |



# TABLE DES FIGURES

## Introduction générale

|   |    |
|---|----|
| Figure 1- Schématisation du concept écologique de production agricole (D'après van Ittersum and Rabbinge, 1997). .....  | 29 |
| Figure 2- Schématisation des deux groupes de facteurs influençant la diversité végétale des parcelles agricoles à l'échelle de l'exploitation et lien avec la production agricole. Les interaction indiquées en rouge sont celles auxquelles je me suis intéressé dans ma thèse. .... | 34 |
| Figure 3- Localisations et distinctions entre bordure et interchamps dans le cas de prairies permanentes (photo en haut) et de champs cultivés (schéma en bas). .....   | 37 |
| Figure 4. Représentation de la position des différents chapitres de ma thèse par rapport à mon objet de recherche qu'est la diversité végétale au centre des parcelles. ....  | 39 |

## Chapitre 1 : Synthèses bibliographiques

|   |     |
|---|-----|
| Figure 1. 1. Structure du chapitre 1. ....  | 47  |
| Figure 1. 2- Structure intégrative des différents facteurs influençant la diversité végétale spontanée des champs cultivés, appréhendables à l'échelle de la parcelle. ....                                     | 99  |
| Figure 1. 3- Valeurs du ratio [R]/[FR] sous couvert de blé d'hiver en fonction de son développement, et effets inhibiteurs de ce ratio sur l'émergence de quelques adventices (d'après Kruk et al., 2006) ..... | 105 |
| Figure 1. 4. Exemples d'outils de travail du sol. ....  | 111 |
| Figure 1. 5. Schématisation des différences spatiales entre l'interchamp, la bordure, le bord de parcelle et le centre d'une parcelle cultivée. ....  | 118 |

## Chapitre 2 : Site étudié et méthodes

|  |     |
|--|-----|
| Figure 2. 1- Parcellaire de l'Installation Expérimentale dans son contexte paysager. ....  | 130 |
| Figure 2. 2- Schématisation des 4 rotations culturales mises en place sur l'IE de Mirecourt. Le chiffre correspond à la durée de la rotation et la lettre indique si la rotation contient uniquement des céréales d'hiver ("H"), ou des céréales d'hiver et des céréales de printemps ("P"). ....  | 131 |
| Figure 2. 3- Localisation des parcelles et des plots étudiés dans le parcellaire de l'IE. ....   | 132 |
| Figure 2. 4- Résultats de la typologie des prairies permanentes effectuée sur les valeurs moyennes, entre 2000 et 2005, du nombre de fauche annuel (Fauch), de l'intensité du pâturage (Pât.), et des apports en azote organique (Norg) et azote minéral (Nmin): en haut, la position des variables sur le cercle des corrélations ; en bas, la position des parcelles sur le premier plan factoriel de l'analyse en composantes principales ( facteur 1: 56,5% et facteur 2: 25%), ainsi que le regroupement des parcelles par la classification ascendante hiérarchique. Les parcelles entourées correspondent aux parcelles retenues dans l'échantillon. .... | 133 |
| Figure 2. 5. Localisation au sein de la parcelle Joly 52 du plot et du transect afin de comparer les résultats des 2 méthodes d'échantillonnage. ....  | 136 |
| Figure 2. 6. Photographie du plot d'échantillonnage de la végétation au centre des prairies permanentes. ....  | 137 |

|   |     |
|---|-----|
| Figure 2. 7- Graphique représentant la richesse spécifique en fonction du nombre de quadrats. Il permet d'estimer l'effort d'échantillonnage de la végétation en place au centre des prairies permanentes. .... | 138 |
| Figure 2. 8- Position des centres des quadrats dans le plot d'échantillonnage de la végétation en place au centre des champs cultivés (ici, Ravenel 11).....  | 140 |
| Figure 2. 9- Graphique représentant la richesse spécifique en fonction du nombre de quadrats. Il permet d'estimer l'effort d'échantillonnage de la végétation en place au centre des champs cultivés. ....      | 141 |

### **Chapitre 3 : Rôle des interchamps et du stock semencier comme sources d'espèces**

|   |     |
|---|-----|
| Figure 3. 1. Schéma descriptif du plan du chapitre 3. ....  | 153 |
| Figure 3. 2. Graphique représentant la richesse spécifique en fonction du nombre de quadrats. Il permet d'estimer l'effort d'échantillonnage du stock semencier du sol au centre de 2 prairies permanentes (○ : Friche 11, ■ : Marchande 11). ....  | 156 |
| Figure 3. 3. Illustration de quelques types d'interchamps en place sur le parcellaire de l'IE : (à partir du haut, dans le sens horaire) interchamps entre une prairie permanente et un fossé de collecte des eaux de drainage, PP / clôture électrique / PP, PP / barbelés / chemin, PP / barbelés / CC, PP / barbelés / forêt, PP / haie / CC, CC / CC. ....  | 160 |
| Figure 3. 4. Localisation des plots d'échantillonnage de la végétation en place au centre et dans les interchamps des parcelles de l'IE.....  | 161 |
| Figure 3. 5. Plot disposé dans l'interchamp pour échantillonner la végétation en place. ....  | 162 |
| Figure 3. 6. Richesses spécifiques et densités moyennes par plot ( $\pm$ écart-type) pour les deux horizons de sol étudiés en prairies permanentes. "*" une différence significative pour $P < 0,05$ . ....   | 168 |
| Figure 3. 7. Richesses spécifiques et densités moyennes par plot ( $\pm$ écart-type) pour les deux horizons de sol étudiés en champs cultivés. ....   | 169 |
| Figure 3. 8. Comparaison des moyennes ( $\pm$ écart-type) des richesses en attributs de la végétation du stock semencier des champs cultivés, dans les deux horizons du sol, pour chaque propriété fonctionnelle : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. ....   | 171 |
| Figure 3. 9. Comparaison des moyennes ( $\pm$ écart-type) des richesses en attributs de la végétation du stock semencier des prairies permanentes, dans les deux horizons du sol, pour chacune des propriétés fonctionnelles : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. "*" différence significative pour $P < 0,05$ . ... | 172 |
| Figure 3. 10. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut, en prairies permanentes. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis. ▲ : horizon supérieur (n=23) ; O : horizon inférieur (n=23). Les graphes représentent la position relative des différents plots, calculée à partir de la matrice des distances de Bray-Curtis. ....            | 173 |
| Figure 3. 11. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut, en champs cultivés. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis. ▲ : horizon supérieur (n=6) ; O : horizon inférieur (n=6). ....   | 174 |
| Figure 3. 12. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$ écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux horizons étudiés en prairies permanentes. seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences.....  | 175 |
| Figure 3. 13. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$ écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux horizons étudiés en champs cultivés. "*" différence significative pour $P < 0,05$ . ....   | 175 |
| Figure 3. 14. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie en prairies permanentes, ▲ : horizon supérieur ; O : horizon inférieur. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le  |     |

|   |     |
|---|-----|
| suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces. ....  | 176 |
| Figure 3. 15. Représentation graphique des résultats de la co-inertie en champs cultivés, ▲ : horizon supérieur ; O : horizon inférieur. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces. ....  | 176 |
| Figure 3. 16. Comparaison des richesses spécifiques moyennes par plot ( $\pm$ écart-type) dans le stock semencier et dans la flore adventice en place des champs cultivés. "*" différence significative pour $p < 0,01$ - test t Student. ....  | 177 |
| Figure 3. 17. Comparaison des moyennes ( $\pm$ écart-type) des richesses en attributs de la végétation en place et du stock semencier, au centre des champs cultivés, pour chacune des propriétés fonctionnelles : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_di : mode de dispersion des semences. "*" différence significative pour $P < 0,01$ ; "****" différence significative pour $P < 0,001$ - test t de Student. ....     | 179 |
| Figure 3. 18. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur la végétation en place et le stock semencier en champs cultivés. ▲ : stock semencier (n=10) ; O : végétation en place (n=10). ....  | 180 |
| Figure 3. 19. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$ écart-type) dans les deux compartiments étudiés pour chacune des propriétés fonctionnelles : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. ....   | 181 |
| Figure 3. 20. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie en champs cultivés, ▲ : stock semencier ; O : végétation en place. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces. ....  | 182 |
| Figure 3. 21. Richesses spécifiques moyennes ( $\pm$ écart-type) dans les deux compartiments étudiés. "****" différence significative pour $P < 0,001$ - test t Student. ....   | 183 |
| Figure 3. 22. Comparaison des moyennes ( $\pm$ écart-type) des richesses en attributs de la végétation en place et du stock semencier au centre des prairies permanentes pour chacune des propriétés fonctionnelles : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. "*" différence significative pour $P < 0,01$ ; "****" différence significative pour $P < 0,001$ - test t de Student. .... | 185 |
| Figure 3. 23. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur la végétation en place et le stock semencier en prairies permanentes. ▲ : stock semencier (n=61) ; O : végétation en place (n=61). ....   | 186 |
| Figure 3. 24. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$ écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux compartiments étudiés en prairies permanentes. seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. ....  | 187 |
| Figure 3. 25. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie en prairies permanentes ▲ : stock semencier ; O : végétation en place. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces. ....  | 188 |
| Figure 3. 26. Représentations graphiques des résultats de l'analyse de co-inertie en distinguant chaque propriété fonctionnelle. ▲ : stock semencier ; O : végétation en place. Le descriptif des dénominations se trouve dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations indique la possession de l'attribut par les espèces. ....  | 189 |
| Figure 3. 27. Richesses spécifiques moyennes ( $\pm$ écart-type) dans les deux compartiments étudiés. "****" différence significative pour $P < 0,001$ - test t de Student. ....  | 201 |
| Figure 3. 28. Comparaison des moyennes ( $\pm$ écart-type) des richesses en attributs au centre et en interchamps des champs cultivés pour chacune des propriétés fonctionnelles : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. ....   | 203 |

|   |     |
|---|-----|
| Figure 3. 29. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur la végétation en place au centre et dans les interchamps des champs cultivés. ▲ : interchamps ; O : centres.....  | 204 |
| Figure 3. 30. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$ écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux compartiments étudiés en champs cultivés. ** une différence significative de $P < 0,01$ , *** une différence significative de $P < 0,001$ . seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences.....                                  | 205 |
| Figure 3. 31. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie réalisée sur les relevés de végétation en place au centre et dans les interchamps des champs cultivés. A représente les plots dans le premier plan factoriel de l'analyse, B représente les attributs fonctionnels sur ce même plan factoriel. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces.....   | 206 |
| Figure 3. 32. Représentation des différents attributs sur le premier plan factoriel de l'analyse de co-inertie en distinguant les différentes propriétés fonctionnelles.....  | 207 |
| Figure 3. 33. Richesses spécifiques moyennes par plot ( $\pm$ écart-type) dans les trois compartiments testés.....  | 231 |
| Figure 3. 34. Comparaison des moyennes des richesses en attributs ( $\pm$ écart-type) des trois compartiments pour chacune des propriétés fonctionnelles : seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences. Une lettre différente pour une même propriété indique une différence significative mise en évidence par un test a posteriori de Tukey.....       | 233 |
| Figure 3. 35. Graphes issus de l'analyse de similitude et de la Multidimensional Scaling (avec la probabilité associée) pour chaque propriété fonctionnelle, en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur l'ensemble des relevés de végétation en place. $\Delta$ : interchamps ; $\circ$ : centres des champs cultivés ; $\times$ : centres des prairies permanentes.....  | 234 |
| Figure 3. 36. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$ écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les trois compartiments étudiés. ** une différence significative de $P < 0,01$ , *** une différence significative de $P < 0,001$ . seed_bank : type de stock semencier ; life_hist : histoire de vie ; life_form : forme de vie ; reg_strat : stratégie de régénération ; estab_strat : stratégie d'établissement ; seed_mass : masse des semences ; seed_dis : mode de dispersion des semences.....  | 235 |
| Figure 3. 37. Position des plots selon les 3 premiers axes factoriels de l'analyse de co-inertie. $\bullet$ : centres des champs cultivés ; $\bullet$ : interchamps ; $\bullet$ : centres des prairies permanentes.....   | 235 |
| Figure 3. 38. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie effectuée sur l'ensemble de mes relevés de végétation en place. Le graphique de gauche présente la position des différents plots sur le premier plan factoriel de la co-inertie. $\Delta$ : interchamps ; $\circ$ : centres des champs cultivés ; $\times$ : centres des prairies permanentes. Le second graphe présente les attributs sur le même plan factoriel. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3, et le suffixe "1" indique la possession de l'attribut..... | 236 |
| Figure 3. 39. Représentation des différents attributs sur le premier plan factoriel de l'analyse de co-inertie en distinguant les différentes propriétés fonctionnelles. $\Delta$ : interchamps ; $\circ$ : centres des champs cultivés ; $\times$ : centres des prairies permanentes.....  | 237 |
| Figure 3. 40. Position des plots de relevés centraux, en champs cultivés effectués en 2008, sur le premier plan factoriel d'une analyse en composantes principales, en distinguant les différentes cultures. En haut, tous les plots sont analysés, et en bas, le graphe montre une nouvelle ACP réalisée sans les deux parcelles isolées précédemment.....   | 240 |
| Figure 3. 41. Résumé des caractéristiques fonctionnelles de la végétation en place des interchamps et du centre des champs cultivés, issues de l'analyse de co-inertie.....   | 243 |

## **Chapitre 4 : Structure du gradient de végétation prairiale bordure-centre**

|  |     |
|--|-----|
| Figure 4. 1. Schéma descriptif du plan du chapitre 4.....  | 260 |
| Figure 4. 2. Localisation des sites d'étude du gradient de végétation en place entre la bordure et le centre des prairies permanentes, selon les différents types d'interchamps. Les flèches indiquent la direction des gradients..... | 261 |

|  |     |
|--|-----|
| Figure 4. 3. Radar décrivant la fréquence de la direction des vents dominants entre le 10 avril et le 30 septembre, de 2000 à 2007 (Données issues de la station météorologique Inra Mirecourt).....   | 262 |
| Figure 4. 4. Résultats graphiques de l'analyse de similitude pour les sept propriétés fonctionnelles étudiées, ainsi que les probabilités associées en fonction de la distance à la bordure, du type d'interchamp et de l'interaction entre ces deux facteurs. "*" différence significative pour $P < 0,05$ , "***" différence significative pour $P < 0,01$ et "****" différence significative pour $P < 0,001$ . Les couleurs distinguent les types d'interchamp : noir pour les clôtures en fils barbelés séparant deux prairies, le bleu pour les interchamps entre une prairie et un fossé de drainage, le rouge pour le fil électrique séparant les deux prairies et le vert pour l'interchamp séparant la prairie d'une forêt. Les symboles distinguent les distances : □ : 0 m ; ○ : 2 m ; ◇ : 6 m ; Δ : 20 m ; × : 40 m. .... | 265 |
| Figure 4. 5. Proportions moyennes ( $\pm$ écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la masse des semences que produisent ces espèces. Dans le cas de Mass_med4, j'ai distingué les différents types d'interchamp. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique. ....  | 267 |
| Figure 4. 6. Proportions moyennes ( $\pm$ écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant le type de stock semencier constitué par les semences produites par ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique. ....   | 268 |
| Figure 4. 7. Proportions moyennes ( $\pm$ écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant l'histoire de vie de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique. ....  | 269 |
| Figure 4. 8. Proportions moyennes ( $\pm$ écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la forme de vie de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique. ....  | 270 |
| Figure 4. 9. Proportions moyennes ( $\pm$ écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la stratégie de régénération de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique. ....   | 271 |
| Figure 4. 10. Proportions moyennes ( $\pm$ écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la stratégie d'établissement de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique. ....  | 273 |

## **Chapitre 5 : Influence des trajectoires des parcelles sur leur diversité végétale**

|  |     |
|--|-----|
| Figure 5. 1. Schéma représentant le plan du chapitre 5. ....   | 284 |
| Figure 5. 2. Schématisation du "cube de données" à constituer. Les variables seront relatives soit au paysager soit aux pratiques agricoles. Les individus correspondent aux parcelles. ....   | 285 |
| Figure 5. 3. Représentation des 3 échelles spatiales considérées pour caractériser la mosaïque paysagère autour des parcelles (exemple centré sur la parcelle Moine 3).....  | 318 |
| Figure 5. 4. Représentation des occupations du sol en 2006 sur le territoire étudié de rayon 3 km (détails des abréviations dans le Tableau 5. 2 "Code_SIG"). ....   | 320 |
| Figure 5. 5. Schématisation de la succession des différents tableaux de données qui m'ont permis de quantifier l'influence relative des trajectoires des parcelles, suivant les pratiques et suivant les caractéristiques de la mosaïque paysagère (pour un type de description des occupations du sol), sur la diversité végétale de ces parcelles. ....  | 326 |
| Figure 5. 6. Le cube de données variable-espace-temps peut être vu de 6 façons différentes : (A) un tableau [variables $\times$ stations] par date, un tableau [stations $\times$ variables] par date, (B) un tableau [dates $\times$ variables] par station, un tableau [variables $\times$ dates] par station, (C) un tableau [dates $\times$ stations] par variable, un tableau [stations $\times$ dates] par variable. Cependant, du fait de la symétrie, l'usage de l'AFC ne conduit qu'à 3 stratégies au lieu de 6 (D'après Blanc, 2000). .... | 327 |
| Figure 5. 7. Schématisation du traitement statistique du cube de données relatif aux pratiques agricoles mises en oeuvre dans les 57 parcelles. ....   | 329 |

|   |     |
|---|-----|
| Figure 5. 8. Schématisation des jeux de données intervenant dans l'ATP et issus de l'ATP permettant de caractériser la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère. Les variables entourées en bleu représentent celles qui ont subi l'ATP, pour donner les nouvelles variables. Les variables entourées en rouge sont celles qui ne variaient pas au cours du temps et qui n'ont donc pas été intégrées à l'ATP mais ajoutées dans le tableau final. Ce schéma est valable pour chaque regroupement des occupations du sol.....  | 330 |
| Figure 5. 9. Schématisation des analyses de partition de la variance des 3 jeux de données à expliquer, obtenus après transformation, à partir des 3 tableaux de variables explicatives. En vert est représentée la partition de la variance de la composition spécifique relevée, en bleu celle du cortège d'espèces et en orange celle de la composition fonctionnelle de la végétation relevée dans les parcelles étudiées.....  | 332 |
| Figure 5. 10. Représentations graphiques des résultats des partitions de la variance. A: le tableau à expliquer est le cortège floristique relevé; B: le tableau à expliquer est la composition spécifique de la végétation; et C : le tableau à expliquer est la composition fonctionnelle de la végétation. Les valeurs indiquent la part de variabilité du jeu de données expliquée par les tableaux explicatifs et leurs interactions. La significativité de ces valeurs a été ajoutée lorsqu'elle était calculable (n.s. : non significatif; * :<0,05; ** : < 0,01; *** : <0,001). La part de variabilité non expliquée est indiquée dans les résidus. ....      | 337 |
| Figure 5. 11. Représentations graphiques des résultats des partitions de la variance. A' : le tableau à expliquer est le cortège floristique relevé; B' : le tableau à expliquer est la composition spécifique de la végétation; et C' : le tableau à expliquer est la composition fonctionnelle de la végétation. Les valeurs indiquent la part de variabilité du jeu de données expliquée par les tableaux explicatifs et leurs interactions. La significativité de ces valeurs a été ajoutée lorsqu'elle était calculable (n.s. : non significatif; * :<0,05; ** : < 0,01; *** : <0,001). La part de variabilité non expliquée est indiquée dans les résidus. .... | 338 |
| Figure 5. 12. Représentation graphique des résultats d'une partition de la variance entre les caractéristiques du sol, les pratiques mises en œuvre l'année des relevés floristiques et la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques du paysage. Les valeurs indiquent la part de variabilité du jeu de données expliquée par les tableaux explicatifs et leurs interactions. La significativité de ces valeurs a été ajoutée lorsqu'elle était calculable (n.s. : non significatif; * :<0,05; ** : < 0,01; *** : <0,001). La part de variabilité non expliquée est indiquée également dans les résidus.....   | 338 |
| Figure 5. 13. Exemple d'une orthophotographie avec une résolution de 50 cm obtenue auprès de l'IGN. Les limites des occupations du sol différentes sont faciles à distinguer. ....  | 339 |
| Figure 5. 14. Territoire étudié au cours de ma thèse vu par les données Corine Land Cover ( <a href="http://www.ifen.fr">www.ifen.fr</a> ) - à comparer avec la Figure 5.4).....  | 340 |

## *Discussion générale*

|   |     |
|---|-----|
| Figure 6. 1. Modèle conceptuel liant les trois challenges écologiques, pour la diversité végétale des parcelles agricoles, et les facteurs influençant cette diversité. La largeur des flèches reflète l'effet des deux groupes de facteurs sur les différents challenges. .... | 357 |
| Figure 6. 2. Plant d'Ambrosia artemisiifolia et plant de tournesol se développant côte à côte sur un bord de route dans la Nièvre (Bourgogne). ....   | 365 |
| Figure 6. 3. Champ de tournesol envahi par Ambrosia artemisiifolia dans la Nièvre (Bourgogne).....  | 365 |



Introduction  
générale







# Introduction générale

- Le contexte général
- La diversité végétale au service de la production agricole
- Quelle gestion de la diversité végétale pour favoriser ses services agronomiques ?
- Mes objectifs scientifiques
- L'organisation de mon manuscrit de thèse



## 1. Contexte général

De multiples réformes européennes ou plans nationaux affichent la nécessité de concevoir et de mettre en œuvre de nouveaux systèmes de production agricoles utilisant moins d'intrants de synthèse tels que les produits phytosanitaires, les produits pharmaceutiques et les engrais minéraux manufacturés. Les systèmes de production agricoles ayant massivement recours à ces produits montrent certaines limites, particulièrement sur le plan environnemental : pollution des eaux souterraines et de surface (*e.g.* Benoît and Papy, 1997; Tilman et al., 2002) et érosion de la biodiversité (*e.g.* Bengtsson et al., 2005; Hole et al., 2005; Krebs et al., 1999). Ces réformes et plans souhaitent favoriser des systèmes de production économes en intrants qui donnent la priorité aux approches agro-écologiques pour limiter et gérer les différentes pressions - maladie, compétition pour les ressources - qui réduisent leur production.

À l'échelle européenne et de la Politique Agricole Commune (PAC), cette prise en considération de l'environnement, incluant ici l'ensemble des acteurs du monde rural, s'est manifestée en 1999 avec la création du second pilier de la PAC consacré au développement de l'espace rural. Elle s'est amplifiée en 2005 avec la mise en place de l'éco-conditionnalité des aides financières versées aux agriculteurs. Certaines aides financières sont depuis délivrées en fonction du respect d'exigences de base en matière d'environnement, de bonnes conditions agricoles et environnementales, de santé (humaine et animale) et de protection animale. Enfin, une redistribution de 1,4 milliards d'euros dès 2010 a été mise en place grâce à la réforme proposée à la fin de l'année 2008 par M. Barnier alors Ministre de l'Agriculture et de la Pêche. Cette réforme, qui anticipe l'échéance des perspectives financières et la révision de l'ensemble des politiques communes en 2013, vise à favoriser les systèmes de production utilisant peu ou pas d'intrants dans des territoires à vocation herbagère. Deux des objectifs de cette réforme sont *i*) d'instaurer un nouveau mode de soutien pour l'élevage à l'herbe ; *ii*) d'accompagner un mode de développement durable de l'agriculture. À l'échelle de la France, le plan "Objectif Terres 2020" affiche l'objectif d'accroître la durabilité, essentiellement environnementale, des systèmes de production agricoles *via* les plans "Ecophyto2018", "Agriculture Biologique : tripler les surfaces d'ici 2012", "Performance énergétique des exploitations agricoles" et "Certification environnementale des exploitations agricoles" (Ministère de l'Agriculture et de

la Pêche, 2008a). Plus précisément, la voie 1 pour une nouvelle agriculture du plan "Objectif Terres 2020" ambitionne de *"réduire l'usage et l'impact des produits phytosanitaires"* grâce à huit actions dont l'une vise à *"innover dans la conception et la mise au point des itinéraires techniques et des systèmes de culture économes en pesticides"*. Cette action se décline dans le plan Ecophyto2018 selon deux objectifs : *"Redonner une priorité aux approches agro-écologiques permettant de limiter la pression parasitaire et d'améliorer sa gestion"*, et *"Concevoir et évaluer des systèmes agricoles économes en intrants en conduisant des recherches réunissant les différentes disciplines : épidémiologie, écologie, agronomie, sciences économiques et sociales, et autres"* (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2008b).

La conception et la mise en œuvre de ces nouveaux systèmes de production agricoles durables<sup>1</sup> (Bonny, 1994) sous leur dimension agro-environnementale repose à la fois sur les décisions politiques et publiques ainsi que sur les décisions prises par l'agriculteur dans la gestion de son propre système de production. Mon travail se positionne uniquement dans le champ de l'appui à la décision de l'agriculteur. Je propose dans mon travail de thèse d'apporter à l'agriculteur des éléments lui permettant de gérer la diversité végétale de ses parcelles. Cette diversité végétale doit lui permettre de réduire l'impact de sa production sur l'environnement en particulier en diminuant le recours aux intrants de synthèse tels que les engrais minéraux ou les produits phytosanitaires. Enfin, j'identifie parmi ces éléments de gestion de la diversité végétale quels sont ceux qui constituent des leviers d'action mobilisables par l'agriculteur désireux de diminuer l'impact de la gestion de son système de production sur l'environnement.

---

<sup>1</sup> Pour être durable, un système de production agricole doit : i) *respecter l'environnement, préserver les ressources, maintenir le potentiel de production pour les générations futures et ne pas détruire les autres espèces* ; ii) *être rentable pour les agriculteurs et praticable à long terme* ; iii) *assurer la suffisance et la qualité de l'alimentation à toutes les populations* ; iv) *être socialement acceptable* (Bonny, 1994).

## 2. La diversité végétale au service de la production agricole

La production agricole, végétale ou animale, en terme de rendement, est dépendante de multiples facteurs, abiotiques ou biotiques, tels que les conditions pédoclimatiques, les variétés cultivées ou les races élevées, l'infestation par des maladies, *etc.* La hiérarchisation de l'ensemble de ces facteurs est la base du concept écologique de production (Rabbinge, 1993; van de Ven et al., 2003; van Ittersum and Rabbinge, 1997). Ce concept permet de distinguer trois niveaux de production selon les groupes de facteurs qui la contraignent : la production potentielle, la production limitée et la production réduite (Figure 1).

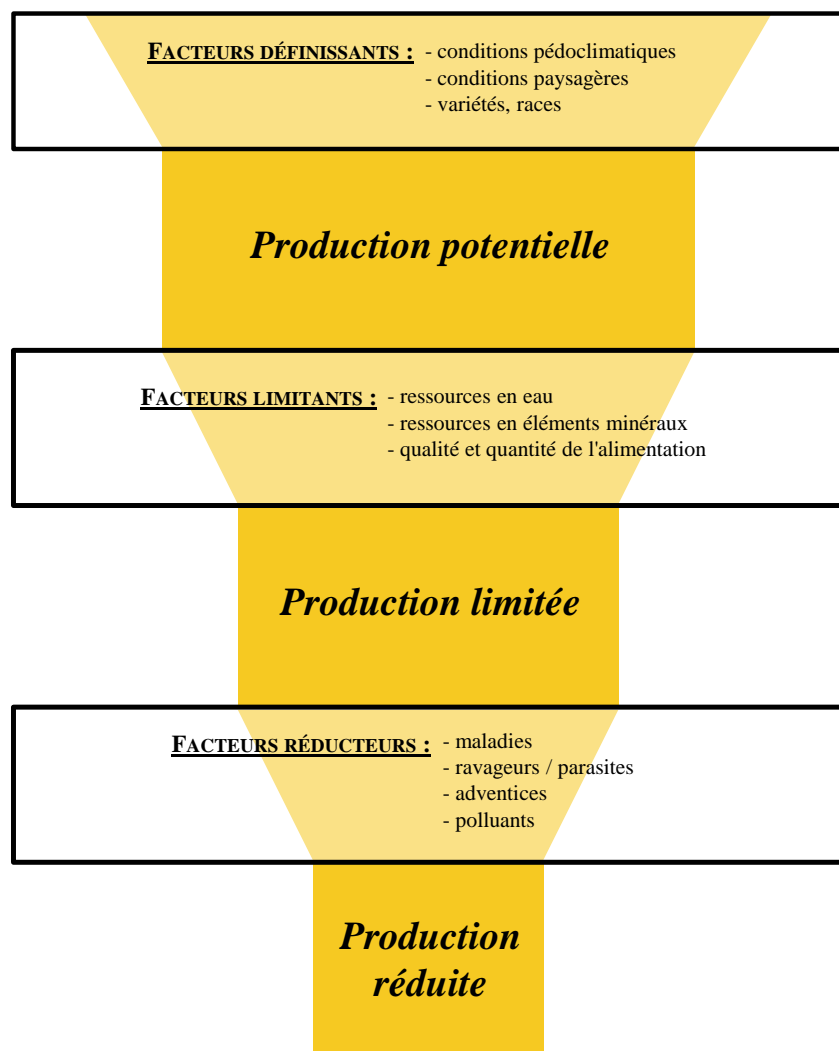


Figure 1- Schématisation du concept écologique de production agricole (D'après van Ittersum and Rabbinge, 1997).

La production potentielle correspond au niveau de production qu'il est possible d'atteindre dans les conditions pédoclimatiques étudiées, avec les variétés ou races retenues sous

conditions d'apports non limitants en ressources (eau, éléments minéraux, lumière) et d'absence de toute autre contrainte. Les facteurs structurant la production potentielle sont qualifiés de définissants : ils définissent les conditions de mise en œuvre du système de production. Leur manipulation par l'agriculteur est souvent complexe et implique généralement des durées importantes de mise en place, excepté pour les variétés d'espèces cultivées annuelles. Le second niveau de production est la production limitée. Elle résulte d'une diminution de la production potentielle due à la réduction des apports en ressources abiotiques essentielles telles que l'eau et les éléments minéraux dans le cas des productions végétales et en ressources biotiques alimentaires lorsqu'il s'agit de productions animales. Ces ressources abiotiques et biotiques indispensables à la production agricole sont les facteurs limitants. Enfin le troisième niveau de production est la production réduite. Elle résulte de la diminution de la production limitée en raison de facteurs réducteurs. Ces facteurs réducteurs réduisent ou inhibent la croissance des plantes ou des animaux. Ils comprennent des facteurs biotiques tels que les maladies, les adventices, les ravageurs, ainsi que des facteurs abiotiques tels que les polluants.

Ces différents facteurs - limitants et réducteurs - agissent comme des filtres réduisant la production potentielle à la seule production réduite. La production agricole telle que perçue par l'agriculteur correspond à l'ultime filtrat, c'est-à-dire à la production réduite. Le doublement des productions agricoles (productions réduites d'après le concept écologique de production) entre 1960 et 2000, notamment les céréales en France (Agreste, 2008), a été permis grâce à une manipulation favorable des facteurs limitants et des facteurs réducteurs par l'agriculteur, et aussi grâce aux choix variétaux (appartenant aux facteurs définissants). Cette manipulation a été rendue possible par un important progrès dans les techniques culturales (*e.g.* travail du sol, irrigation, drainage), la gestion de l'alimentation (*e.g.* composition des rations - INRA, 2007) et surtout dans le développement des intrants de synthèse dont les limites environnementales sont maintenant établies.

Les nouveaux modes de production agricole économes en intrants devront donc faire face à ces facteurs limitants et réducteurs sans avoir recours à ces produits de synthèse. Une des solutions proposées est de bâtir des systèmes de production à partir des ressources disponibles sur le territoire de l'exploitation (Chia et al., 2002; Coquil et al., 2009b; Coquil et al., 2009c). Ainsi, les facteurs définissants et limitants définis précédemment vont guider la conception des systèmes. Il ne s'agit plus uniquement de lutter contre les facteurs limitants mais avant tout de les caractériser pour identifier les ressources disponibles pour concevoir les systèmes à mettre en place. Les principales ressources agro-environnementales du territoire

pour la production agricole sont la fertilité du sol et la biodiversité. La fertilité du sol regroupe différents paramètres tels que le type de sol - *e.g.* sa structure, sa texture, la roche-mère - et les teneurs et disponibilités en eau et éléments minéraux. Par exemple, si les ressources en eau sont faibles en été, alors la culture du maïs, nécessitant beaucoup d'eau en été - dans l'hémisphère Nord ! - sera à proscrire. Il faut également mettre en œuvre des pratiques agricoles permettant de préserver ces ressources pour pérenniser les systèmes mis en place. Au cours de ma thèse, je me suis intéressé spécifiquement à la ressource que constitue la diversité végétale.

Dans le cadre de ma thèse, je considère la diversité végétale comme étant l'ensemble de la végétation herbacée non semée par l'agriculteur, excepté dans le cas de prairies permanentes ayant subi un sur-semis. La gestion de cette diversité végétale doit être intégrée dans la conception de systèmes de production agricoles économes en intrants de synthèse. Elle participe activement au fonctionnement de l'agrosystème car elle est à la base des réseaux trophiques terrestres. Elle constitue l'alimentation des herbivores, qui sont eux-mêmes la ressource alimentaire des consommateurs, qui sont consommés par les prédateurs, eux-mêmes chassés et consommés par les super-prédateurs tels que les rapaces (Pimm, 2002). Ainsi, les perturbations ou les stress appliqués sur la diversité végétale pourront avoir des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs et donc sur le fonctionnement global de l'agrosystème (Wardle et al., 1999). Grâce à cette influence sur le fonctionnement global de l'agrosystème, la diversité végétale peut nuire à la durabilité agro-environnementale du système de production en diminuant sa production ou bien la favoriser en diminuant le recours aux intrants de synthèse. La diversité végétale spontanée peut être un frein à la production agricole notamment lorsqu'elle entre en compétition pour les ressources en eau, en éléments minéraux ou en lumière avec l'espèce cultivée (Caussanel, 1989) ou bien qu'elle héberge des ravageurs de culture ou des maladies. Les espèces végétales spontanées impliquées dans cette compétition sont nommées adventices. Ces adventices sont alors des facteurs réducteurs de la production potentielle (Figure 1). La diversité végétale peut également réduire la qualité des fourrages (facteur limitant -Figure 1) lorsque le nombre d'espèces refusées par les animaux augmente, *e.g.* *Cirsium arvense* (L.) Scop. ou *Rumex crispus* L.. Au contraire, la diversité végétale peut rendre de nombreux services agronomiques, détaillés dans le Tableau 1, favorables à la production agricole et à sa durabilité agro-environnementale (Clergué et al., 2005; Le Roux et al., 2008; Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Par exemple, les prairies permanentes avec une forte diversité végétale ont une plus forte tolérance aux variations climatiques et résistent davantage aux taux variables de prélèvement par les

animaux (White et al., 2004). Ces services agronomiques résultent de fonctions particulières assurées par la diversité végétale (Tableau 1). Ces services diminuent les effets négatifs des facteurs réducteurs ou bien favorisent la disponibilité des facteurs limitants (Figure 1). Ainsi, en permettant la transformation de l'azote atmosphérique en nitrates et en libérant une partie de cette production dans le sol, les légumineuses, partie prenante de la diversité végétale, améliorent la nutrition des plantes cultivées et permettent de limiter les apports d'engrais manufacturés.

**Tableau 1. Services agronomiques de la diversité végétale et les fonctions écologiques associées (D'après Le Roux et al., 2008). "+" : favorise ; "-" : réduit ; ( ) : effet non tranché dans la littérature.**

| <b>Services</b>                    | <b>Fonction de la diversité végétale</b>  |
|------------------------------------|---|
| Stabilité structurale du sol       | + stabilisation de la MO (Garnier et al., 2004)<br>- érosion hydrique par ruissellement (Kremer and Running, 1996)  |
| Disponibilité en eau dans le sol   | + transpiration et absorption des précipitations (Gross et al., 2008)   |
| Fertilité du sol                   | + exploitation des ressources azotées (Scherer-Lorenzen et al., 2003)<br>+ prélèvement de l'azote disponible (Bullock et al., 2001a)  |
| Régulation du microclimat          | + ombre en été (Andow, 1991)<br>- amplitudes thermiques journalières (Andow, 1991)<br>- vent (Andow, 1991)  |
| Pollinisation                      | (+) populations de pollinisateurs (Fontaine et al., 2006)   |
| Contrôle des bioagresseurs         | + habitats favorables aux auxiliaires (Carter and Rypstra, 1995; Dyer and Stireman, 2003; Landis et al., 2000; Nentwig, 2003)<br>- habitats favorables aux ravageurs (Risch, 1981)  |
| Contrôle des invasions biologiques | + résistance aux invasions (Balvanera et al., 2006; Wardle, 2001)   |
| Santé des animaux domestiques      | + antiparasitaires (Farrugia et al., 2008; Hoste et al., 2006)<br>+ antioxydants (Aurousseau, 2002; Farrugia et al., 2008)  |
| Production végétale                | (+) quantité de fourrages (Balvanera et al., 2006; Tilman et al., 2001; Tilman et al., 1996; Waide et al., 1999)<br>+ stabilité de l'agrosystème prairial (Tilman et al., 1998; Yachi and Loreau, 1999)<br>+ compétition pour les ressources avec l'espèce cultivée (Caussanel, 1989)<br>(-) agressivité sur le couvert cultivé |
| Production animale                 | + stabilité valeur nutritive des fourrages au cours d'une saison (Bruinenberg et al., 2002)<br>+ ingestion de fourrage (Côrtes et al., 2006)  |

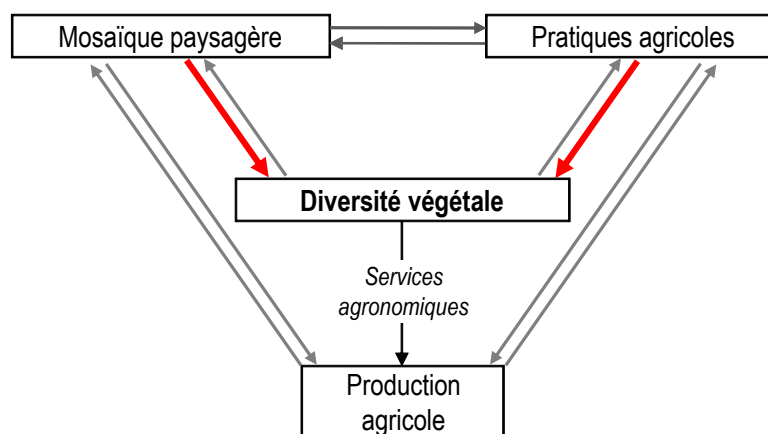


### **3. Quelle gestion de la diversité végétale pour favoriser ses services agronomiques ?**

Par une gestion adaptée et grâce à ses services agronomiques, la diversité végétale peut donc être une clé permettant de limiter les intrants de synthèse dans des systèmes de production agricoles. Gérer la diversité végétale des parcelles cultivées implique la gestion des trois challenges écologiques aboutissant à la présence d'une espèce sur un site : la dissémination, l'établissement et la survie (Weiher et al., 1999). Pour qu'une espèce soit présente dans une parcelle, il faut qu'elle y parvienne, par dissémination d'organes particuliers tels que les semences, les rhizomes ou les stolons. Ensuite, elle doit s'établir, c'est-à-dire arriver à se développer en faisant face aux différentes contraintes qui s'exercent, *e.g.* compétition pour les ressources, microclimat. Et cette espèce ne sera véritablement installée que lorsqu'elle sera parvenue à effectuer son cycle de végétation et à se disséminer pour assurer sa pérennité sur le site ou sur un autre. L'établissement et la survie de l'espèce sont essentiellement gérés en agissant directement sur le site. Mais la gestion de la dissémination est plus compliquée : elle peut se faire en bloquant ou en dirigeant le flux des espèces mais aussi en gérant les sources de semences.

La gestion des espèces végétales implique la connaissance des différentes sources potentielles d'espèces au sein d'un territoire agricole. Il existe deux sources naturelles : la pluie de semences et le stock semencier du sol. Le stock semencier du sol correspond à l'ensemble des semences viables localisées à la surface du sol ou dans le sol, incluant les semences qui germeront l'année de leur dispersion ainsi que celles qui sont enfouies pour une très longue période (Nathan and Muller-Landau, 2000). La pluie de semences concerne le flux de semences à partir de la plante-mère, en considérant explicitement le déplacement spatial des semences (Nathan and Muller-Landau, 2000). La pluie de semences est notamment alimentée par des semences provenant des espaces non productifs situés entre les parcelles agricoles (*e.g.* haies, bandes enherbées semi-naturelles, bords de fossés). Une gestion adaptée de ces sites riches en espèces végétales (*e.g.* Le Coeur et al., 1997; Le Coeur et al., 2002; Smart et al., 2002) peut permettre de préserver certaines espèces importantes pour assurer des services agronomiques favorables à la durabilité agro-environnementale du système de production géré par l'agriculteur.

En plus de ces sources d'espèces végétales, deux grands groupes de facteurs influencent la diversité végétale des agrosystèmes en exerçant sur elle des pressions de sélection plus ou moins fortes. Ces deux groupes de facteurs se distinguent par l'échelle spatiale à laquelle ils peuvent être évalués : *i*) les pratiques agricoles - au sens des faits techniques - qui s'évaluent à l'échelle de la parcelle agricole, et puis *ii*) les caractéristiques de la mosaïque paysagère, générée par la juxtaposition de différentes utilisations du territoire (Burel and Baudry, 1999; Forman and Godron, 1981), qui se quantifient à l'échelle du paysage constitué notamment par de multiples parcelles (Figure 2) (Gaujour et al., soumis-b; Le Roux et al., 2008). Ces deux groupes de facteurs ne sont pas totalement indépendants. Les pratiques agricoles, telles que le choix des assolements ou plus généralement des couverts végétaux, structurent la mosaïque paysagère. À l'inverse, la mosaïque paysagère peut influencer certaines pratiques : par exemple, la présence d'une forêt à proximité d'une parcelle cultivée conduit généralement l'agriculteur à ne pas semer de maïs dans cette parcelle afin d'éviter la destruction de la culture par les sangliers. Cette distinction des deux groupes de facteurs selon leur échelle spatiale d'évaluation reflète aussi une différence quant à leur modification par un agriculteur. Un agriculteur peut changer ses pratiques comme il le souhaite - en restant dans la gamme de pratiques autorisées dans les différentes législations - mais il ne peut pas modifier comme bon lui semble les caractéristiques de la mosaïque paysagère qui entoure ses parcelles. Le changement de ce dernier groupe de facteurs est du ressort d'un collectif d'agriculteurs et d'acteurs divers partageant le territoire agricole étudié, *e.g.* Directions Départementales de l'Équipement.



**Figure 2-** Schématisation des deux groupes de facteurs influençant la diversité végétale des parcelles agricoles à l'échelle de l'exploitation et lien avec la production agricole. Les interactions indiquées en rouge sont celles auxquelles je me suis intéressé dans ma thèse.

L'objectif finalisé de mon travail de thèse est d'apporter à l'agriculteur de l'aide à la gestion de son système de production, en me plaçant dans le cadre de systèmes économes en intrants et valorisant la diversité végétale pour ses services agronomiques. Pour cela, je dois évaluer l'effet de chacun des facteurs. Je base cette évaluation sur trois hypothèses :

1- L'échelle spatiale d'étude doit porter sur l'échelle de l'exploitation agricole et de son territoire. Les pratiques mises en œuvre dans les parcelles agricoles bouleversent la végétation qui s'y développe (Gaujour et al., soumis-b). Les règles qui conduisent à mettre ces pratiques en œuvre dans ces parcelles et pas dans d'autres sont gérées à l'échelle de l'exploitation agricole. C'est le cas en systèmes de culture (*e.g.* Aubry et al., 1998) et en systèmes fourragers ou mixtes (*e.g.* Andrieu et al., 2007; Duru and Hubert, 2003). Les choix d'allocation des pratiques agricoles dans une parcelle donnée sont gérés par l'exploitant à cette échelle afin de donner une cohérence globale à son système de production (Brunschwig et al., 2006; Fleury et al., 1996; Josien et al., 1994; Morlon and Benoît, 1990; Mottet et al., 2006; Tichit et al., 2008). L'ensemble des pratiques menées sur le parcellaire correspond à une logique de l'agriculteur. Il est donc d'après moi indispensable de considérer l'échelle de l'exploitation agricole pour mener un travail visant à comprendre quels sont les moyens mobilisables par un agriculteur pour gérer la diversité végétale des parcelles qu'il exploite. Les actions qu'il mènera sur l'une d'entre-elles pour cette gestion entraîneront des conséquences sur les autres parcelles.

2- Je dois considérer la dynamique temporelle des différents facteurs pour quantifier l'effet de chacun d'eux sur la diversité végétale. Je ne peux pas me satisfaire de l'état de ces facteurs à un instant  $t$  puisque la végétation ne réagit pas instantanément à des changements de ces facteurs. Il existe un laps de temps entre la modification de l'un de ces facteurs et la réponse significative de la diversité végétale (*e.g.* Albrecht, 2005; Bakker and ter Heerdt, 2005; Hyvönen et al., 2003; Ozinga et al., 2007; Tiesca et al., 2001; Wardle, 1999). Ce laps de temps peut être de plusieurs années par exemple dans le cas de la diversité prairiale subissant une conversion à l'agriculture biologique - entre 5 et 7 ans (Bakker and ter Heerdt, 2005). Cette dynamique doit être caractérisée à partir de données annuelles, ce pas de temps correspondant au plus court cycle de vie des plantes. Une valeur moyenne par facteur sur un temps long n'est pas satisfaisante puisqu'elle masque la réalité de la dynamique. De la même façon, une dynamique sur plusieurs dizaines d'années caractérisée à partir de 3 ou 4

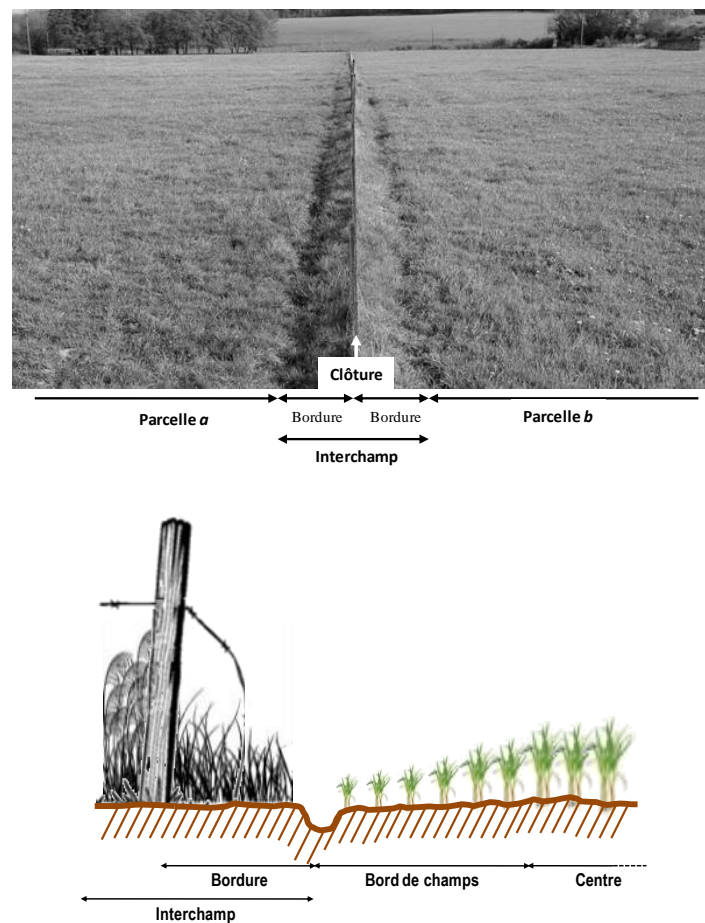
dates (Cousins and Eriksson, 2001; Dutoit et al., 2003a; Gustavsson et al., 2007) ne me semble pas adaptée puisqu'elle peut dissimuler des changements importants de facteurs entre ces dates.

3- Je dois travailler selon deux approches complémentaires que sont l'approche taxonomique et l'approche fonctionnelle. L'approche taxonomique me permet de traiter un cas particulier et de pouvoir communiquer avec l'agriculteur qui identifiera telle ou telle espèce comme nuisible ou non. L'approche fonctionnelle quant à elle me permet d'analyser les mécanismes reliant le facteur à son effet sur la diversité végétale. Un facteur donné ne sélectionne pas des espèces mais favorise (ou défavorise) certaines propriétés fonctionnelles (Diaz et al., 1998; Diaz et al., 1999; Keddy, 1992; Lavorel and Garnier, 2002; Woodward and Diament, 1991) détenues - ou pas - par des espèces. Par exemple, l'apport de fertilisant azoté minéral défavorise les plantes peu nitrophiles telles que *Trifolium repens* L. ou *Lathyrus pratensis* L. qui sont des légumineuses (Hyvönen et al., 2003; van Elsen, 2000). Une telle approche accroît la généralité des résultats en faisant abstraction de la limite de l'espèce. Les résultats sont alors extrapolables à des communautés végétales dont la composition taxonomique est totalement différente mais dont les caractéristiques fonctionnelles sont connues et proches. En permettant un angle d'étude par les mécanismes, l'approche fonctionnelle est l'une des composantes du principal levier de gestion des services écologiques et agronomiques de la diversité végétale des parcelles (Le Roux et al., 2008).

À partir de ces hypothèses de base, je dois déterminer quels sont les facteurs ou groupes de facteurs qui influencent la diversité végétale des parcelles agricoles d'une même exploitation puis les hiérarchiser dans mon cas d'étude. En identifiant ainsi les facteurs les plus influents, je déterminerai quels sont les leviers d'action manipulables par l'agriculteur pour gérer cette diversité végétale. Par exemple, si les facteurs principaux sont des caractéristiques de la mosaïque paysagère, alors la gestion de la diversité végétale au sein des parcelles de l'agriculteur ne peut être gérée par lui seul. Cette gestion nécessiterait un travail collectif entre tous les acteurs partageant le territoire agricole dans lequel sont incluses les parcelles cibles.

## 4. Les objectifs de ma thèse

Mon travail de thèse a deux objectifs principaux. Le premier est de vérifier que les interchamps (Figure 3 - Burel and Baudry, 1999) et le stock semencier du sol peuvent constituer des sources effectives d'espèces pour les parcelles. Pour cela, je dois vérifier si ces éléments contiennent des espèces qui ne sont pas présentes dans les parcelles et qui sont adaptées, en termes de propriétés fonctionnelles, aux contraintes appliquées dans les parcelles. Le second objectif est de quantifier l'effet relatif des trajectoires des parcelles sur la diversité végétale des parcelles, à l'échelle de l'exploitation agricole. Ces trajectoires de parcelles correspondent à la caractérisation de la dynamique des caractéristiques de la mosaïque paysagère et des pratiques agricoles. L'exploitation agricole correspond à l'ensemble des parcelles positionnées dans un territoire agricole partagé avec d'autres acteurs (agriculteurs ou non).



*Figure 3- Localisations et distinctions entre bordure et interchamps dans le cas de prairies permanentes (photo en haut) et de champs cultivés (schéma en bas).*

Ces deux objectifs seront menés selon deux approches : l'approche taxonomique classique au rang de l'espèce, et une approche fonctionnelle qui prendra en compte des propriétés fonctionnelles rendant compte des trois challenges écologiques (Weiher et al., 1999) : la dissémination des espèces, leur établissement et leur survie. Ces trois challenges sont les conditions *sine qua non* pour qu'une espèce soit présente dans une parcelle. Les facteurs influençant la diversité végétale exercent différentes pressions de sélection qui vont favoriser ou inhiber certains de ces challenges. L'approche fonctionnelle doit me permettre d'identifier sur quel(s) challenge(s) s'applique l'influence des facteurs étudiés. Je considère dans mon travail de thèse sept propriétés fonctionnelles (Violle et al., 2007) (Tableau 2).

**Tableau 2. Challenges écologiques et propriétés fonctionnelles retenues dans mon travail de thèse.**

| Challenges écologiques | Propriétés fonctionnelles          |
|------------------------|------------------------------------|
| DISSÉMINATION          | mode de dissémination des semences |
|                        | masse des semences                 |
| ÉTABLISSEMENT          | stratégie d'établissement          |
|                        | stratégie de régénération          |
| SURVIE                 | forme de vie                       |
|                        | histoire de vie                    |
|                        | type de stock semencier            |

Enfin, mon travail de thèse traite à la fois de la flore des prairies permanentes et des champs cultivés. Ceci me permet d'avoir deux regards distincts sur la diversité végétale : elle est la matrice entretenue par l'agriculteur dans les prairies permanentes afin d'assurer l'alimentation du bétail, alors qu'elle constitue souvent un frein à la production de la culture implantée dans les champs cultivés (*e.g.* Caussanel, 1989). L'aide à la gestion de la diversité végétale dans ces deux types de parcelles ne sera donc pas la même.

## 5. Organisation du manuscrit de thèse

Je répondrai à mes deux objectifs de thèse au travers de cinq chapitres : un chapitre bibliographique, un chapitre méthodologique, trois chapitres d'analyse des données recueillies et de discussion des résultats obtenus (Figure 4). Chaque chapitre est terminé par une synthèse des principaux éléments décrits ou démontrés dans le chapitre.

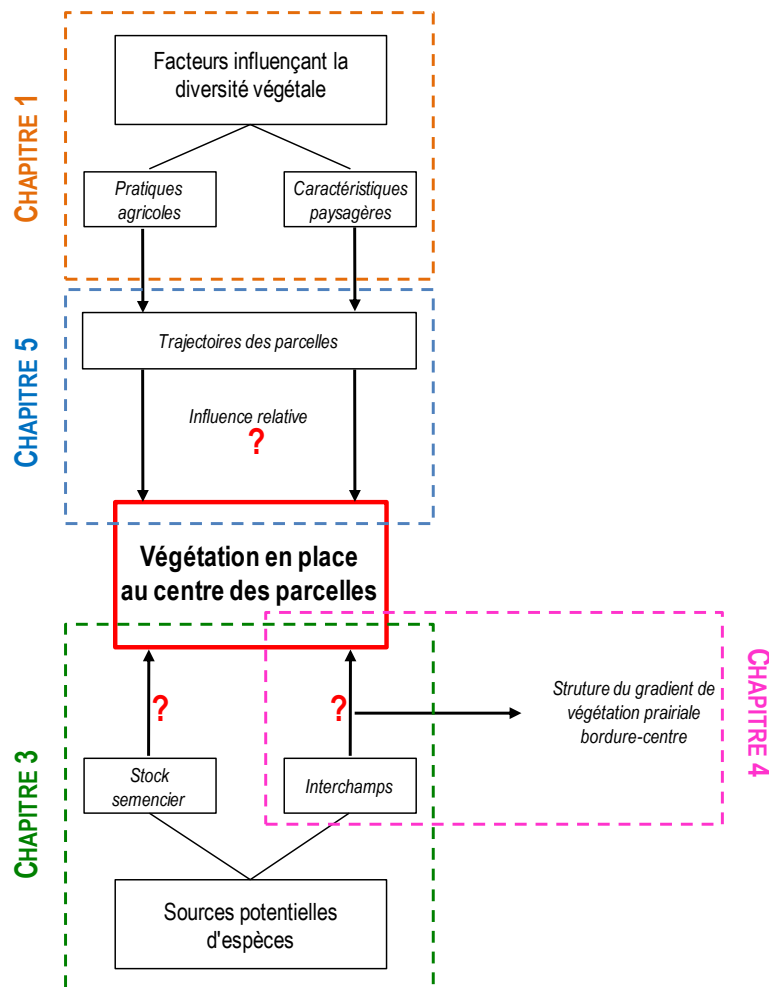


Figure 4. Représentation de la position des différents chapitres de ma thèse par rapport à mon objet de recherche qu'est la diversité végétale au centre des parcelles.

Le chapitre 1 a pour objectif de faire l'état de l'art grâce à la bibliographie sur les facteurs influençant la diversité végétale des parcelles à l'échelle de l'exploitation agricole, et les processus biologiques impliqués. Ce chapitre est scindé en deux parties. La première partie décrit les facteurs influençant la diversité végétale des prairies permanentes, leurs effets ainsi que les mécanismes en jeu. Cette synthèse correspond à la *review* " **Plant biodiversity factors and processes in permanent grasslands. A review**" soumise à *Agronomy for Sustainable*

Development. La seconde partie répond aux mêmes descriptions mais cette fois en champs cultivés.

Dans le chapitre 2, je présente le site étudié ainsi que les méthodes mises en œuvre pour répondre à mes objectifs de thèse. Je décris les méthodes de relevé floristique et les méthodes statistiques communes aux chapitres 3 et 4. Les méthodes particulières à ces deux chapitres sont décrites dans ces chapitres.

Le chapitre 3 répond au premier objectif : j'y examine le rôle potentiel des interchamps et du stock semencier du sol comme sources diversifiées d'espèces végétales pour les parcelles agricoles. N'ayant pas testé la dissémination des espèces à partir des interchamps vers la parcelle, ou encore l'alimentation de la végétation en place par le stock semencier, les méthodes taxonomiques et fonctionnelles ne me permettent d'examiner qu'un rôle potentiel de ces éléments.

Le chapitre 4 se base sur les différences de végétation entre le centre et les interchamps, mises en évidence dans le chapitre précédent, et a pour objectif de caractériser la structure du gradient de végétation, par une approche fonctionnelle, entre la bordure et le centre des prairies permanentes.

Le chapitre 5 répond au second objectif relatif à la quantification de l'influence des trajectoires des parcelles, selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère et les pratiques agricoles, sur leur diversité végétale. Je caractérise d'abord les trajectoires des parcelles à partir des pratiques agricoles et à partir des caractéristiques paysagères. La caractérisation des trajectoires à partir des pratiques agricoles a été faite grâce à la réalisation d'une base de données à laquelle j'ai participé activement, et que nous avons valorisée par la rédaction d'un article (Trommschlagher et al., 2010) paru dans *Le Cahier des Techniques de l'Inra n° 69* intitulé "**GÉRER ET ORGANISER LES DONNÉES AGRICOLES ET DE RECHERCHE D'UN SITE EXPÉRIMENTAL - Réalisation d'une base de données pour l'expérimentation-système en place sur l'installation expérimentale de l'unité ASTER Mirecourt**". J'utilise ensuite ces caractérisations pour quantifier l'influence relative de ces deux groupes de facteurs - les pratiques agricoles et les caractéristiques de la mosaïque paysagère - sur la diversité végétale des parcelles.



Enfin, la partie "Discussion générale" fait l'intégration des résultats obtenus dans les chapitres 3, 4 et 5 en les replaçant en face de l'objectif finalisé de ma thèse. Après avoir rappelé brièvement les principaux résultats de mon travail, je discute l'intérêt de mes trois hypothèses de base : *i)* faut-il prendre en compte l'échelle de l'exploitation agricole ? ; *ii)* faut-il considérer leur dynamique ? ; *iii)* les approches taxonomiques et fonctionnelles sont-elles complémentaires ? À partir d'une comparaison de l'effet relatif de la dynamique des pratiques et des caractéristiques paysagères, je discute du pouvoir de chaque agriculteur pour gérer la diversité végétale de son exploitation dans le but de réduire l'utilisation des intrants de synthèse. Enfin, j'examine quelles peuvent être les perspectives de recherche à mettre en œuvre pour répondre à l'objectif finalisé affiché.

**Synthèse****1. Le contexte général**

- Certaines politiques agricoles européennes et françaises soutiennent la conception de systèmes de production agricoles durables, sous leur dimension agro-environnementale. Elles favorisent la mise en œuvre de systèmes économes en intrants de synthèse donnant priorité aux approches agro-écologiques pour gérer les différentes pressions qui réduisent la production.

- Je propose dans mon travail de thèse d'apporter à l'agriculteur des éléments quantifiés lui permettant de faire évoluer son système de production vers une meilleure durabilité agro-environnementale en identifiant certains des moyens qu'il peut mobiliser dans ce but.

**2. La diversité végétale au service de la production agricole**

- Selon le concept écologique de production, la production agricole perçue par l'agriculteur résulte d'une diminution de la production potentielle à cause de facteurs limitants et réducteurs.

- Une des propositions pour bâtir des systèmes de production agricoles économes en intrants de synthèse est de les adapter aux ressources du milieu notamment à la diversité végétale présente en favorisant ses services agronomiques. Ainsi, les facteurs limitants définis dans le concept écologique de production deviennent des facteurs structurant le système de production.

**3. Quelle gestion de la diversité végétale pour favoriser ses services agronomiques ?**

- Cette gestion nécessite de connaître les sources potentielles d'espèces végétales présentes dans le territoire en testant notamment le stock semencier et les interchamps.

- Cette gestion nécessite également de considérer les deux grands groupes de facteurs suivants : les pratiques agricoles et les caractéristiques de la mosaïque paysagère. Je pose trois hypothèses quant à l'évaluation de l'influence relative de ces facteurs : **i)** considérer l'échelle de l'exploitation agricole et non l'échelle de la parcelle ; **ii)** considérer la dynamique temporelle de ces facteurs sur un pas de temps annuel et une durée d'une dizaine d'années ; **iii)** travailler selon deux approches complémentaires, l'approche taxonomique et l'approche fonctionnelle.

**4. Les objectifs de ma recherche**

Les objectifs de ma thèse sont : **i)** vérifier que les interchamps et le stock semencier du sol constituent des sources potentielles d'espèces végétales pour le centre des parcelles et **ii)** quantifier l'influence relative des trajectoires des parcelles, en termes de pratiques agricoles et de caractéristiques de la mosaïque paysagère, sur la diversité végétale des parcelles agricoles. J'emploie une approche taxonomique et une approche fonctionnelle pour répondre à ces objectifs.

**5. L'organisation de mon manuscrit de thèse**

- Chapitre 1 : synthèses bibliographiques décrivant les facteurs qui influencent la diversité végétale des parcelles agricoles, leurs effets, et les processus écologiques impliqués.

- Chapitre 2 : description du site d'étude et des méthodes mises en œuvre

- Chapitre 3 : le stock semencier et les interchamps sont-ils des sources potentielles d'espèces végétales pour le centre des parcelles ?

- Chapitre 4 : quelle est la structure du gradient de végétation prairiale entre la bordure et le centre de la parcelle ?

- Chapitre 5 : quelle est l'influence relative de la dynamique des différents facteurs sur la diversité végétale des parcelles de l'Installation Expérimentale de Mirecourt ?

- Discussion générale : Intégration des résultats obtenus, validation des hypothèses initiales, apports de ce travail à mon objectif finalisé, propositions de perspectives de recherche



# Chapitre 1





# Chapitre 1

## Synthèses bibliographiques

- Les facteurs influençant la diversité végétale des prairies permanentes
- Les facteurs influençant la diversité végétale des champs cultivés



Ce premier chapitre est basé sur les résultats publiés dans la littérature scientifique, principalement internationale. Il est constitué de deux grandes parties (Figure 1.1). La première partie a pour objectif de recenser à la fois les facteurs qui influencent la diversité végétale des prairies permanentes, en milieu tempéré, et les processus biologiques ou écologiques impliqués. J'ai différencié systématiquement les facteurs appréhendables à l'échelle de la parcelle tels que les pratiques agricoles, et les facteurs appréhendables à l'échelle du paysage tels que l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère. La seconde partie a les mêmes objectifs mais dans le cas des champs cultivés.

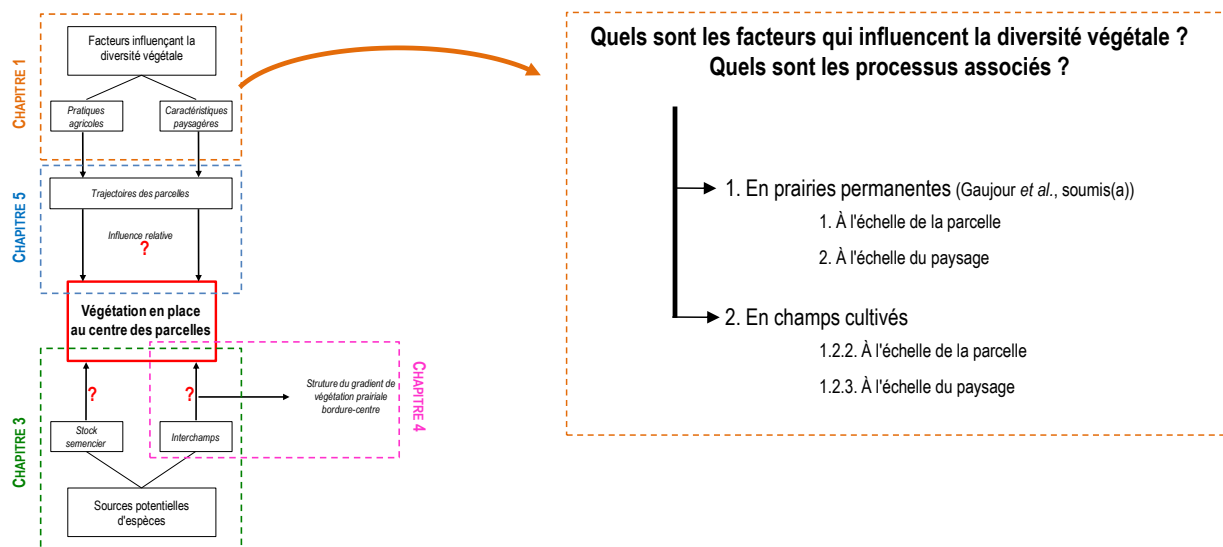


Figure 1.1. Structure du chapitre 1.





# **1. Les facteurs influençant la diversité végétale des prairies permanentes et les processus associés**

**Plant biodiversity factors and processes in permanent grasslands. A review**

*Etienne Gaujour, Bernard Amiaud, Mignolet Catherine, Sylvain Plantureux,*

*Soumis à la revue *Agronomy for Sustainable Development* le 4 mars 2010*



## **Plant biodiversity factors and processes in permanent grasslands. A review**

Gaujour E.<sup>1</sup>, Amiaud B.<sup>2</sup>, Mignolet C.<sup>1</sup>, Plantureux S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR55 ASTER Mirecourt, 662 avenue Louis Buffet, F-88500 Mirecourt, France

<sup>2</sup> UMR Nancy-Université - INRA Agronomie et Environnement Nancy-Colmar, 2 avenue de la Forêt de Haye, F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

### Abstract

The aim of this review is to describe the primary factors that influence permanent grassland plant diversity and to describe the underlying processes. These factors must be identified to focus policies meant to preserve and restore plant diversity and to advise farmers about efficient decision rules. We consider both direct and indirect effects of farming management. Plant dynamics of permanent grasslands cannot be explained simply by agricultural management rules implemented at the local scale, especially at the field scale. The configuration of the surrounding landscape configuration acts as a species filter that defines the regional species pool and controls seed flow. This filter is characterised by landscape heterogeneity, habitat fragmentation and habitat connectivity. A heterogeneous landscape potentially contains a greater diversity of suitable habitats and thus greater species richness than a less complex one. Landscape- and local-scale factors do not influence plant species in the same way.

We describe the effects of each factor on plant diversity and the major processes involved in these changes. We discuss the need to consider all of these factors to understand plant species composition of permanent grasslands and the necessity to study plant communities using both taxonomic and functional approaches. In studies of plant dynamics, plant functional ecology must be used to evaluate the effects of target factors. Finally we present: *i*) a table summarising factors and processes; *ii*) a conceptual model based on three ecological challenges - dispersal, establishment and persistence - that are considered to act as filters on plant diversity; and *iii*) a graphical representation of the interaction effects between plant species' dispersal abilities, productivity, disturbances induced by farming practices and landscape complexity on plant biodiversity. This overview will be useful to improve the efficiency of current agro-environment schemes for farmland biodiversity restoration or preservation.

Keywords: Farmland biodiversity, farming practices, field margins, ecological filtering, landscape pattern, plant community, seed bank.

## **Content**

### 1. Introduction

### 2. Assessable factors at the field scale

#### 2.1 Grazing

##### 2.1.1 Grazing intensity

##### 2.1.2 Grazing seasonality

##### 2.1.3 Herbivorous livestock

#### 2.2 Nutrient fertilization

##### 2.2.1 Inorganic nutrient fertilization

###### Nitrogen

###### Phosphorous

###### Lime

##### 2.2.2 Organic nutrient fertilization

#### 2.3 Mowing

#### 2.4 Soil seed bank

### 3. Assessable factors at the landscape scale

#### 3.1 Landscape heterogeneity

##### 3.1.1 Definition and primary effects on plant species in farmlands

##### 3.1.2 Effects and processes on permanent grassland vegetation

##### 3.1.3 Landscape elements

#### 3.2 Habitat fragmentation

##### 3.2.1 Fragment area

##### 3.2.2 Edge effect

#### 3.3 Habitat connectivity and corridors

##### 3.3.1 Functional connectivity

##### 3.3.2 Corridors

### 4. Synthesis and Conclusion

#### 1. Introduction

Permanent grasslands often contain the greatest biodiversity in agricultural territories due to high plant diversity (Gibon, 2005; Reidsma et al., 2006). The plant diversity in permanent grasslands potentially provides many benefits for ecosystem functioning and agricultural production: increased forage production (Fischer et al., 2008; Roscher et al., 2005; Tilman et al., 2001; Tilman et al., 1996), greater ecosystem stability in response to biotic and abiotic disturbances (Fischer et al., 2008; Tilman and Downing, 1994), decreased invasion by exotic weed species (Fischer et al., 2008; Sanderson et al., 2006) and enhanced nutrient cycling (Fischer et al., 2008). Plant diversity is thus a key element in both ecological and agronomic

functioning of permanent grasslands within a territory. To develop efficient agro-environmental schemes (Kleijn and Sutherland, 2003) to preserve plant diversity in permanent grasslands, policy makers, stakeholders, advisers and scientists must identify the crucial factors and associated mechanisms and quantify their effects. However, most scientific studies interested in such factors have examined the effects and mechanisms of only one or a few influential factors (*e.g.*, grazing effects; Bullock and Pakeman, 1996; Hickman et al., 2004) without considering other influential factors on plant diversity.

In this review, we aim to describe the primary factors and underlying processes that influence plant diversity in permanent grasslands. Our objective is to demonstrate that plant diversity in grasslands is determined by both field- and landscape-scale factors. We describe the processes associated with each influential factor to distinguish the roles of: (i) farming practices carried out in permanent grasslands at the field scale and (ii) landscape configuration, *i.e.*, spatial structure and functional characteristics in areas surrounding grasslands. Moreover, we consider both taxonomic and functional approaches. We describe the effects of these factors on taxonomic diversity (species richness) and on functional groups based on functional properties of plant species. The advantage of a functional-properties approach is that different plant communities may be compared and general trends may be inferred (Diaz et al., 1998). Among influential factors, we do not describe the effects of edaphic conditions on plant communities because this subject has already been studied extensively (*e.g.*, Haynes and Williams, 1993; Janssens et al., 1998).

In terrestrial ecosystems, vegetation creates the basic habit structure for many animal species. In addition, plants form the first trophic level of terrestrial food webs. They are eaten by herbivores, which provide food for carnivores and parasitoids, which in turn may be parasitized or consumed by predators (Pimm, 2002). Perturbations of the vegetation also disturb higher trophic levels and hence the functioning of the agro-ecosystem as a whole (Wardle et al., 1999). Conversely, plants often need vectors for pollination (entomogamous plant species) and seed dispersal (zoochorous plant species). Plant species diversity in permanent grasslands cannot be explained simply by agricultural management schemes implemented at the local scale (*i.e.*, the field scale). The surrounding landscape also plays an important role (Barbaro et al., 2004; Waldhardt et al., 2004), affecting seed dispersal (Geertsema et al., 2002; Rew et al., 1996) and pollen flow (van Geert et al., 2010).

Plant species expand their ranges through propagule dispersal (Rew et al., 1996). Pollination provides genetic mixing, which enhances genetic diversity and thus safeguards the adaptability

and resilience of plants to natural or human constraints (Newman and Tallmon, 2001). The surrounding landscape is regarded as a major filter of plant species and thus determines the geographical pool of plant species (Belyea, 2004; Dupré, 2000; Ozinga et al., 2005). Competition for resources and resource use efficiency tends to favour some species within the geographical pool (Balent et al., 1999; Belyea, 2004). Filters including landscape configuration, farming practices and inter- and intra-specific resource competition determine the actual species pool (Belyea, 2004), the established vegetation in a given permanent grassland.

The development of agro-environmental schemes to preserve or restore plant diversity in permanent grasslands requires an understanding of these factors and processes. Understanding these processes can help to predict the time lag between a change in one factor initiated by an agro-environmental scheme and the observation of consequences in the grassland vegetation. Moreover, management schemes are implemented by individual farmers, but current schemes do not consider the capacity of each farmer to reach the objective of a particular scheme. Some expected results of agro-environmental schemes cannot be achieved by a single farmer but by all farmers within a territory. In particular, when plant diversity or a given endangered species is affected by the surrounding landscape configuration, a single farmer cannot achieve the expected results of a conservation scheme. The objectives of the current review are: *i*) to integrate knowledge of plant ecology in permanent grasslands and *ii*) to identify factors that can be adapted to individual farmers and factors that depend on several farmers within a territory.

We first present factors at the field scale, followed factors at the landscape scale. We describe the effect of each factor on plant diversity and the major mechanisms by which changes occur. We summarize these factors and processes in a single table (Table I). We propose a conceptual model of plant species richness based on three ecological challenges that act as environmental filters. We also propose a graphical representation of the interaction effects between plant dispersal abilities, disturbance due to farming practices, landscape complexity and forage productivity on the dynamics of plant species richness. We finally discuss the need to consider all of these factors to understand the plant species composition of permanent grasslands and the necessity to study plant communities using both taxonomic and functional approaches.

## 2. Assessable factors at the field scale

We took into account the influence of farming practices and the soil seed bank on grassland vegetation. We studied the effects and mechanisms of grazing, nutrient supply and mowing. We did not examine the effects of herbicides and tillage because these practices are rarely employed in permanent grasslands and poorly documented in the literature (Rahman et

al., 1993; Rice and Stritzke, 1989; Sheley, 2007; Tunnell et al., 2006), making it difficult to formulate generalizations (Kleijn and Snoeijs, 1997). All factors and underlying processes described in this literature review are summarized in table I.

## 2.1 Grazing

Grazing affects plant diversity in permanent grasslands through its intensity (*e.g.*, Diaz et al., 2001) and seasonality (*e.g.*, Sternberg et al., 2000) and the livestock species used (*e.g.*, Huntly, 1991). A previous review (Diaz et al., 2007) has shown that grazing favours: (i) annual species, (ii) species with a flat-rosette growth form, (iii) stoloniferous or hemicryptophyte species and (iv) species with well-dispersed seeds (for example, small seeds or seeds with pappi). These results suggest the necessity to consider not only taxonomic indices but also plant functional ecology to evaluate the effects of farming practices such as grazing on grassland vegetation.

### 2.1.1 Grazing intensity

Grazing intensity is the number of grazing animals or livestock units per unit area. Grazing disturbs plant species composition in permanent grasslands (Hickman et al., 2004; Palmer et al., 2004). Low-intensity cattle grazing favours forbs (Dumont et al., 2009). Generally, increased grazing intensity is accompanied by an increase in species with the following functional properties: ruderal and competitive strategies, particularly competitive grasses (Dumont et al., 2009); annual life history; seasonal regeneration by seeds; flowering and seed dispersal early in the season; rosette habit; higher light requirements; and lower minimum height (Pakeman, 2004). Low-intensity grazing favours stress-tolerant grasses (Dumont et al., 2009). However, these consequences of increased grazing intensity depend on site productivity (Pakeman, 2004).

The richness of dicotyledonous species increases with increased grazing intensity by sheep (Bullock et al., 2001). However, this relationship is valid only above a poorly defined threshold of grazing intensity; a comparison of three low sheep grazing intensities (2, 4 and 1.1 sheep/ha) does not show any differences in the plant species composition of grassland vegetation (Calladine et al., 2002). Moreover, grasslands with intensive grazing exhibit higher proportions of dicotyledonous species (Bullock et al., 1994), short grasses such as *Agrostis capillaris* L. (Louault et al., 2005; Pavlu et al., 2007), therophytic and geophytic species (with versatile or flat rosettes) and species with mobile seeds (Kahmen and Poschlod, 2008) compared to grasslands with low-intensity grazing (McIntyre et al., 1995).

Grazing intensity can influence the plant diversity of permanent grasslands through two mechanisms: removal of vegetation and trampling. Grazing by herbivores leads to spatial heterogeneity of the plant canopy (Wallace, 1987) by selective defoliation, opening regeneration niches (*sensu* Grime, 1979). Removal of vegetation allows light to reach the lowest vegetation layers and the soil surface, triggering competition for resources, especially light (Rook and Tallwin, 2003). Several plant species grow rapidly in canopy openings, especially creeping plants, such as *Trifolium repens* L. (Pavlu et al., 2007; Pavlu et al., 2006). Trampling induces gaps in the vegetation resulting from the death of established individuals. Such gaps can be created by many animals, including earthworms, ants, moles, gophers, birds, cattle and sheep (King, 2007), but livestock are the most effective. These gaps are crucial for seedling recruitment and maintenance of plant species richness (Grubb, 1977; Lavorel et al., 1994). Gaps facilitate the spreading of species by lateral vegetative growth and the recruitment of new species from the soil seed bank and seed rain by reducing competition with established species (Kotanan, 1997).

Gap colonization is influenced by the size and shape of the gap (Arnthorsdottir, 1994; Shumway and Bertness, 1994) and the seasonality of gap formation (Touzard et al., 2002). The plants that colonize gaps may be derived from recently dispersed seed, from the germination of persistent seeds from the soil seed bank, or from ramet production from nearby individuals (Kalamees and Zobel, 2002). Seedling recruitment may occur from seed derived from the persistent seed bank (*i.e.*, seed deposited or produced at the site more than a year earlier) or from seed derived from the current or previous year (*i.e.*, seed rain or transient seed bank) (Thompson and Grime, 1979). Because most of the area of a small gap is close to an edge, such a gap should be recolonized by clonal plants and by short-range dispersal of propagules from immediately adjacent vegetation (Kotanan, 1997). In contrast, revegetation of larger gaps should be slower and more strongly dominated by species with strong seed dispersal abilities (Connell and Slatyer, 1977).

### 2.1.2 Grazing seasonality

The influence of grazing seasonality by sheep seems to be study-dependent, ranging from beneficial for spring grazing (Bullock et al., 2001) to neutral whatever the season (Bullock et al., 1994). Grasslands grazed by cattle throughout the year have greater plant species richness than the same grasslands grazed occasionally (Sternberg et al., 2000). Most other studies have found no effect of grazing seasonality on species richness (Gibson and Brown, 1991; Smith et al., 1996). However, some authors (Bullock et al., 2001; Gibson and



Brown, 1991; Watt et al., 1996) have found that a combination of spring and winter grazing increases species richness in grasslands, while Bullock et al. (2001) have shown that heavier summer grazing decreases species richness in some grassland. Moreover, spring and winter grazing primarily increases the proportion of dicotyledonous species, such as legumes (Watt et al., 1996).

These complexities of diversity responses result from the variation in the responses of individual plant species to grazing treatments in different seasons (Bullock et al., 2001). The increased occurrence of many species with winter grazing may be explained by their need for bare patches (formed by winter grazing) to allow seedling establishment (Watt and Gibson, 1988) or re-growth from vegetative parts (Amiaud and Touzard, 2004; Milberg, 1993). The literature on the role of gap dynamics in herbaceous communities in relation to grazing seasonality is extensive (Bullock et al., 1995; Chambers, 1992; Edwards and Crawley, 1999; Rapp and Rabinowitz, 1985). Gap creation during winter seems to be more important for the establishment of dicotyledonous species than reduced competition from dominant grasses through intensive summer grazing (Bullock et al., 1994; Watt et al., 1999). Indeed, summer grazing clearly affects species composition through the opening of vegetation gaps. Superior gap-colonising species show a more positive response to heavier grazing (Bullock et al., 2001). Among superior gap-colonising species, competitor-ruderal and stress-tolerant ruderal species are favoured by heavier grazing, despite their establishment abilities (Arnthorsdottir, 1994; Kotanen, 1997).

### 2.1.3 Herbivorous livestock

Grazing maintains and enhances the structural heterogeneity of permanent grassland vegetation (Rook and Tallwin, 2003) due to selective defoliation of plant species and organs by herbivores (Adler et al., 2001). Herbivorous species show different spatial and temporal patterns in their use of plant resources (Huntly, 1991). Selective grazing between different plant communities and species has been shown for cattle (Pratt et al., 1986), horses (Ménard et al., 2002) and sheep (Dumont et al., 2002). Feeding choices vary depending on a wide range of factors, including animal condition, previous grazing environment, season, and species, breed and gender of the animal (Illius and Gordon, 1993).

Two primary mechanisms might explain selective grazing. First, forage nutritive value and biomass availability differ among plant communities and species. Horses focus their grazing activities on attractive sites with greater forage quality or nutrient content (Fleurance et al., 2001). Cattle have a similar diet selection strategy but use resources differently because they

are less constrained by secondary metabolites (so they are able to use dicotyledonous species to a greater extent than horses) but more constrained by plant height (so they are unable to use short grasslands). Sheep consume more browse species than cattle because of their greater ability to select high-quality plant parts such as flowers and young shoots (Olivan and Osoro, 1997). Sheep modulate their foraging paths based on vegetative biomass abundance and/or sward structure (Garcia et al., 2005). For example, diet selection is influenced by plant sodium and phosphorous content (WallisDeVries, 1998). The legume species *Lotus corniculatus* L. has high sodium content, and its high palatability in grazed salt marshes (Amiaud et al., 1998) may have direct anthelmintic properties (Aerts et al., 1999). To avoid parasitism, horses avoid grazing in specific areas used for faeces deposition (Rook et al., 2004). On the other hand, horses choose between vegetative patches of similar quality according to the predictions of optimal foraging models and select those that they can ingest more quickly (Edouard et al., 2009). The patch grazing model proposed by Adler et al. (2001) postulates that herbivores preferentially re-use species with high forage value in small previously grazed areas. Additive effects are usually found when two herbivorous species graze a resource in a similar manner, leading to stronger effects on plant communities. In contrast, herbivorous species show compensatory effects when their grazing patterns differ, leading to complementary use of plant resources (Loucougaray et al., 2004).

## 2.2 Nutrient fertilization

We distinguish between organic and inorganic nutrient fertilisation. The primary difference between organic and inorganic fertilizers from a vegetative point of view is the differential nutrient supply that they provide to plants (Kirkham et al., 2008). The two forms of fertiliser may differ in their rates of nutrient release following application. Inorganic forms induce higher nutrient availability than fresh farmyard manure, one kind of organic fertilizer. Moreover, farmyard manure may increase the organic matter content of soil, thereby increasing moisture retention, which might favour more competitive species (Kirkham et al., 2008). We consider only nutrient addition by farmers. Thus, we do not consider nitrogen supply through atmospheric deposition, which can reach 5 to 35 kg.ha<sup>-1</sup>.yr<sup>-1</sup> (Stevens et al., 2004).

### 2.2.1 Inorganic nutrient fertilization

#### Nitrogen

Mineral nitrogen fertilization has a detrimental effect on plant diversity in permanent grasslands, decreasing plant species richness (e.g., Gough et al., 2000; Jacquemyn et al., 2003;

Rajaniemi, 2002). The effects of mineral nitrogen fertilization are generally shown by using a gradient of ammonium nitrate, the nitrogen fertilizer most used by farmers. Urea is also frequently used, but there is no differentiation in species composition between grassland plots fertilized with different nitrogen fertilizers (ammonium, nitrate and urea) after 35 years (Galka et al., 2005). Nitrogen fertilization favours the growth of grasses with erect shapes that are able to take up nutrients from the soil rapidly and efficiently (Tallowin and Brookman, 1996), such as *Lolium perenne* L., *Festuca arundinacea* Schrad., *Phleum pratense* L. and *Poa pratensis* L. (Laissus and Marty, 1969). However, nitrogen fertilizers disfavour legumes (Laissus and Marty, 1969), such as *Trifolium* sp. and *Medicago* sp., by inhibiting nodosity functioning (Hopkins, 2002).

By favouring nitrophilous species (van Elsen, 2000), especially grasses, mineral nitrogen fertilization induces competitive exclusion that leads to the disappearance of less-nitrophilous species. Some authors have shown relationships between the capacities of species to exploit resource-rich or -poor environments and key plant traits that drive these properties (Westoby, 1998). Informative plant traits include specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen content and leaf C:N ratio (Ansquer et al., 2009). For example, species adapted to poor resource availability (low-growing or conservative species) have low SLA and N content and high LDMC and leaf C:N ratio (Louault et al., 2005).

### Phosphorous

The addition of phosphorous is the practice most responsible for decreasing species richness (Hejcman et al., 2007a; Janssens et al., 1998; Wassen et al., 2005). Phosphorous fertilization is more likely to cause species loss than nitrogen and lime enrichment (Hejcman et al., 2007b), particularly in high-moisture herbaceous ecosystems (Wassen et al., 2005). When nitrogen is not limiting, phosphorous is generally the growth-limiting nutrient (Bonischot, 1989; Hejcman et al., 2007a). Phosphorous enrichment may increase productivity increase and decrease species richness through competitive exclusion; a shift from phosphorous limitation to nitrogen limitation is a disadvantage to species adapted to low phosphorous availability (Wassen et al., 2005).

The large phosphorous-pool accumulated in the soil over decades of fertilization might explain why re-establishment of endangered species on former agricultural fields generally fails (Bakker and Berendse, 1999; Gough and Marrs, 1990). Hejcman et al. (2007a) have shown a decrease in productivity after phosphorous fertilization due to the reduced persistence and dominance of highly productive, tall grasses, such as *Alopecurus pratensis* L., *Arrhenatherum*

*elatius* (L.) P. Beauv. and *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv. Coupled with potassium supply, phosphorous supply favours legume species (Carlen et al., 1998). Thus, phosphorous addition decreases species richness and affects the productivity of grasslands.

### Lime

Diverse results have been obtained from studies about the effects of liming on grassland vegetation. When lime combined with farmyard manure is applied for the first time on species-rich meadows, species richness decreases (Kirkham et al., 2008). Other studies have detected no effect of liming on vegetation (Galka et al., 2005; Tzialla et al., 2002). Finally, a positive effect of liming on Shannon's diversity, evenness (van der Wal et al., 2009) and species richness (Schellberg et al., 1999; Spiegelberger et al., 2006) in grasslands has been demonstrated. Moreover, the positive effect of liming on species richness can still be detected 70 years after the last treatment (Spiegelberger et al., 2006). This positive effect can be explained by the increased soil pH induced by liming.

In acid soils, plant species richness increases with soil pH (Nilsson et al., 2002) until neutrality is reached. In continental Europe, more vascular plants species are suited for high-pH soils than for acidic soils (Ellenberg et al., 1992). Moreover, soils with pH values close to neutrality generally have higher nutrient availability than soils with pH values between 4 and 5 (Chapin et al., 2002). Liming also alters vegetation composition. Liming increases the number of species representing oligotrophic grassland communities (Schellberg et al., 1999) and stimulates perennial legumes, especially hybrid and white clover, when combined with sheep grazing (Marusca et al., 2007).

### 2.2.2 Organic nutrient fertilization

Organic nutrient supplies include fresh or composted manure, liquid manure and faeces spread during grazing. Organic nutrient supply favours the growth of fodder grasses (Bornard and Brau-Nogu , 1994) and umbelliferous species, especially in wet grasslands (Pautheney et al., 1994). Although the primary effects of organic fertilizers on productivity and species richness in permanent grasslands are the same as those of mineral fertilizers, different forms of organic fertilizers sometimes have distinct effects on plant species composition. Compared to composted manure addition, liquid manure spreading increases the abundance of good fodder plant species such as *L. perenne*, *P. pratense* and *Festuca pratensis* Huds. and decreases the abundance of *Dactylis glomerata* L., *Holcus lanatus* L. and *A. pratensis* (Laissus and Leconte, 1982).

The deposition of decomposable faeces and urine can create nitrogen-rich areas (Dai, 2000) and stimulate the mineralization of nitrogen (Hatch et al., 2000). Manure in dung piles increases the availability of soil nutrients, especially nitrogen and phosphorus (Aarons et al., 2004) and favours the conservation of humidity (Dai, 2000). This process might contribute to the development of special patches of vegetation growing directly on or close to manure deposits (Shiyomi et al., 1998). Herbivores can therefore indirectly influence the nitrogen cycle by altering species composition and plant biomass (Olofsson et al., 2001). In some cases, dung piles cover a significant portion of permanent grassland areas, produce significant changes in vegetation and are associated with invasive alien plants that might eventually colonize more areas (Dai, 2000). Faeces are beneficial for the establishment and survival of seedlings (Gillet et al., 2010). Moreover, germination of seeds contained in faeces is improved by gut passage, which softens the seed coat (Malo and Suarez, 1995).

### 2.3 Mowing

Compared to grazed situations, the vegetation of mown grasslands is generally more diverse (Fischer and Wipf, 2002; Jacquemyn et al., 2003; Kruess and Tschardtke, 2002). Mowing seems to favour forbs (Stammel et al., 2003). The effects of mowing in permanent grassland vegetation depend on cutting frequency and/or cutting date (especially first cutting date) based on the flowering stage of grasses (Barbaro et al., 2004; Fleury et al., 1994). Mowing can bring a large amount of seeds into permanent grasslands. Hay machinery can transport and disseminate several hundred thousand seeds across long distances from grassland to grassland (Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997).

The number and dates of yearly cuttings affect the composition of grassland vegetation. For example, cutting regime explains 4.7% of total floristic variability (compared to 6.0% for grazing intensity) in calcareous grasslands (Barbaro et al., 2004). Mowing date constitutes an important component because cutting too early can prevent seed production by nonclonal species, while cutting too late can result in dense vegetative cover that may inhibit the establishment of new plants (Smith and Haukos, 2002). These effects have been observed under natural recruitment conditions and in experiments with an artificial seed contribution for biodiversity restoration (Bissels et al., 2006). In restoration operations, early mowing can create openings in the vegetation that are favourable to the establishment of new species (desired or invasive) (Selinger-Looten and Muller, 2001). Maximum specific diversity is observed for mowing dates from mid-June to mid-July in European zones with oceanic or semi-continental climates (Critchley et al., 2007). Mowing dates affect permanent grassland vegetation

according to plant flowering times. For plants with sexual reproduction, cutting before flowering prevents reproduction. If cutting occurs just before seed dispersal, a proportion of the seeds are exported with hay (Smith et al., 2002). In both cases, plant species richness generally decreases (Smith et al., 2002).

High cutting frequency (three or four times a year) favours species with leaves located near the soil, such as *Taraxacum officinale* Weber, *Poa trivialis* L. and *P. pratensis*, and species that take advantage of increased light near the soil surface, such as *T. repens* (Carlen et al., 1998). High cutting frequency disfavors plant species with tall leaves, such as *T. flavescens* and *Pimpinella major* (L.) Huds. However, other species are insensitive to cutting frequency, such as *Festuca pratensis* Huds., *Ranunculus acris* L. and *D. glomerata* (Carlen et al., 1998), and the proportion of legumes decreases as the number of cuttings increases (Cop et al., 2009).

Mowing favours some species and disfavors others according to their capacity to tolerate cutting, such as by rapidly producing new leaves just after mowing. A few species, including *Anthoxanthum odoratum* L., *D. glomerata* and *H. lanatus*, can withstand mowing and removal of forage (Schippers and Joenje, 2002). Mowing enhances the amount of light in the lower vegetation layers, making competition for light more symmetrical and facilitating the coexistence of species with different competitive abilities (Kull and Zobel, 1991). A functional approach through the study of plant traits (Violle et al., 2007) has demonstrated the presence of rosette species with slow lateral spread and anemochorous dispersal under mown conditions (Kohler et al., 2004; Stammel et al., 2003).

#### 2.4 Soil seed bank

The soil seed bank comprises all "*viable seeds present in or on the soil, including both those that germinate within a year of initial dispersal and those that remain in the soil for longer periods*" (Nathan and Muller-Landau, 2000). The soil seed bank can be a source of plant species. Most studies of grasslands dominated by perennial grasses have found low similarity between the seed bank and the vegetation (Lopez-Mariño et al., 2000; Milberg, 1993; Peco et al., 1998). For example, Lopez-Mariño et al. (2000) have observed 119 plant species in above-ground grassland vegetation and 124 species in the soil seed bank, with only 52 species common to both the above-ground vegetation and the soil seed bank. These discrepancies have been explained by the minor contribution of the dominant perennial grassland species to the formation of seed banks. These species generally have low seed production because they alternate sexual reproduction with vegetative reproduction and their seeds have short-term persistence in the soil (Bakker, 1989; Thompson et al., 2003; Thompson and Grime, 1979).

Where important seed banks are present in perennial grasslands, they often contain large numbers of seeds of annual ruderal species (Zimmergren, 1980), reducing the similarity between the vegetation and the seed bank. Seeds of such species can survive for many decades, even centuries, in the soil (Milberg, 1993). Thus, these species can reappear from the seed bank if grassland is ploughed or disturbed (Dutoit et al., 2003).

The potential of the seed bank to be a source of colonization depends on seed persistence in the soil, seed age, and soil conditions (mainly moisture content) (ter Heerdt et al., 1999), on the depth of burial (Akinola et al., 1998) and on seed abundance (Blackshaw et al., 2005), modulated by seed predation (Martinkova et al., 2009b). These two last points (depth and abundance) might explain why the soil seed bank seems to play a minor role in the re-establishment of species in grasslands and in floristic modifications (Akinola et al., 1998). The minor role of the seed bank might result in part from soil compaction due to spring grazing in wet conditions, which prevents seedling emergence after disturbance. Rather, plant recolonisation in disturbed areas is often dominated by vegetative reproduction. However, the study of the soil seed bank is of interest for two reasons. First, the seed bank reflects the past and present aboveground vegetation of the surrounding landscape (Geertsema et al., 2002). Seeds in the seed bank come from established aboveground vegetation and from outside grasslands. Seeds can be dispersed by animals, wind and farm machinery across long distances (Geertsema et al., 2002). Second, soil seed banks contain species that are not present in aboveground vegetation (*e.g.*, Amiaud and Touzard, 2004; Edwards and Crawley, 1999; Smith et al., 2002), and knowledge of seed bank composition is necessary to estimate total plant diversity in a particular permanent grassland.

### 3. Assessable factors at the landscape scale

The landscape is defined as a level of ecological system organization above the ecosystem. It is characterized by heterogeneity and by dynamics that are partly governed by human activities (Burel and Baudry, 1999). The landscape results from continuous confrontation between society and its environment (Baudry et al., 2000; Burel and Baudry, 1999). A landscape must be objectively described to test its potential relationship with established vegetation within it. Three primary ecological characteristics of landscape can be described: landscape heterogeneity, habitat fragmentation and habitat connectivity (Burel and Baudry, 1999; Forman and Godron, 1981). Through these characteristics, we can structurally and functionally describe a target landscape.

Landscapes are structurally segmented by landscape heterogeneity and habitat fragmentation. The functional aspects of a landscape are determined by habitat connectivity and habitat fragmentation. Thus, habitat fragmentation can provide information on both landscape structure and landscape function according to the indices employed (McGarigal and Marks, 1995). Landscape configuration affects permanent grassland vegetation primarily by influencing seed rain. Seed rain is the "*flux of seeds from a reproductive plant, without considering space explicitly*" (Nathan and Muller-Landau, 2000). The description of landscape structure provides information about the availability and diversity of seed sources in the landscape surrounding the target grassland (Rosenzweig, 1995). The description of functional aspects of a landscape provides information about dispersal possibilities (or impossibilities) through the landscape surrounding the studied grassland from suitable sources. Furthermore, the species composition of the seed rain reaching given grasslands is similar to the species composition of the established vegetation in the grassland (Edwards and Crawley, 1999). Thus by affecting seed rain, landscape configuration also affects permanent grassland vegetation. Seed dispersal from a source to the target grassland depends on the plant life cycle, seed size, dispersal date and functional characteristics of landscape. For instance, seeds of *Bromus sterilis* L. are dispersed further in open landscapes than in mixed woodland and pastures, in which hedgerows stop wind-dispersed seeds of this grass (Rew et al., 1996). Below, we describe the effects of these three primary landscape characteristics - heterogeneity, fragmentation and connectivity - on vegetation and the associated processes.

### 3.1 Landscape heterogeneity

#### 3.1.1 Definition and primary effects on plant species in farmlands

Landscape heterogeneity provides information about the diversity of landscape elements in a given landscape. Landscape elements generally correspond to different land uses within a landscape, which may be more or less precisely defined. They might include urban area, forest, arable land, fallow land and permanent grassland (Dauber et al., 2003). The most popular index of landscape heterogeneity is based on the Shannon-Weaver formula (Shannon and Weaver, 1949), which is used by ecologists to estimate species diversity. Calculating this index requires the proportion of each considered landscape element in the studied landscape (*e.g.*, Weibull et al., 2000). Heterogeneity can influence plant composition in permanent grasslands through the creation of a diversified regional species pool and by providing refuges for plant species (Benton et al., 2003; Rosenzweig, 1995). A landscape with a high heterogeneity index contains



many different elements and thus many different potentially suitable habitats (Rosenzweig, 1995).

Theoretically, greater landscape heterogeneity permits a richer regional species pool. This correlation has been demonstrated in the Morvan Natural Regional Park (Burgundy, France), where mean plant species richness randomly sampled at the plot scale is significantly correlated to landscape heterogeneity (Fédoroff et al., 2005). A similar result has been demonstrated through a predictive model of plant presence in agricultural fields based on the mosaic concept (Duelli, 1997) and considering as inputs the number of landscape elements such as habitat types and the number of patches of each landscape element (Waldhardt et al., 2004). This potential increase of species richness in territories with increasing landscape heterogeneity involves an increased number of seed sources.

According to source-sink models (Wagner and Edwards, 2001), landscape elements in the surroundings of a field are potential sources of plant species *via* propagule dispersal, and the target grassland is a sink. Therefore, high landscape heterogeneity in a given landscape might be expected to enhance colonisation probability (Gabriel et al., 2005). High habitat richness of a heterogeneous landscape creates refuges for sensitive plant species if strong selective pressures are applied in several parts of the landscape (Roschewitz et al., 2005; Smart et al., 2002). Establishment in refuges is one way for sensitive species to grow and complete their life cycles until the dispersal of their propagules through nearby areas.

### 3.1.2 Effects and processes on permanent grassland vegetation

In the case of grassland vegetation, results differ between available studies. Considering all herbaceous plant species of grasslands, Dauber et al. (2003) and Krauss et al. (2004) have found no correlation between species richness and landscape heterogeneity, whatever the spatial scale considered (0.007 km<sup>2</sup> and 0.13 km<sup>2</sup> in Dauber's study and from 0.2 km<sup>2</sup> to 28.3 km<sup>2</sup> in Krauss's study). The lack of correlation might be explained by a greater influence of local habitat quality than of landscape heterogeneity (Dauber et al., 2003; Krauss et al., 2004). Dauber et al. (2003) has suggested that absence of a relationship was due to farming practices that disturb plant colonization and/or the plant matrix, which provides a source of rhizomes and diaspores over a short distance. Krauss et al. (2004) have suggested that the surrounding landscape of the studied grasslands is too complex, whatever the scale considered, to highlight an effect on permanent grassland vegetation. In other words, the range of variation of landscape heterogeneity might not be sufficient to demonstrate a significant relationship between plant species richness and landscape heterogeneity. In contrast, a positive and significant relationship

between the species richness of permanent grasslands and landscape heterogeneity has been found when the latter is characterised using percentage cover of arable land in a 1-km<sup>2</sup> territory (Söderström et al., 2001).

Overall, positive effects of landscape heterogeneity on plant species richness have been observed (*e.g.*, Fédoroff et al., 2005; Krauss et al., 2004). Generally, this positive relationship can be explained by an increasing number of habitat types with increasing landscape heterogeneity (Rosenzweig, 1995) and thus a larger regional species pool. Not all plant species are affected by landscape heterogeneity. Many authors have distinguished several groups of plant species according to functional properties (Weibull et al., 2000; Weibull and Östman, 2003). Generally, a distinction has been made between habitat specialists and habitat generalists (Krauss et al., 2004; Söderström et al., 2001). Söderstrom et al. (2001) have inferred that species richness of habitat generalists is higher in forests, which can act as a source of plant species for permanent grasslands in the vicinity.

For habitat specialists of permanent grasslands, there is a significant positive correlation between species richness and landscape heterogeneity at a small scale (0.2 km<sup>2</sup>), but this relationship disappears when the analysis includes field area as a covariable (Krauss et al., 2004). We infer that the increasing number of habitat types with increasing landscape heterogeneity explains this relationship. Alternatively, species could be classified according to seed dispersal mode. For example, anemochorous species are more sensitive to landscape heterogeneity than barochorous species (Gaujour et al., 2009). Dispersal of anemochorous seeds might be affected by few particular landscape elements, such as hedgerows (Rew et al., 1996). Hedgerows can partly block seed flow through a landscape either by forming physical barriers or by decreasing wind speed. Differences in seed dispersal make it necessary to specify the spatial scale used to characterize landscape configuration. The choice of scale must take into account the functional properties of plant species, especially seed dispersal modes and theoretical dispersal distances (Vittoz and Engler, 2007).

### 3.1.3 Landscape elements

Among landscape elements used to calculate landscape heterogeneity, some seem to be more influential on grassland vegetation, such as the percentage of ley area (Weibull and Östman, 2003) and the percentage of arable land (Söderström et al., 2001). Plant species richness is higher in field margins when farmland contains a large percentage of ley, because this type of cover is less subject to farming perturbations than other types of cover, such as cereals (Weibull and Östman, 2003). Leys favours plant species growth in field centres and

margins. Thus, farmland with a large percentage of ley might contain a greater diversity of plant species than another farmland with same area and less cover. However, because permanent grasslands contain diverse plant species of many functional types, it is crucial to consider the landscape as a mosaic of land uses seen as distinct habitat types that are more or less suitable for particular species.

### 3.2 Habitat fragmentation

Habitat fragmentation results from partial destruction of the initial area of a habitat type, leading to several disconnected habitat patches. For example, heathland habitat once extended over several million hectares in Europe. Due to changes in land use, including ploughing, abandonment and drainage of heathland, the total area has strongly decreased and nowadays of many small patches that are more or less connected (Piessens et al., 2004; Webb, 1998). Habitat fragmentation reduces the area available for certain species and thus leads to shrinkage and isolation of remnant plant populations (Joshi et al., 2006; Piessens et al., 2004; Saunders et al., 1991). Habitat fragmentation is not only habitat loss but also modification of habitat quality, reducing continuous available habitat and increasing edge effects (Burel and Baudry, 1999). Habitat fragmentation may disrupt biotic interactions such as pollination or seed dispersal for individual species or populations (Lennartsson, 2002) and hence can affect species with previously stable populations (Joshi et al., 2006). Fragmentation might alter gene flow between populations in different habitat patches, which could lead to declining fitness by decreasing the genetic variation of each remnant population and thus reproductive success (Ingvarsson, 2001; Newman and Tallmon, 2001).

Overall, results are inconsistent across taxa and experiments concerning the effects of habitat fragmentation on plant species (Debinski and Holt, 2000; Joshi et al., 2006). Most of the studies considered in the review of Debinski & Holt (2000) contributed to a negative effect (*e.g.*, Piessens et al., 2004). However a positive effect can be explained by an increase in early-successional species, by invasion from the surrounding area, by crowding effects or by the ability of few species to use both the matrix habitat and the fragment (Debinski and Holt, 2000). The lack of consistency highlighted by Debinski & Holt (2000) might be explained by differences in species responses according to their functional properties, by the variable and possibly insufficient duration of experiments and by the lack of control treatments due to the spatial scale considered in such studies.

In this section, we detail the effects of habitat fragmentation on plant species. We divide the effects of habitat fragmentation into two parts, as described in Burel & Baudry (1999): the

fragment area effect and the edge effect. We highlight the consequences of habitat fragmentation for plant community composition, not the abiotic consequences in microclimate (see Saunders et al., 1991; Weathers et al., 2001). Because forest ecosystems and agricultural ecosystems have distinct functions, we do not review studies of the impact of forest fragmentation on plant species, even though this process has been studied extensively.

### 3.2.1 Fragment area

The theory of island biogeography (MacArthur and Wilson, 1967) can help us to predict the effects of fragment area on plant communities by considering each fragment as an island. According to this theory, the species richness of a given fragment depends on the extinction rate and the colonization rate. Fragment area affects these rates: a large fragment provides resources for more species than a small one (Rosenzweig, 1995), and thus a large fragment induces a lower extinction rate than a small one. Fragment size is positively correlated with colonization rate because the probability that species will find an island increases with island area (MacArthur and Wilson, 1967). Finally, the theory of island biogeography predicts larger fragments will have greater species richness. However, when habitat fragmentation is studied at the landscape scale in farmlands, fragments cannot be considered as true islands because the surrounding habitat is often not completely hostile to the studied species (Farina, 2007; Gu et al., 2002).

The theory of island biogeography can be effectively combined with percolation theory (Johnson et al., 1992), which considers the abilities of organisms to cross different kinds of adjacent fragments. In spite of this constraint of considering fragments as islands, the predicted positive relationship between species richness and fragment area has not been consistently verified for plants. This relationship can be positive (*e.g.*, Cousins et al., 2007; Piessens et al., 2004) or not significant (*e.g.*, Cousins, 2006; Cousins and Aggemyr, 2008). In the review of Debinski & Holt (2000), 6 out of 14 studies showed increasing species richness with increasing fragment area. As with habitat fragmentation, the effects of fragment area on vegetation are not homogeneous.

The positive relationship between fragment area and species richness is significant for heathland vegetation in Western Europe (Piessens et al., 2004), dry grasslands in Denmark (Bruun, 2000), calcareous grasslands in Germany (Krauss et al., 2004) and semi-natural grasslands in Sweden (Öster et al., 2007). These positive effects of fragment area on plant species richness are primarily explained by increasing habitat heterogeneity with increasing fragment area (Bruun, 2000; Krauss et al., 2004; Öster et al., 2007). A second explanation is the

fact that smaller fragments may contain plant species that are more sensitive to extinction (Piessens et al., 2004). Experiments in several calcareous grassland sites in the Swiss Jura Mountains using microfields (from 0.25m<sup>2</sup> to 20.25m<sup>2</sup>) have shown less clear results (Joshi et al., 2006). These experiments verify that, whatever the study site, fragment area has a negative effect on species colonisation rate (as predicted by theory of island biogeography; MacArthur and Wilson, 1967).

However, the effect of fragment area on species extinction rate is also negative, contradicting the first expectation of island biogeography theory. This theory predicts that when a large fragment already contains a large number of species, fewer new species can be added (MacArthur and Wilson, 1967). Joshi et al. (2006) have invoked this theoretical expectation to explain their results. The theory of island biogeography also predicts that habitat specialists will be more negatively affected by fragment area than habitat generalists. Fragmentation decreases the core area-edge ratio, leading to relatively greater loss of suitable habitat for specialist species in the core area. This prediction is not supported for calcareous grassland vegetation, where fragment area has been observed to have equal effects on specialist and generalist plant species (Krauss et al., 2004).

Fragment area also affects negatively species richness of the soil seed bank in dry grasslands, particularly for species with transient seed banks compared to species with long-term persistent seed banks, which are slightly affected (Bruun, 2000). We infer that even with a low immigration rate, species with long-term persistent seed banks can persist in small fragments thanks to the small amount of seeds in the soil.

### 3.2.2 Edge effect

Habitat fragmentation also increases the length of edges of landscape elements (Burel and Baudry, 1999). These edges of landscape elements are called field margins. Two adjacent field margins form a field boundary (Marshall and Arnold, 1995). From an ecological point of view, field boundaries are ecotones, areas of vegetation transition that are usually narrow and clearly defined and that divide two distinct plant communities established in adjacent agricultural fields (Dutoit et al., 2007). Field boundaries can act as sources of species for grasslands because species richness is generally higher in edges than in field centres (Aude et al., 2003; Fédoroff et al., 2005; Smart et al., 2002).

An increase in the amount of edge habitat can make a fragment more vulnerable to invasion by exotic species and to more extreme abiotic influences (Saunders et al., 1991; Weathers et al., 2001). We do not review abiotic edge effects of habitat fragmentation, such as light intensity,

soil moisture and nutrients (see Saunders et al., 1991; Weathers et al., 2001). Field boundaries, which are one kind of edges in the agricultural landscape, contain more plant species than field centres (*e.g.* Aude et al., 2003; Smart et al., 2002). Thus, habitat fragmentation can enhance biodiversity by increasing field boundary length, as suggested by Debinski and Holt (2000). Moreover, the edge effect is not spatially limited to the edge area; it extends to each side of the edge across a zone of ca. 8 m (Piessens et al., 2006). This vegetation gradient between edge and fragment core can be explained by eutrophication involving higher soil nitrogen content near the field edge than in the fragment core. Fertilization and the decomposition of tree leaves can create such a soil nitrogen gradient (Piessens et al., 2006).

The fate of remnant plant populations within habitat patches depends on the degree of isolation, the quality of the matrix habitat, the size of the remnant population (Soons and Heil, 2002) and species characteristics such as mating system, seed dispersal ability, seed bank persistence and plant longevity (Bruun, 2000; Joshi et al., 2006). Habitat fragmentation is not perceived equally by all plant species. For example, plants with less self-pollination ability show reduced population viability in locally fragmented grassland habitats, with pronounced extinction thresholds at certain levels of habitat fragmentation (Lennartsson, 2002). Therefore, the third characteristic of landscape configuration, habitat connectivity, is also necessary to understand species composition in permanent grasslands.

### 3.3 Habitat connectivity and corridors

Connectivity is a measure of the ability of organisms to move among separated patches of suitable habitat (Hilty et al., 2006). We must distinguish structural connectivity and functional connectivity of habitats. Structural connectivity is related to landscape pattern and results from the density and complexity of corridors and the matrix structure (Uezu et al., 2005). Structural connectivity is not an efficient way to understand species composition in permanent grasslands because it does not take plant species ecology into account, in contrast to functional connectivity. Functional connectivity is defined by the extent to which an individual species can move through a landscape (Uezu et al., 2005). This definition is based on several hypotheses about suitable habitats available in target territory for a given species or a given group of species sharing resource requirements. Here, we consider only functional connectivity as defined by Uezu et al. (2005).

### 3.3.1 Functional connectivity

We consider studies dealing with both functional connectivity and habitat isolation, which is the opposite of habitat connectivity. It is widely agreed that connectivity is an important factor for species conservation (Debinski and Holt, 2000; Kirchner et al., 2003). Connectivity allows propagule movement among territories for reproduction and gene flow between populations (Hamilton et al., 2006) and avoids isolation of habitats and populations (Fischer and Lindenmayer, 2007). Moreover, habitat connectivity helps to prevent decreasing plant fitness *via* decreasing reproductive success (Gabriel and Tschardtke, 2007; Newman and Tallmon, 2001; Piessens et al., 2004). Connectivity has a positive effect on plant species richness in heathland grasslands in Belgium (Piessens et al., 2005; Piessens et al., 2004). Plant species richness increases with increasing connectivity due to increasing colonisation rates (Joshi et al., 2006; Maurer et al., 2003; Piessens et al., 2004) and decreasing extinction rates (Pacha and Petit, 2008; Piessens et al., 2004) because of higher gene flow (Piessens et al., 2004). Connectivity has a positive effect on the occurrence of a mixed grassland and forest herbaceous species, *Geranium sylvaticum* L., in grasslands in United Kingdom (Pacha and Petit, 2008). One study (Eriksson et al., 1995) has found no effect of connectivity on plant species richness in grasslands, with local habitat conditions and fertilization levels being more explanatory. Bruun (2000) has found a negative effect of connectivity on *Potentilla erecta* (L.) Räsch. in dry grasslands in Denmark. This result can be explained by the preference of *P. erecta* for the damp north-facing side of the studied hill, which is an area with low connectivity. Thus, habitat connectivity is perceived differently by plant species according to their functional properties, particularly their range of suitable habitats (habitat generalists *vs.* habitat specialists) (Dupré and Ehrlén, 2002), mode of propagule dispersal (Soons and Heil, 2002) and life history (Bruun, 2000). Species richness of long-lived species is not affected by connectivity, in contrast to species richness of short-lived species, which is positively correlated with connectivity of Danish dry grasslands (Bruun, 2000). We infer that even with low propagule dissemination, long-lived species retain a few individuals in small, unconnected patches due to their life history. Connectivity between two plant populations can be disrupted even at the small scale of 5m isolation distance by decreasing colonization rate (Joshi et al., 2006). Species richness of species with short-term persistent seed banks is more positively affected by connectivity than species richness of species with long-term persistent seed banks (Piessens et al., 2005; Piessens et al., 2004). We hypothesize that species with long-term persistent seeds can maintain a few individuals in a patch even if dispersal is very low. Species with long-term persistent seed banks are less sensitive to extinction, independent of patch area.

### 3.3.2 Corridors

Corridors are areas within a target territory that allow movement of a given species from one habitat patch to another. Such an area may be a corridor for some species and a barrier for others (Hilty et al., 2006). Within a territory, corridors must be defined according to studied species and their functional properties. Corridors for plant species include linear landscape elements such as road margins (Soons et al., 2005; Tikka et al., 2001; van Dorp et al., 1997). The efficiency of corridors is not homogeneous in the literature, showing either positive (Cousins and Eriksson, 2001; Tikka et al., 2001) or neutral effects. In particular, corridor efficiency has been found to be neutral in a case study case of perennial grassland species with short-range seed dispersal in the Netherlands (van Dorp et al., 1997) and in a study of two forbs (*Cirsium dissectum* (L.) Hill and *Succisa pratensis* Moench) in nutrient-poor semi-natural grasslands (Soons et al., 2005).

These neutral results have three primary explanations. First, most linear landscape elements are unsuitable for seedling establishment because of high plant productivity and vegetative cover (Soons and Heil, 2002; Soons et al., 2005; van Dorp et al., 1997). Second, migration rates within these linear landscape elements are low (van Dorp et al., 1997). Moreover, these elements have low colonization capacity because they produce only a few seeds whose dispersal ability is low as a result of dense vegetative cover (Soons and Heil, 2002). Third, the shape (particularly the width) of corridors affects seeds dispersing from them by decreasing the probability of reaching another habitat patch (Soons et al., 2005; van Dorp et al., 1997). Migration rates in corridors approximate those in continuous habitats if corridor width exceeds 20m (van Dorp et al., 1997). It is crucial to consider landscape elements (linear elements and others) according to their suitability for a given species or group of functionally similar species.

## 4. Synthesis and Conclusion

We have described in this literature review the primary factors that influence plant diversity in permanent grasslands, their effects and the processes involved (Table I). We propose a conceptual model (Fig. 1) structuring all of these factors and processes according to environmental filtering theory based on three ecological challenges: dispersal, establishment and persistence (Rosenzweig, 1995). We consider each of these challenges to act as a filter that prevents available species in the regional species pool from dispersing into, establish in or persisting in a target field. We describe this species filtering based on processes identified above. A given process can act on one or two filters; for example, competitive exclusion constrains the establishment and persistence of plant species. Similarly, a given process can be



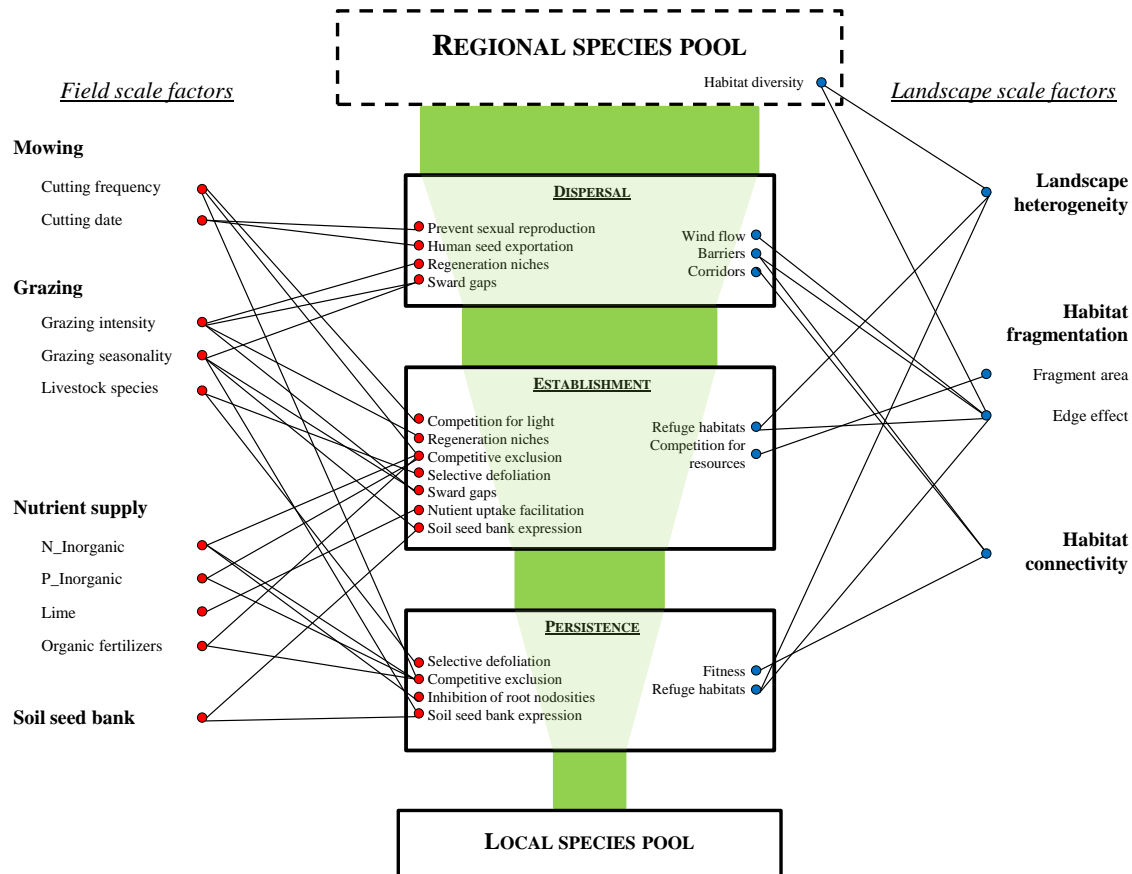


Figure 1. Conceptual model linking three ecological challenges for permanent grassland plant biodiversity, influential factors and associated processes. generated by several factors; for example, the presence of refuge habitats depends on both landscape heterogeneity and the edge effect. We incorporate the effect of landscape heterogeneity on the regional species pool. A heterogeneous landscape often contains greater habitat diversity and thus greater species richness than a homogeneous one (Rosenzweig, 1995). This model can explain the difference in species richness between the regional species pool and local species pools in permanent grasslands. Field-scale and landscape-scale factors affect all three filters, but only landscape heterogeneity affects the species richness of the regional species pool. Moreover, processes described for landscape-scale factors and processes described for field-scale factors are different, except competition for a common resource. Therefore, both groups of factors should be considered to predict the state of permanent grassland vegetation and to develop decision rules for farmers or decision makers to preserve farmland plant diversity.

Several studies have compared the relative influence of landscape- and field-scale factors on bird, insect and mammal communities (Mazerolle and Villard, 1999). We have found only five studies making such comparisons for grassland vegetation (Dauber et al., 2003; Le Coeur et al., 1997; Marini et al., 2008; Weibull and Östman, 2003; Weibull et al., 2003). The results of these

studies are not homogeneous. Le Coeur et al. (1997) have found a positive effect of proportions of field boundaries adjacent to cropland or grassland and density of hedgerows in the landscape on the species composition of vegetation in hedgerows. Weibull et al. (2003) have found that species richness tends to be positively correlated with perimeter-to-area ratio. Conversely, Marini et al. (2008) and Dauber et al. (2003) have not found effects of landscape characteristics on species richness of permanent grassland vegetation. In a same way, Weibull and Östman (2003) have not found effects of landscape characteristics on species composition. However, it is difficult to compare these results because these five studies did not distinguish the same landscape elements nor use the same landscape indices. Studies often do not consider all influential factors, whatever their scale, possibly leading to mistaken conclusions about the relative influence of the two groups of factors.

Finally, we present a synthetic scheme for the dynamics of plant species richness in fields based on four parameters: the proportion of plants with high dispersal abilities, the level of disturbance from farming practices, landscape complexity and the level of forage productivity of the studied grassland (Fig. 2). We consider that: *i*) species richness is lower (or sometimes equal) in fields with low forage productivity than in fields with high forage productivity (Hector et al., 1999), *ii*) the regional species pool increases with landscape complexity (Rosenzweig, 1995), *iii*) in a very simple landscape, the proportion of plants with long-distance dispersal abilities governs the initial species richness in a field (Gaujour et al., 2009), and *iv*) the influence of increasing landscape complexity on species richness is governed by the level of disturbance induced by farming practices.

We illustrate this scheme by using grazing intensity as an example of farming disturbances. The increase in species richness with increasing landscape complexity is greater for low than for high grazing intensities. High grazing intensities prevent the persistence and/or establishment of several species due to constraints induced by the removal of aerial parts, particularly for annuals with long life cycles that may not have enough time to produce seed. Under high-intensity grazing, increasing species richness depends primarily on landscape complexity and not on the proportion of plant species in the landscape with long-distance dispersal abilities. In contrast, low grazing intensities create little disturbance in plant communities, allowing the establishment and persistence of species that disperse into a field. The number of species that arrive in a field increases with both landscape complexity (*i.e.*, regional species pool) and the proportion of plants with long-distance dispersal abilities.

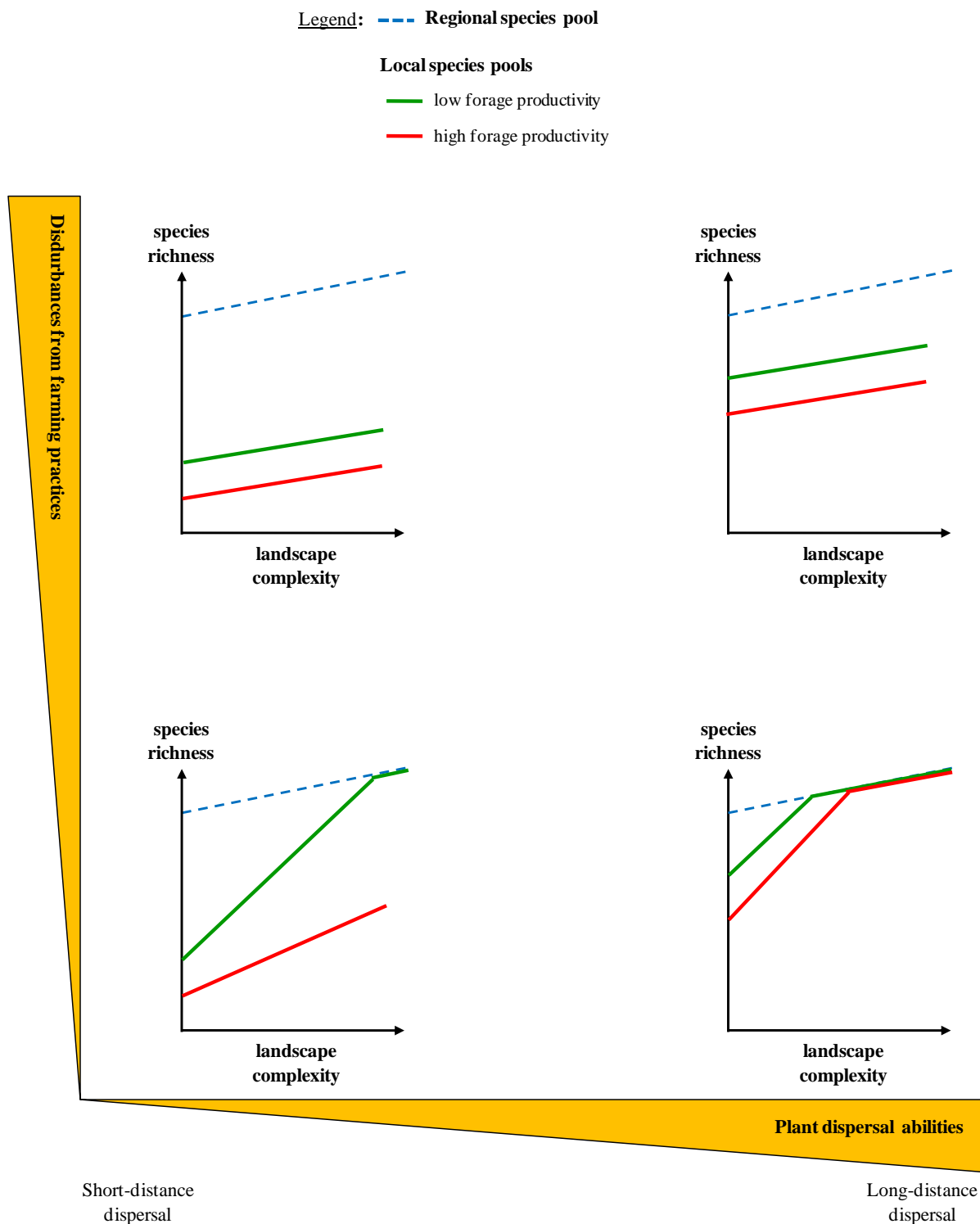


Figure 2. Dynamics of species richness in permanent grasslands based on landscape complexity and its dependence on farming-induced disturbance and the dispersal abilities of plant species in the regional species pool. Modified from Roschewitz et al., 2005 and Le Roux et al., 2008.

This review and the proposed conceptual model explain why it is important to consider both groups of factors and to use both taxonomic and functional approaches. A taxonomic approach

allows the vegetation of permanent grasslands to be described, but it does not elucidate the processes involved. In contrast, a functional approach based on plant functional properties relative to the three ecological challenges can show the primary filters and processes driving permanent grassland vegetation.

**Table I. Primary factors that influence permanent grassland vegetation and associated processes.**

| Scale       | Factor                               | Effects on grassland vegetation <sup>1</sup> | References  | Primary processes involved  | References   |  |
|-------------|--------------------------------------|--|---|---|--|--|
| Field-scale | <b><u>Grazing</u></b>                |  |   |   |  |  |
|             |                                      | Grazing intensity                            | <ul style="list-style-type: none"> <li>↑ dicotyledonous species</li> <li>↑ short grasses</li> <li>↑ therophytes</li> <li>↑ geophytes</li> <li>↑ ruderal and competitive species</li> <li>↑ annual species</li> <li>↑ seasonal regeneration by seeds</li> <li>↓ dominant perennial grasses</li> <li>↓ stress-tolerant grasses</li> </ul> | Bullock et al., 1994; Dumont et al., 2009; Hickman et al., 2004; Kahmen and Poschlod, 2008; Kalamees and Zobel, 2002; Kotanen, 1997; Pakeman, 2004; Palmer et al., 2004; Pavlu et al., 2007; Pavlu et al., 2006; Watt et al., 1996b | <ul style="list-style-type: none"> <li>- vegetation removal opens regeneration niches</li> <li>- trampling induces gaps, which are favourable for seed recruitment and maintenance of species</li> </ul>             | Grime, 1979; Pavlu et al., 2007; Pavlu et al., 2006; Wallace, 1987<br><br>Arnthorsdottir, 1994; King, 2007a; Kotanen, 1997; Shumway and Bertness, 1994; Touzard et al., 2002 |
|             |                                      | Grazing seasonality                          | <ul style="list-style-type: none"> <li>↑↓ species richness</li> <li>↑ dicotyledonous species</li> <li>↑ ruderal and competitive species</li> </ul>  | Bullock et al., 2001; Gibson and Brown, 1991; Sternberg et al., 2000; Watt et al., 1996b  | <ul style="list-style-type: none"> <li>- trampling induces gaps, which are favourable for seed recruitment and maintenance of species</li> <li>- establishment capacities</li> <li>- seed bank expression</li> </ul> | Amiaud and Touzard, 2004; Bullock et al., 1995b; Chambers, 1992b; Edwards and Crawley, 1999; Milberg, 1993; Rapp and Rabinowitz, 1985; Watt and Gibson, 1988a                |
|             |                                      | Livestock species                            | ↑ structural heterogeneity  | Dumont et al., 2002; Ménard et al., 2002; Pratt et al., 1986; Rook and Tallwin, 2003  | <ul style="list-style-type: none"> <li>- selective defoliation</li> <li>- optimal foraging theory</li> </ul>   | Adler et al., 2001; Edouard et al., 2009; Fleurance et al., 2001; Garcia et al., 2005; Olivan and Osoro, 1997  |
|             | <b><u>Nutrient fertilisation</u></b> |  |   |   |  |  |
|             |                                      | <b><u>Inorganic</u></b>                      |   |   |  |  |
|             |                                      | <i>Nitrogen</i>                              | <ul style="list-style-type: none"> <li>↓ species richness</li> <li>↑ nutrient-competitive grasses</li> <li>↑ nitrophilous species</li> <li>↓ legume species</li> </ul>  | Gough et al., 2000; Hopkins, 2002; Kirkham et al., 2008; Laissus and Marty, 1969; van Elsen, 2000   | <ul style="list-style-type: none"> <li>- competitive exclusion</li> <li>- inhibition of root nodosity</li> </ul>   | Hopkins, 2002; Louault et al., 2005; Tallwin and Brookman, 1996; Westoby, 1998   |
|             |                                      | <i>Phosphorus</i>                            | <ul style="list-style-type: none"> <li>↓ species richness</li> <li>↑ legume species (if associated with potassium supply)</li> </ul>  | Carlen et al., 1998; Hejzman et al., 2007a; Janssens et al., 1998; Wassen et al., 2005a   | <ul style="list-style-type: none"> <li>- competitive exclusion</li> <li>- shift from phosphorous to nitrogen limitation</li> </ul>   | Bakker and Berendse, 1999; Gough and Marrs, 1990; Wassen et al., 2005a   |
|             |                                      | <i>Lime</i>                                  | <ul style="list-style-type: none"> <li>↑↓ species richness</li> <li>↑ Shannon's diversity</li> <li>↑ evenness</li> <li>↑ perennial legumes (if associated)</li> </ul>   | Kirkham et al., 2008; Marusca et al., 2007; Schellberg et al., 1999; Spiegelberger et al., 2006   | <ul style="list-style-type: none"> <li>- soil pH increase</li> </ul>   | Chapin et al., 2002; Ellenberg et al., 1992; Nilsson et al., 2002  |

|                 |                                |   |  |   |   |
|-----------------|--------------------------------|---|--|---|---|
|                 | with sheep grazing)            |   |  |   |   |
|                 | <b>Organic</b>                 | <ul style="list-style-type: none"> <li>↑ fodder grasses</li> <li>↑ umbelliferous species</li> <li>↑ structural heterogeneity</li> </ul> | Bornard and Brau-Nogué, 1994; Laissus and Leconte, 1982; Pautheney et al., 1994; Rook et al., 2004   | <ul style="list-style-type: none"> <li>- competitive exclusion</li> <li>- faeces and urine deposits create nitrogen-rich areas</li> </ul>                             | Dai, 2000; Gillet et al., 2010a; Hatch et al., 2000; Shiyomi et al., 1998   |
|                 | <b>Mowing</b>                  |   |  |   |   |
|                 | Cutting frequency              | <ul style="list-style-type: none"> <li>↑ species with leaves near soil</li> <li>↑ forbs</li> <li>↓ species with tall leaves</li> </ul>  | Barbaro et al., 2004; Fischer and Wipf, 2002; Fleury et al., 1994; Jacquemyn et al., 2003; Kruess and Tscharntke, 2002; Stammel et al., 2003 | <ul style="list-style-type: none"> <li>- competition for light</li> <li>- competitive exclusion</li> <li>- dispersal strategy</li> </ul>                              | Bissels et al., 2006; Kohler et al., 2004a; Selinger-Looten and Muller, 2001; Stammel et al., 2003  |
|                 | Cutting date                   | ↓ species richness for early cutting  | Carlen et al., 1998; Cop et al., 2009; Schippers and Joenje, 2002  | <ul style="list-style-type: none"> <li>- prevention of sexual reproduction</li> <li>- seed exportation with hay</li> </ul>  | Carlen et al., 1998; Kohler et al., 2004a; Kull and Zobel, 1991; Stammel et al., 2003   |
|                 | <b>Seed bank</b>               | ↑ species richness  | Akinola et al., 1998; Dutoit et al., 2003; Zimmergren, 1980  | <ul style="list-style-type: none"> <li>- low similarity in species composition between soil seed bank and established vegetation</li> <li>- seed predation</li> </ul> | Amiaud and Touzard, 2004; Edwards and Crawley, 1999; Martinkova et al., 2009a; Smith et al., 2002   |
|                 | <b>Landscape heterogeneity</b> | ↑ species richness (depending on spatial scale)   | Dauber et al., 2003; Duelli, 1997; Fédoroff et al., 2005; Krauss et al., 2004; Söderström et al., 2001; Waldhardt et al., 2004               | - increased habitat diversity   | Rosenzweig, 1995  |
|                 | <b>Habitat fragmentation</b>   |   |  |   |   |
|                 | Fragment area                  | ↑ species richness  | Bruun, 2000; Cousins et al., 2007; Debinski and Holt, 2000; Krauss et al., 2004; Öster et al., 2007; Piessens et al., 2004                   | <ul style="list-style-type: none"> <li>- theory of island biogeography: extinction and colonisation rates</li> <li>- increased habitat heterogeneity</li> </ul>       | Bruun, 2000; Krauss et al., 2004; MacArthur and Wilson, 1967; Öster et al., 2007  |
| Landscape-scale | Edge effect                    | ↑ species richness  | Debinski and Holt, 2000  | - ecotone theory  | Dutoit et al., 2007   |
|                 | <b>Habitat connectivity</b>    | ↑ species richness  | Eriksson et al., 1995; Pacha and Petit, 2008; Piessens et al., 2005; Piessens et al., 2004   | <ul style="list-style-type: none"> <li>- enhancement of gene flow</li> <li>- avoidance of genetic isolation</li> <li>- enhancement of fitness</li> </ul>              | Fischer and Lindenmayer, 2007; Gabriel and Tscharntke, 2007; Hamilton et al., 2006; Joshi et al., 2006; Maurer et al., 2003; Newman and Tallmon, 2001; Pacha and Petit, 2008; Piessens et al., 2004 |

<sup>1</sup> when quantitative factor increases

↑ increase

↓ decrease

## References

- Aarons S.R., O'Connor C.R., Gourley C.J.P. (2004) Dung decomposition in temperate dairy pastures. I. changes in soil chemical properties, *Australian Journal of Soil Research* 42, 107-114.
- Adler P.B., Raff D.A., Lauenroth W.K. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation, *Oecologia* 128, 465-479.
- Aerts R.J., McNabb W.C., Molan A., Brand A., Barry T.N., Peters J.S. (1999) Condensed tannins from *Lotus corniculatus* and *Lotus pedunculatus* exert different effects on the in vitro rumen degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) protein, *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 79, 79-85.
- Akinola M.O., Thompson K., Hillier S.H. (1998) Development of soil seed banks beneath synthesized meadow communities after seven years of climate manipulation, *Seed Science Research* 8, 493-500.
- Amiaud B., Touzard B. (2004) The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France, *Flora* 199, 25-35.
- Amiaud B., Bouzillé J.B., Tournade F., Bonis A. (1998) Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western france, *Wetlands* 18, 482-494.
- Ansquer P., Duru M., Theau J.P., Cruz P. (2009) Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring., *Ecological Indicators* 9, 1020-1029.
- Arnthorsdottir S. (1994) Colonization of experimental patches in a mown grassland, *Oikos* 70, 73-79.
- Aude E., Tybirk K., Bruus Pedersen M. (2003) Vegetation diversity of conventional and organic hedgerows in Denmark, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 99, 135-147.
- Bakker J.P. (1989) *Nature management by grazing and cutting*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Bakker J.P., Berendse F. (1999) Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities, *Trends in Ecology and Evolution* 14, 63-68.
- Balent G., Alard D., Blanfort V., Poudevigne I. (1999) Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies, *Fourrages* 160, 385-402.
- Barbaro L., Dutoit T., Anthelme F., Corcket E. (2004) Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands, *Journal of Environmental Management* 72, 261-275.

- Baudry J., Burel F., Thenail C., Le Coeur D. (2000) A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France, *Landscape and Urban Planning* 50, 119-128.
- Belyea L.R. (2004) Beyond ecological filters: feedback networks in the assembly and restoration of community structure, p. 115-131, In V. M. Temperton, et al., eds. *Assembly Rules and Restoration Ecology. Briding the Gap between Theory and Practice*. Island Press, Washington.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key ?, *Trends in Ecology and Evolution* 18, 182-186.
- Bissels S., Donath T.W., Holzel N., Otte A. (2006) Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands, *Basic and Applied Ecology* 7, 433-442.
- Blackshaw R.E., Molnar L.J., Larney F.J. (2005) Fertilizer, manure and compost effects on weed growth and competition with winter wheat in western Canada, *Crop Protection* 24, 971-980.
- Bonischot R. (1989) Peut-on faire l'économie de la fertilisation phosphatée sur prairie permanente, *Fourrages* 118, 167-178.
- Bornard A., Brau-Nogué C. (1994) La fertilisation organique en alpage : influence su la qualité et évolution de la végétation, *Fourrages* 139, 367-374.
- Bruun H.H. (2000) Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape, *Ecography* 23, 641-650.
- Bullock J.M., Pakeman R.J. (1996) Grazing of lowland heath in England: management methods and their effects on heathland vegetation, *Biological Conservation* 79, 1-13.
- Bullock J.M., Hill B.C., Dale M.P., Silvertown J. (1994) An experimental-study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedlings recruitment into gaps, *Journal of Applied Ecology* 31, 493-507.
- Bullock J.M., Clear Hill B., Silvertown J., Sutton M. (1995) Gap colonisation as a source of grassland community change : effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species, *Oikos* 72, 273-282.
- Bullock J.M., Franklin J., Stevenson M.J., Silvertown J., Coulson S.J., Gregory S.J., Tofts R. (2001) A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment, *Journal of Applied Ecology* 38, 253-267.
- Burel F., Baudry J. (1999) *Ecologie du paysage - Concepts, méthodes et applications*, Tec&Doc ed., Paris.



- Calladine J., Baines D., Warren P. (2002) Effects of reduced grazing on population density and breeding success of black grouse in northern England, *Journal of Applied Ecology* 39, 772-780.
- Carlen C., Darbellay C., Gex P. (1998) Effets à long terme de la fumure et de la fréquence des coupes sur une prairie permanente en montagne, *Revue Suisse d'Agriculture* 30, 215-221.
- Chambers J.C. (1992) Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type, *Canadian Journal of Botany* 71, 471-485.
- Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, New-York, USA.
- Connell J.H., Slatyer R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization, *American Naturalist* 111, 1119-1144.
- Cop J., Vidrih M., Hacin J. (2009) Influence of cutting regime and fertilizer application on the botanical composition, yield and nutritive value of herbage of wet grasslands in Central Europe, *Grass and Forage Science* 64, 454-465.
- Cousins S.A.O. (2006) Plant species richness in midfield islets and road verges - The effect of landscape fragmentation, *Biological Conservation* 127, 500-509.
- Cousins S.A.O., Eriksson O. (2001) Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil, *Ecography* 24, 461-469.
- Cousins S.A.O., Aggemyr E. (2008) The influence of field shape, area and surrounding landscape on plant species richness in grazed ex-field, *Biological Conservation* 141, 126-135.
- Cousins S.A.O., Ohlson H., Eriksson O. (2007) Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes, *Landscape Ecology* 22, 723-730.
- Critchley C.N.R., Walker K.J., Pywell R.F., Stevenson M.J. (2007) The contribution of English agri-environment schemes to botanical diversity in arable field margins, *Aspects of Applied Biology* 81, 293-300.
- Dai X. (2000) Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland, *Journal of Vegetation Science* 11, 715-724.
- Dauber J., Hirsch M., Simmering D., Waldhardt R., Otte A., Wolters V. (2003) Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98, 321-329.
- Debinski D.M., Holt R.D. (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments, *Conservation Biology* 14, 342-355.

- Diaz S., Cabido M., Casanoves F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale, *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- Diaz S., Noy-Meir I., Cabido M. (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits ?, *Journal of Applied Ecology* 38, 497-508.
- Diaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbelle B.D. (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis, *Global Change Biology* 13, 313-341.
- Duelli P. (1997) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 62, 81-91.
- Dumont B., Carrère P., D'Hour P. (2002) Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species, *Animal Research* 51, 367-381.
- Dumont B., Farrugia A., Garel J.P., Bachelard P., Boitier E., Frain M. (2009) How does grazing intensity influence the diversity of plants and insects in a species-rich upland grassland on basalt soils?, *Grass and Forage Science* 64, 92-105.
- Dupré C. (2000) How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions, *Oikos* 89, 128-136.
- Dupré C., Ehrlén J. (2002) Habitat configuration, species traits and plant distributions, *Journal of Ecology* 90, 796-805.
- Dutoit T., Gerbaud E., Buisson E., Roche P. (2003) Dynamique d'une communauté d'adventices dans un champs de céréales créé après le labour d'une prairie semi-naturelle: rôles de la banque de graines permanente, *Ecoscience* 10, 225-235.
- Dutoit T., Buisson E., Gerbaud E., Roche P., Tatoni T. (2007) The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effect?, *Acta Oecologica* 31, 127-136.
- Edouard N., Fleurance G., Dumont B., Duncan P. (2009) Does sward height affect feeding patch choice and voluntary intake in horses?, *Applied Animal Behaviour Science* 119, 219-228.
- Edwards G.R., Crawley M.J. (1999) Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland, *Journal of Ecology* 87, 423-435.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. (1992) *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa* (2nd ed.).
- Eriksson A., Eriksson O., Berglund H. (1995) Species abundance patterns of plants in swedish semi-natural pastures, *Ecography* 18, 310-317.

- Farina A. (2007) Principles and methods in landscape ecology, Springer.
- Fédoroff E., Ponge J.-F., Dubs F., Fernandez-Gonzales F., Lavelle P. (2005) Small-scale response of plant species to land-use intensification, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 283-290.
- Fischer J., Lindenmayer D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis, *Global Ecology and Biogeography* 16, 265-280.
- Fischer M., Wipf S. (2002) Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows, *Biological Conservation* 104, 1-11.
- Fischer M., Rottstock T., Marquard E., Middelhoff C., Roscher C., Temperton V.-M., Oelmann Y., Weigelt A. (2008) L'expérience de Iéna démontre les avantages de la diversité végétale pour les prairies, *Fourrages* 195, 275-286.
- Fleurance G., Duncan P., Mallevaud B. (2001) Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands, *Animal Research* 50, 149-156.
- Fleury P., Fleury P., Jeannin B. (1994) Fertilisation organique et propriétés environnementales et agronomiques des prairies de fauche, *Fourrages* 139, 355-366.
- Forman R.T.T., Godron M. (1981) *Landscape Ecology*, Jon Wiley and sons, New-York.
- Gabriel D., Tschardt T. (2007) Insect pollinated plants benefits from organic farming, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118, 43-48.
- Gabriel D., Thies C., Tschardt T. (2005) Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7, 85-93.
- Galka A., Zarzycki J., Kopec M., (2005) Effect of different fertilisation regimes on species composition and habitat in a long-term grassland experiment, (ed.) *Integrating efficient grassland farming and biodiversity. 13th International Occasional Symposium of the European Grassland Federation*, Tartu, Estonia.
- Garcia F., Carrère P., Soussana J.F., Baumont R. (2005) Characterisation by fractal analysis of foraging paths of ewes grazing heterogeneous swards, *Applied Animal Behaviour Science* 93, 19-37.
- Gaujour E., Nerrière A., Mignolet C., Amiaud B., (2009) Landscape pattern dynamics differently affects permanent grassland vegetation according to seed dispersal agent, (ed.) *INTECOL*, Brisbane, Australia.
- Geertsema W., Opdam P., Kropff M.J. (2002) Plant strategies and agricultural landscape: survival in spatially and temporally fragmented habitat, *Landscape Ecology* 17, 263-279.
- Gibon A. (2005) Managing grassland for production, the environment and the landscape. Challenges at the farm and the landscape level, *Livestock Production Science* 96, 11-31.

- Gibson C.W.D., Brown V.K. (1991) The effects of grazing on local colonisation and extinction during early succession., *Journal of Vegetation Science* 2, 291-300.
- Gillet F., Kohler F., Vandenberghe C., Buttler A. (2010) Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures, *Agriculture Ecosystems & Environment* 135, 34-41.
- Gough L., Osenberg C.W., Gross K.L., Collins S.L. (2000) Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities, *Oikos* 89, 428-439.
- Gough M.W., Marrs R.H. (1990) A Comparison of Soil Fertility between Semi-Natural and Agricultural Plant-Communities - Implications for the Creation of Species-Rich Grassland on Abandoned Agricultural Land, *Biological Conservation* 51, 83-96.
- Grime J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*, John Wiley and Sons., Chichester.
- Grubb P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche, *Biological Reviews* 52, 107-145.
- Gu W., Heikkilä R., Hanski I. (2002) Estimating the consequences of habitat fragmentation on extinction risk in dynamic landscapes, *Landscape Ecology* 17, 699-710.
- Hamilton G.S., Mather P.B., Wilson J.C. (2006) Habitat heterogeneity influences connectivity in a spatially structured pest population, *Journal of Applied Ecology* 43, 219-226.
- Hatch D.J., Lovell R.D., Antil R.S., Jarvis S.C., Owen P.M. (2000) Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung., *Biology and Fertility of Soils* 30, 288-293.
- Haynes R.J., Williams P.H. (1993) Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem, p. 119-199 *Advances in Agronomy*, Vol. 49.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Högberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands, *Science* 286, 1123-1127.
- Hejzman M., KlauDISOVA M., Schellberg J., Honsova D. (2007a) The Rengen Grassland Experiment: plant species composition after 64 years of fertilizer application, *Agriculture Ecosystems & Environment* 122, 259-266.

- Hejcman M., Klaudivsova M., Stursa J., Pavlu V., Schellberg J., Hejcmanova P., Hakl J., Rauch O., Vacek S. (2007b) Revisiting a 37 years abandoned fertilizer experiment on Nardus grassland in the Czech Republic, *Agriculture Ecosystems & Environment* 118, 231-236.
- Hickman K.R., Hartnett D.C., Cochran R.C., Owensby C.E. (2004) Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie, *Journal of Range Management* 57, 58-65.
- Hilty J.A., Lidicker W.Z., Merenlender A.M. (2006) *Corridor ecology. the science and practice of linking landscape for biodiversity conservation*, Island Press.
- Hopkins (2002) *Physiologie végétale*, De Boeck ed., Bruxelles.
- Huntly N. (1991) Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems, *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22, 477-503.
- Illius A.W., Gordon I.J. (1993) Diet selection in mammalian herbivores - constraints and tactics., p. 369-392 *Diet selection*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Ingvarsson P.K. (2001) Restoration of genetic variation lost - the genetic rescue hypothesis, *Trends in Ecology and Evolution* 16, 62-63.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. (2003) Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen, *Biological Conservation* 111, 137-147.
- Janssens F., Peeters A., Tallowin J.R.B., Bakker J.P., Bekker R.M., Fillat F., Oomes M.J.M. (1998) Relationship between soil chemical factors and grassland diversity, *Plant and Soil* 202, 69-78.
- Johnson A.R., Milne B.T., Wiens J.A. (1992) Diffusion in fractal landscapes - Simulations and experimental studies of Tenebrionid Beetle movements, *Ecology* 73, 1968-1983.
- Joshi J., Stoll P., Rusterholz H.-P., Schmid B., Dolt C., Baur B. (2006) Small-scale experimental habitat fragmentation reduces colonization rates in species-rich grasslands, *Oecologia* 148, 144-152.
- Kahmen S., Poschlod P. (2008) Effects of grassland management on plant functional trait composition, *Agriculture Ecosystems & Environment* 128, 137-145.
- Kalamees R., Zobel M. (2002) The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community, *Ecology* 83, 1017-1025.
- King T.J. (2007) The roles of seed mass and persistent seed banks in gap colonisation in grassland, *Plant Ecology* 193, 233-239.

- Kirchner F., Ferdy J.-B., Andalo C., Colas B., Moret J. (2003) Role of corridors in plant dispersal: an example with the endangered *Ranunculus nodiflorus*, *Conservation Biology* 17, 401-410.
- Kirkham F.W., Tallowin J.R.B., Sanderson R.A., Bhogal A., Chambers B.J., Stevens D.P. (2008) The impact of organic and inorganic fertilizers and lime on the species-richness and plant functional characteristics of hay meadow communities, *Biological Conservation* 141,
- Kleijn D., Snoeiijing G.I.J. (1997) Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer, *Journal of Applied Ecology* 34, 1413-1425.
- Kleijn D., Sutherland W.J. (2003) How effective are European agri-environment schemes in conservative and promoting biodiversity?, *Journal of Applied Ecology* 40, 947-969.
- Kohler F., Gillet F., Gobat J.M., Biuttler A. (2004) Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing, *Journal of Vegetation Science* 15, 143-150.
- Kotanen P.M. (1997) Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies, *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 75, 352-361.
- Krauss J., Klien A.-M., Steffan-Dewenter I., Tschardtke T. (2004) Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands, *Biodiversity and Conservation* 13, 1427-1439.
- Kruess A., Tschardtke T. (2002) Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity, *Biological Conservation* 106, 293-302.
- Kull K., Zobel M. (1991) High species richness in an Estonian wooded meadow, *Journal of Vegetation Science* 2, 711-714.
- Laissus R., Marty P. (1969) Rendements et possibilités d'évolution d'une prairie permanente médiocre soumise à diverses fumures azotées, *Fourrages* 40, 3-21.
- Laissus R., Leconte D. (1982) Répercussions de l'épandage de lisier de bovins sur une prairie pâturée, *Fourrages* 89, 63-72.
- Lavorel S., Lepart J., Debussche M., Lebreton J.D., Befy J.L. (1994) Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in mediterranean old fields, *Oikos* 70, 455-473.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F. (1997) Fields margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors, *Landscape and Urban Planning* 37, 57-71.

- Lennartsson T. (2002) Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations, *Ecology* 83, 3060-3072.
- Lopez-Mariño A., Luis-Calabuig E., Fillat F., Bermudez F.F. (2000) Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78, 273-282.
- Louault F., Pillar V.D., Aufrere J., Garnier E., Soussana J.F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland, *Journal of Vegetation Science* 16, 151-160.
- Loucougaray G., Bonis A., Bouzillé J.-B. (2004) Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France., *Biological Conservation* 116, 59-71.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Oxfordshire.
- Malo J.E., Suarez F. (1995) Establishment of pasture species on cattle dung : the role of endozoochorous seeds, *Journal of Vegetation Science* 6, 169-174.
- Marini L., Fontana P., Scotton M., Klimek S. (2008) Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps, *Journal of Applied Ecology* 45, 361-370.
- Marshall E.J.P., Arnold G.M. (1995) Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK, *Landscape and Urban Planning* 31, 205-216.
- Martinkova Z., Honek A., Pekar S. (2009a) Seed availability and gap size influence seedling emergence of dandelion (*Taraxacum officinale*) in grasslands., *Grass and Forage Science* 64, 160-168.
- Martinkova Z., Honek A., Pekar S., Strobach J. (2009b) Survival of *Rumex obtusifolius* L. in an unmanaged grassland, *Plant Ecology* 205, 105-111.
- Marusca T., Mocanu V., Blaj V., Hermenean I., (2007) Systems for improvement of *Nardus stricta* subalpine grasslands from Carpathian Mountains, (ed.) Permanent and temporary grassland: plant, environment and economy. Proceedings of the 14th Symposium of the European Grassland Federation, Ghent, Belgium.
- Maurer K., Durka W., Stöcklin J. (2003) Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics, *Basic and Applied Ecology* 4, 307-316.
- Mazerolle M.J., Villard M.A. (1999) Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review, *Ecoscience* 6, on line.

- McGarigal K., Marks J.B. (1995) Fragstats: Spatial Analysis Program for Quantifying Landscape Structure. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351, Portland,OR: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- McIntyre S., Lavorel S., Tremont R.M. (1995) Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation, *Journal of Ecology* 83, 31-44.
- Ménard C., Duncan P., Fleurance G., Georges J.-Y., Lilas M. (2002) Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands, *Journal of Applied Ecology* 39, 120-133.
- Milberg P. (1993) Seed bank and seedlings emerging after soil disturbance in a wet semi-natural grassland in Sweden, *Ann. Bot. Fennici* 30, 9-13.
- Nathan R., Muller-Landau H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitments, *Trends in Ecology and Evolution* 15, 278-285.
- Newman D., Tallmon D.A. (2001) Experimental evidence for beneficial fitness effects of gene flow in recently isolated populations, *Conservation Biology* 15, 1054-1063.
- Nilsson M.C., Wardle D.A., Zackrisson O., Jaderlund A. (2002) Effects of alleviation of ecological stresses on an alpine tundra community over an eight-year period, *Oikos* 97, 3-17.
- Olivan M., Osoro K. (1997) Use of the N-alkane technique to study intake and diet selection by grazing ruminants: a review, *ITEA Produccion Animal* 94a, 109-124.
- Olofsson J., Kittilä H., Rautiainen P., Stark P., Oksanen L. (2001) Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling, *Ecography* 24, 13-24.
- Öster M., Cousins S.A.O., Eriksson O. (2007) Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands, *Journal of Vegetation Science* 18, 859-868.
- Ozinga W.A., Schaminée J.H.J., Bekker R.M., Bonn S., Poschlod P., Tackenberg O., Bakker J.P., Groenendaal J.M.v. (2005) Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation, *Oikos* 108, 555-561.
- Pacha M.J., Petit S. (2008) The effect of landscape structure and habitat quality on the occurrence of *Geranium sylvaticum* in fragmented hay meadows, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123, 81-87.
- Pakeman R.J. (2004) Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis, *Journal of Ecology* 92, 893-905.



- Palmer S.C.F., Gordon I.J., Hester A.J., Pakeman R.J. (2004) Introducing spatial grazing impacts into the prediction of moorland vegetation dynamics, *Landscape Ecology* 19, 817-827.
- Pautheney Y., Roumet J.-P., Neyroz A. (1994) Influence de la fertilisation azotée sur la végétation de prairies de fauche en vallée d'Aoste (Italie), *Fourrages* 139, 375-378.
- Pavlu V., Hejcman M., Pavlu L., Gaisler J. (2007) Restoration of grazing management and its effect on vegetation in an upland grassland, *Applied Vegetation Science* 10, 375-382.
- Pavlu V., Hejcman M., Pavlu L., Gaisler J., Hejcmanova-Nezerkova P., Meneses L. (2006) Changes in plant densities in a mesic species-rich grassland after imposing different grazing management treatments, *Grass and Forage Science* 61, 42-51.
- Peco B., Espigares T., Levassor C. (1998) Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures, *Applied Vegetation Science* 1, 21-28.
- Piessens K., Honnay O., Hermy M. (2005) The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species, *Biological Conservation* 122, 61-69.
- Piessens K., Honnay O., Nackaerts K., Hermy M. (2004) Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect?, *Journal of Biogeography* 31, 1683-1692.
- Piessens K., Honnay O., Devlaeminck R., Hermy M. (2006) Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114, 335-342.
- Pimm S.L. (2002) *Food webs*, IL: University of Chicago Press, Chicago.
- Pratt R.M., Putman R.J., Ekins J.R., Edwards P.J. (1986) Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the New Forest, Southern England, *Journal of Applied Ecology* 23, 539-557.
- Rahman K.S., Nicholson K.S., Wardle D.A., (1993) Effect of herbicides and fertilisers on ragwort (*Senecio jacobea* L.) in hill country pastures, (ed.) XVII International Grassland Congress.
- Rajaniemi T.K. (2002) Why does fertilization reduce plant species diversity ? Testing three competition-based hypotheses, *Journal of Applied Ecology* 90, 316-324.
- Rapp J.K., Rabinowitz D. (1985) Colonisation and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. I. Dynamics of forb and graminoid seedlings and shoots, *American Journal of Botany* 72, 1618-1628.
- Reidsma P., Tekelenburg T., Berg M.v.d., Alkemade R. (2006) Impacts of land-use change on biodiversity: an assessment of agricultural biodiversity in the European Union, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114, 86-102.

- Rew L.J., Froud-Williams R.J., Boatman N.D. (1996) Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* seed within arable field margins, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 59, 107-114.
- Rice C.K., Stritzke J.F. (1989) Effects of 2,4 D and atrazine on degraded Oklahoma grasslands, *Journal of Range Management* 42, 217-222.
- Rook A.J., Tallowin J.R.B. (2003) Grazing and pasture management for biodiversity benefit, *Animal Research* 52, 181-189.
- Rook A.J., Dumont B., Isselstein J., Osoro K., WallisDeVries M.F., Parente G., Mills J. (2004) Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review., *Biological Conservation* 119, 137-150.
- Roscher C., Temperton V.M., Scherer-Lorenzen M., Schmitz M., Schumacher J., Schmid B., Buchmann N., Weisser W.W., Schulze E.-D. (2005) Overyielding in experimental grassland communities - irrespective of species pool or spatial scale, *Ecology Letters* 8, 419-429.
- Roschewitz I., Gabriel D., Tschardt T., Thies C. (2005) The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming, *Journal of Applied Ecology* 42, 873-882.
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*, Cambridge.
- Sanderson M.A., Goslee S.C., Soder K.J., Skinner R.H., Tracy B.F., Deak A., (2006) Plant species diversity, ecosystem function, and pasture management - A perspective, (ed.) Annual conference of Canadian Society of Agronomy and Canadian Society of Horticultural Society.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review, *Conservation Biology* 5, 18-32.
- Schellberg J., Moseler B.M., Kuhbauch W., Rademacher I.F. (1999) Long-term effects of fertilizer on soil nutrient concentration, yield, forage quality and floristic composition of a hay meadow in the Eifel mountains, Germany, *Grass and Forage Science* 54, 195-207.
- Schippers P., Joenje W. (2002) Modelling the effect of fertilizer, mowing, disturbance and width on the biodiversity of plant communities of field boundaries, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93, 351-365.
- Selinger-Looten R., Muller S. (2001) Restauration d'un couvert prairial sur ancienne culture de maïs: impact de la fauche et rôle de la banque de graines du sol, *Revue d'Ecologie* 56, 3-19.

- Shannon C., Weaver W. (1949) *The mathematical theory of communication*, University of Illinois Press ed., Urbana, Illinois.
- Sheley R. (2007) Tolerance of meadow foxtail (*Alopecurus pratensis* L.) to two sulfonylurea herbicides, *Weed Technology* 21, 470-472.
- Shiyomi M., Okada M., Takahashi S., Yanhong T. (1998) Spatial pattern changes in aboveground plant biomass in a grazing pasture, *Ecological Research* 13, 313-322.
- Shumway S.W., Bertness M.D. (1994) Patch size effects on marsh plant secondary succession mechanisms, *Ecology* 75, 564 - 568.
- Smart S.M., Bunce R.G.H., Firbank L.G., Coward P. (2002) Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscape in Britain ?, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 91, 73-87.
- Smith L.M., Haukos D.A. (2002) Floral diversity in relation to playa wetland area and watershed disturbance, *Conservation Biology* 16, 964-974.
- Smith R.S., Buckingham H., Bullard M.J., Shiel R.S., Younger A. (1996) The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England .1. Effects of grazing, cutting date and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward, *Grass and Forage Science* 51, 278-291.
- Smith R.S., Shiel R.S., Millwards D., Corkhill P., Sanderson R.A. (2002) Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial, *Journal of Applied Ecology* 39, 279-293.
- Söderström B., Svensson B., Vessby K., Glismskär A. (2001) Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors, *Biodiversity and Conservation* 10, 1839-1863.
- Soons M.B., Heil G.W. (2002) Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs, *Journal of Ecology* 90, 1033-1043.
- Soons M.B., Messelink J.H., Jongejans E., Heil G.W. (2005) Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs, *Journal of Ecology* 93, 1214-1225.
- Spiegelberger T., Hegg O., Matthies D., Hedlund K., Schaffner U. (2006) Long-term effects of short-term perturbation in a subalpine grassland, *Ecology* 87,
- Stammel B., Kiehl K., Pfadenhauer J. (2003) Alternative management on fens: response of vegetation to grazing and mowing, *Applied Vegetation Science* 6, 245-254.

- Sternberg M., Gutman M., Perevolotsky A., Ungar E.D., Kigel J. (2000) Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach, *Journal of Applied Ecology* 37, 224-237.
- Stevens M.H.H., Bunker D.E., Schnitzer S.A., Carson W.P. (2004) Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise, *Journal of Ecology* 92, 339-347.
- Strykstra R.J., Bekker R.M., Verweij G.L. (1996) Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing machinery, *Acta Botanica Neerlandica* 45, 557-562.
- Strykstra R.J., Verweij G.L., Bakker J.P. (1997) Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system, *Acta Botanica Neerlandica* 46, 387-401.
- Tallowin J.R.B., Brookman S.K.E. (1996) The impact of differences in nitrogen content utilization and loss from laminae on competition between four grasses species in an old pasture, *Journal of the Agriculture Science, Cambridge*. 126, 25-35.
- ter Heerdt G.N.J., Schutter A., Bakker J.P. (1999) The effect of water supply on seed-bank analysing using the seedling-emergence method, *Functional Ecology* 13, 428-430.
- Thompson K., Grime J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats., *Journal of Ecology* 67, 893-921.
- Thompson K., Ceriani R.M., Bakker J.P., Bekker R.M. (2003) Are seed dormancy and persistence in soil related?, *Seed Science Research* 13, 97-100.
- Tikka P.M., Högmander H., Koski P.S. (2001) Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants, *Landscape Ecology* 16, 659-666.
- Tilman D., Downing J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands, *Nature* 367, 363-365.
- Tilman D., Wedin D., Knops J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems, *Nature* 379, 718-720.
- Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'Antonio C., Dobson A., Howarth R., Schindler D., Schlesinger W.H., Simberloff D., Swackhamer D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change, *Science* 292, 281-284.
- Touzard B., Amiaud B., Langlois E., Lemauviel S., Clément B. (2002) The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in an eutrophic alluvial wetland of Western France, *Flora* 197, 175-185.
- Tunnell S.J., Stubbendieck J., Palazzolo S., Masters R.A. (2006) Forb responses to herbicides in a degraded tallgrass prairie, *Natural Areas Journal* 26, 72-77.

- Tzialla C.E., Papakosta D., Veresoglou D.S. (2002) Effects of liming and N addition on vegetation productivity and species composition in three management systems, Multi-function grasslands: quality forages, animal products and landscapes. Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation, La Rochelle, France, 27-30 May 2002
- Uezu A., Metzger J.-P., Vieillard J.M.E. (2005) Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic forest bird species, *Biological Conservation* 123, 507-519.
- van der Wal A., Geerts R.H.E.M., Korevaar H., Schouten A.J., Jagers op Akkerhuis G.A.J.M., Rutgers M., Mulder C. (2009) Dissimilar response of plant and soil biota communities to long-term nutrient addition in grasslands, *Biology and Fertility of Soils* 45, 663-667.
- van Dorp D., Schippers P., van Groenendael J.M. (1997) Migration rates of grassland plants along corridors in fragmented landscapes assessed with a cellular automation model, *Landscape Ecology* 12, 39-50.
- van Elsen T. (2000) Species diversity as a task for organic agriculture in Europe, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 77, 101-109.
- van Geert A., van Rossum F., Triest L. (2010) Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal, *Journal of Ecology* 98, 178-187.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou H., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional, *Oikos* 116, 882-892.
- Vittoz p., Engler R. (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits, *Botanica Helvetica* 117, 109-124.
- Wagner H.H., Edwards P.J. (2001) Quantifying habitat specificity to assess the contribution of a patch to species richness at a landscape scale, *Landscape Ecology* 16, 121-131.
- Waldhardt R., Simmering D., Otte A. (2004) Estimation and prediction of plant species richness in a mosaic landscape, *Landscape Ecology* 19, 211-226.
- Wallace L.L. (1987) Effects of clipping and soil compaction on growth, morphology, and mycorrhizal colonization of *Schizachyrium scoparium*, a C4 bunch grass, *Oecologia* 72, 423-428.
- WallisDeVries M.F. (1998) Habitat quality and the performance of large herbivores., p. 275-320, In M. F. WallisDeVries, et al., eds. *Grazing and conservation management*, Dordrecht.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M., Yeates G.W., Nicholson K.S., Bardgett R.D., Watson R.N., Ghani A. (1999) Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics,

- decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties, *Ecological Monographs* 69, 535-568.
- Wassen M.J., Venterink H.O., Lapshina E.D., Tanneberger F. (2005) Endangered plants persist under phosphorous limitation, *Nature* 437, 547-550.
- Watt T.A., Gibson C.W.D. (1988) The effect of sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland, *Vegetatio* 78, 91-98.
- Watt T.A., Treweek J.R., Woolmer F.S. (1996) An experimental study of the impact of seasonal sheep grazing on formerly fertilized grassland, *Journal of Vegetation Science* 7, 535-542.
- Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S.T. (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies and the atmosphere, *Conservation Biology* 15, 1506-1514.
- Webb N.R. (1998) The traditional management of European heathlands, *Journal of Applied Ecology* 35, 987-990.
- Weibull A.-C., Östman Ö. (2003) Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management, *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.
- Weibull A.-C., Bengtsson J., Nohlgren E. (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity, *Ecography* 23, 743-750.
- Weibull A.-C., Östman Ö., Granqvist A. (2003) Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management, *Biodiversity and Conservation* 12, 1335-1355.
- Westoby M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme, *Plant Soil* 199, 213-227.
- Zimmergren D. (1980) The dynamics of seed banks in an area of sandy soil in southern sweden, *Botaniska Notiser* 133, 633-641.

## **2. Les facteurs influençant la diversité végétale des champs cultivés et les processus associés**

Malgré les désagréments engendrés par les populations d'adventices en champs cultivés - baisses des rendements (Caussanel, 1989), problèmes de récolte et risques de mauvaise conservation des produits récoltés - cette diversité végétale spontanée présente trois groupes de services particuliers : des services agronomiques, des services écologiques et des services patrimoniaux (Clergué et al., 2005). Les principaux services agronomiques, dans le cas des champs cultivés, sont la fourniture d'habitats diversifiés pour les auxiliaires des cultures tels que des sites de reproduction, d'hivernage, d'alimentation, de refuges (Powell et al., 1985), ainsi que le maintien de la fertilité du sol (stabilité structurale, disponibilité en eau et en éléments minéraux - Bullock et al., 2001b; Garnier et al., 2004; Scherer-Lorenzen et al., 2003). Les services écologiques rassemblent tous les processus écologiques assurant le fonctionnement de l'écosystème dans lequel est inclus le champ cultivé (*e.g.* Hald, 1999) tels que la pollinisation. Un champ cultivé arborant une forte diversité de plantes à fleurs favorisera les pollinisateurs qui viendront s'y alimenter et qui assureront ainsi la pollinisation d'un grand nombre d'espèces du territoire étudié, y compris certaines espèces cultivées comme le colza ou le tournesol. Ce champ aura également une forte valeur patrimoniale grâce à cette diversité de plantes à fleurs qu'il présente aux regards des promeneurs.

L'ensemble de ces services assurés par la diversité des adventices ont été altérés depuis les années 1960 du fait du déclin important de ces populations végétales engendré par l'amélioration des techniques de désherbage, qu'elles soient chimiques ou mécaniques (Andreasen et al., 1996; Fried et al., 2009; Hald, 1999). Ce déclin du nombre d'espèces d'adventices est de forte ampleur puisqu'il atteint 60 % entre les années 1960 et les années 1980 (Andreasen et al., 1996; Sutcliffe and Kay, 2000). Cependant, la préservation des espèces encore en place, et dans certains cas, la restauration d'espèces devenues invisibles dans les champs cultivés, est possible. La restauration peut se faire soit à partir du stock semencier du sol (Dutoit and Gerbaud, 2003; Dutoit et al., 2003b; Sutcliffe and Kay, 2000), soit à partir de la pluie de graines. Cette pluie de graines peut notamment être alimentée par les bordures de parcelles (Fried et al., 2009) ou bien par d'autres sources d'espèces contenues dans le territoire

(autre parcelle agricole, bords de voies ferrées, ...). Cette restauration ou cette préservation de la flore adventice des champs cultivés nécessite la mise en œuvre par des agriculteurs de règles de gestion particulières. Ces règles doivent prendre en considération l'ensemble des facteurs ayant une influence sur ces communautés végétales. Or, les règles jusqu'alors conseillées aux agriculteurs se basent sur les Mesures Agro-Environnementales (MAE) à obligation de moyens, et ne considèrent que certains de ces facteurs passant sous silence d'autres facteurs ayant une influence majeure.

L'objectif de cette synthèse est de décrire ces différents facteurs, leurs effets, ainsi que les processus biologiques impliqués en me basant sur la littérature scientifique disponible, sachant qu'aucun article ne présente une telle synthèse. Comme je l'ai fait dans le chapitre précédent - avec les co-auteurs de l'article correspondant - je distingue ici deux groupes de facteurs : l'un à l'échelle de la parcelle et l'autre à l'échelle du paysage. J'ai retenu les articles démontrant les effets des facteurs sur des grandeurs taxonomiques - nombre et diversité d'espèces par exemple - et ceux qui ont travaillé au niveau des propriétés fonctionnelles des espèces. Cette approche fonctionnelle permet de comparer des communautés d'adventices suivant certaines de leurs propriétés biologiques même si elles ont des compositions en espèces distinctes (Diaz et al., 1998). Ces propriétés permettent d'expliquer, au moins partiellement, les réponses des plantes aux différents facteurs qui les affectent (Dorrough et al., 2007). Elles permettent d'expliquer jusqu'à 60 % de la variabilité régionale d'abondance des espèces adventices, en particulier les propriétés relatives à leur dispersion (Gabriel et al., 2005) et à leur établissement (Lososova et al., 2008). Enfin, j'ai choisi de ne pas traiter l'influence des caractéristiques physiques du sol (Lososova et al., 2004), celle du climat et celle de la prédation des semences, par les oiseaux notamment. Plusieurs travaux ont montré que les caractéristiques chimiques du sol (teneur en azote total, teneur en carbone organique, rapport [carbone] / [azote], pH) n'ont pas ou peu d'influence sur la diversité des adventices, que ce soit sur la végétation en place (Cimalova and Lososova, 2009; Lososova and Cimalova, 2009; Roschewitz et al., 2005a) ou sur le contenu du stock semencier du sol (Albrecht and Pilgram, 1997). La prédation de semences d'espèces adventices par les oiseaux ne concerne essentiellement que les espèces produisant de grosses semences telles que *Viola arvensis* Murray, *Atriplex patula* L. ou encore *Polygonum aviculare* L. (Holland et al., 2008). Or, les communautés d'adventices sont dominées par des espèces à stratégie de sélection r (MacArthur and Wilson, 1967), c'est-à-dire des espèces produisant un grand nombre de petites semences (Zanin et al., 1997). La prédation des semences par les oiseaux a donc une influence mineure sur les communautés d'adventices



même si elle peut affecter significativement quelques espèces. La prédation par les carabidae semble avoir un impact plus conséquent sur les populations d'adventices (Holland, 2002).

J'ai choisi de traiter séparément la végétation prairiale et la végétation adventice des champs cultivés du fait de leurs nombreuses différences taxonomiques et surtout fonctionnelles. Contrairement aux espèces de prairies, les espèces des champs cultivés se développent dans des milieux soumis à des perturbations importantes et souvent très fréquentes (Roschewitz et al., 2005a). La flore adventice des champs cultivés est dominée par des espèces rudérales (Dutoit et al., 2003b; Roschewitz et al., 2005a), *i.e.* à stratégie d'établissement R (Grime et al., 2007).

Généralement ces espèces adventices sont des espèces :

- annuelles (Dutoit et al., 2003b; Marshall, 2004);
- entomogames ou autogames (Lososova et al., 2006);
- produisant une grande quantité de petites semences (Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997);
- avec des taux de développement rapides et un court temps de régénération (Gabriel et al., 2005) *i.e.* stratégie de sélection r (MacArthur and Wilson, 1967);
- ayant des durées de dormance élevées (Gabriel et al., 2005; Lososova et al., 2006; Marshall, 2004);
- et présentant parfois certaines adaptations à la reproduction végétative (Marshall, 2004).

J'ambitionne de montrer dans cette synthèse que les caractéristiques de la mosaïque paysagère, vue comme une mosaïque d'occupations du sol, a une influence non négligeable, en comparaison des pratiques agricoles, sur la flore adventice des parcelles cultivées. Ces caractéristiques peuvent renseigner à la fois sur la disponibilité et la diversité des sources d'espèces végétales dans le territoire (Duelli, 1997; Rosenzweig, 1995; Zobel, 1997), et également sur les possibilités de dissémination des semences sur de grandes distances au sein du territoire (Rew et al., 1996). Ce n'est que lorsque les espèces végétales ont atteint la parcelle, par voie séminale ou végétative, que les pratiques vont pouvoir exercer une pression de sélection en empêchant leur établissement (Orrock et al., 2006) ou leur survie. Les caractéristiques paysagères, en influençant la dissémination des propagules des espèces végétales, *i.e.* semences ou pollen, affectent le flux de matériel génétique entre les populations, et ainsi leur diversité génétique. Si le paysage contient des éléments stoppant ce flux de matériel génétique, il peut s'ensuivre un isolement de certaines populations engendrant un appauvrissement génétique réduisant le *fitness* de ces espèces (Newman and Tallmon, 2001). Je fais donc l'hypothèse que le paysage influence les communautés d'adventices en affectant le

pool régional d'espèces<sup>2</sup>, et aussi, dans une moindre mesure, leur survie lorsque leur établissement a été possible. Je propose un tableau récapitulatif des différents facteurs, de leurs effets sur la végétation adventice des champs cultivés, les processus majeurs ainsi que les principales références bibliographiques qui instruisent ces différents points (Tableau 1. 2).

La première partie de cette synthèse est consacrée à la description des effets des facteurs agissant à l'échelle de la parcelle, et des processus associés. Ces facteurs sont les principaux choix opérés par l'agriculteur en termes de pratiques agricoles mises en œuvre et de choix des espèces cultivées. La seconde partie traite des effets des facteurs liés au paysage environnant la parcelle étudiée et aux processus sous-jacents. À partir de cette synthèse, je souhaite comme dans la synthèse précédente, évaluer quels sont les moyens mobilisables par chaque agriculteur pour gérer la diversité des adventices de leurs champs cultivés dans l'objectif de réduire l'utilisation des intrants de synthèse et surtout de favoriser les services agronomiques de cette diversité végétale tout en limitant sa nuisibilité.

### **2.1.1. Les facteurs appréhendables à l'échelle de la parcelle**

Les facteurs influençant la diversité végétale et appréhendables à l'échelle de la parcelle, peuvent être structurés de façon intégrative (Figure 1. 2). Un facteur donné va dépendre en partie de l'état du facteur qui lui est supérieur. Par exemple, le précédent cultural va dépendre du type et de la composition de la rotation culturale. Cependant, un facteur ne peut pas être remplacé par l'état du facteur hiérarchiquement supérieur, et ne peut pas non plus se résumer à la somme des états des facteurs qui le composent. Il existe une très large diversité de pratiques pour une même culture par exemple. Les itinéraires techniques pour la culture de blé vont dépendre de la région, du matériel disponible, des savoir-faire de l'agriculteur, des sources de conseil *etc.* C'est pourquoi, même si une structure intégrative peut s'esquisser entre ces facteurs, il est important de tous les considérer pour comprendre et expliquer l'état de la végétation adventice en place dans les champs cultivés et ensuite mieux la gérer.

---

<sup>2</sup> Le pool régional d'espèces correspond à l'ensemble des espèces (ici végétales) en place dans un territoire donné et délimité (*e.g.* Dupré C. (2000) How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions, *Oikos* 89, 128-136.)

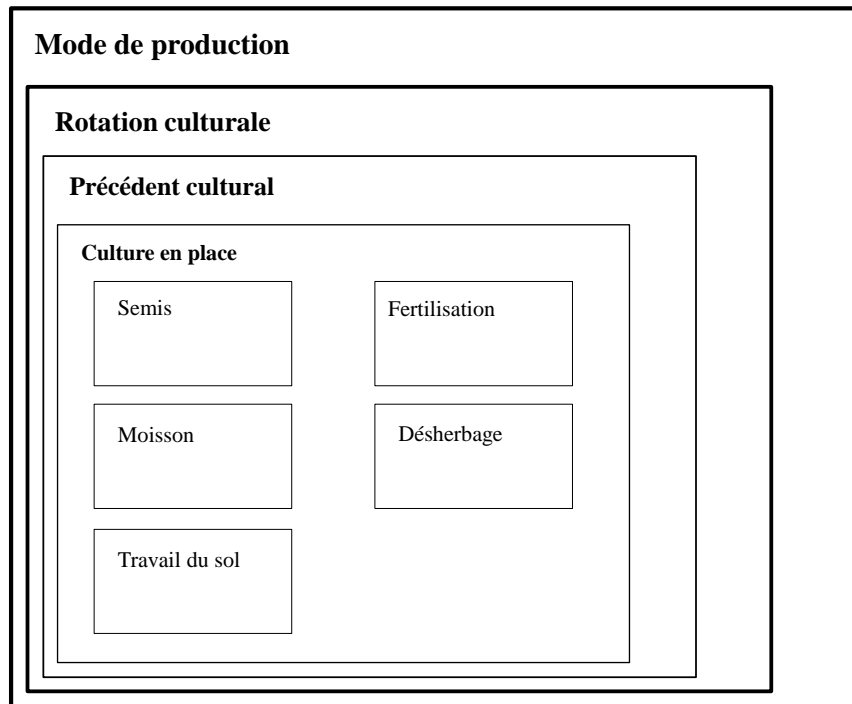


Figure 1. 2- Structure intégrative des différents facteurs influençant la diversité végétale spontanée des champs cultivés, appréhendables à l'échelle de la parcelle.

Je décris dans cette première partie les différents facteurs indiqués dans la Figure 1. 2, ainsi que l'influence du stock semencier du sol. Ce stock semencier représente un effecteur potentiel de la dynamique de la végétation en place. Il n'est évidemment pas indépendant des facteurs précédents qui vont perturber ce stock semencier en modifiant la distribution verticale des semences dans le sol ou leur densité.

#### 2.1.1.1. Le mode de production : intensif vs extensif

Afin de pallier les impacts néfastes de certains modes de production intensifs (Andreasen et al., 1996; Fried et al., 2009; Hald, 1999; Olivier et al., 1995), de nouveaux ont été mis en place, en particulier l'agriculture biologique (EU, 1991) qui se voulait alors être extensive. De nombreux travaux ont ainsi été menés pour vérifier que ce nouveau mode de production, toujours étudié dans des cas de systèmes extensifs, bénéficiait à la flore adventice des champs cultivés (*e.g.* Albrecht, 2005; Albrecht and Mattheis, 1998; Asteraki et al., 2004; Boutin et al., 2008; Hald, 1999; Hiltbrunner et al., 2008; Hyvonen, 2007; Moreby et al., 1994; Romero et al., 2008; Roschewitz et al., 2005a). Il apparaît dans ces travaux que le mode de production biologique est bénéfique aux adventices en termes de diversité (Roschewitz et al., 2005a), de richesse spécifique (Boutin et al., 2008; Hald, 1999; Moreby et al., 1994; Romero et al., 2008) ou de recouvrement du sol par les adventices (Albrecht, 2005; Albrecht and Mattheis,

1998; Hiltbrunner et al., 2008) ainsi qu'en termes de densité de semences dans le stock semencier du sol (Albrecht, 2005; Albrecht and Mattheis, 1998; Asteraki et al., 2004; Hiltbrunner et al., 2008). Par exemple, le recouvrement des adventices, sur un site expérimental allemand, a augmenté de 25 % à l'issue des trois années qui ont suivi le début de la conversion à l'agriculture biologique (Albrecht and Mattheis, 1998). Les richesses spécifiques, selon les espèces cultivées, sont de 7 à 15 fois supérieures en comparaison avec une parcelle en agriculture conventionnelle utilisant massivement les intrants de synthèse tels que les engrais minéraux et les herbicides (Hiltbrunner et al., 2008).

Toutes ces différences peuvent s'expliquer par une couverture végétale moins dense de la culture du fait d'une moindre fertilisation en agriculture biologique dans les situations étudiées (Albrecht, 2005; Hiltbrunner et al., 2008). L'ouverture de la canopée favorise la germination des semences d'adventices (Kruk et al., 2006) et augmente ainsi leur recouvrement et par la suite, la quantité de semences libérées sur le sol pour la saison suivante (Albrecht, 2005). Enfin, l'arrêt de l'utilisation des produits herbicides favorise également le développement des populations d'adventices, les techniques de désherbage mécanique ayant souvent une efficacité moindre que leurs homologues chimiques (Albrecht, 2005).

La conversion à l'agriculture biologique bénéficie surtout aux espèces nitrophiles (Hyvonen, 2007), aux messicoles rares, aux dicotylédones, aux légumineuses et aux espèces entomogames (Moreby et al., 1994; Romero et al., 2008). L'agriculture biologique apparaît cependant défavorable à certaines espèces adventices : *Cerastium dubium* (Bastard) Guépin, *Equisetum arvense* L., *Medicago sativa* L., *Potentilla reptans* L., *Trifolium pratense* L., *Tussilago farfara* L., *Vicia cracca* L. et *Vicia fabba* L. (Roschewitz et al., 2005a). Les modes de production agricole intensifs, du fait de l'homogénéisation du milieu qu'ils entraînent, bénéficient davantage aux espèces généralistes, en terme d'habitat, qu'aux espèces spécialistes (Baessler and Klotz, 2006). Paradoxalement, cette homogénéisation du milieu conduit à accroître l'hétérogénéité spatiale interne des populations d'adventices : ces populations ne survivent que sur de petites zones disséminées dans la parcelle (Pollnac et al., 2008; Roschewitz et al., 2005a).

Même si ces travaux assimilent l'agriculture biologique à une agriculture extensive et l'agriculture conventionnelle à une agriculture intensive, la réalité est très souvent bien moins discriminante. Il est donc important de ne pas regarder seulement la labellisation du mode de production mais aussi les pratiques concrètement mises en œuvre. Il est donc important de ne pas retenir uniquement le degré d'intensification du mode de production impliqué dans la conduite de la parcelle pour en déterminer la végétation en place. Un mode de production

donné, extensif ou intensif, recouvre une gamme très large de pratiques en termes de travail du sol ou de gestion de la rotation culturale.

#### 2.1.1.2. La rotation culturale

Une rotation culturale est l'ordre de succession, sur la même parcelle, de plantes appartenant à des espèces ou à des variétés différentes et éventuellement de jachères, cette succession se répétant dans le temps. Une rotation culturale se caractérise par sa durée et par sa composition en espèces et/ou variétés cultivées. Les modes de production intensifs ont fréquemment - sans qu'une généralisation puisse être faite - des rotations plus courtes et moins diversifiées (ou complexes) que les modes de production extensifs (Mansvelt et al., 1998). Les facteurs, liés à la rotation culturale, importants à prendre en compte pour comprendre l'état de la flore adventice d'un champ cultivé, sont la durée de la rotation (lorsque celle-ci peut être définie : si ce n'est pas le cas, on utilise alors l'expression succession culturale), les différentes cultures qui se succèdent (notamment l'implantation de prairies temporaires), et la présence d'intercultures.

##### 2.1.1.2.1. *La durée de la rotation culturale*

La rotation peut être d'une seule année en cas de monocultures. Les monocultures favorisent généralement des espèces adventices proches de la culture en place, au point de vue de leurs propriétés fonctionnelles. Par exemple, une monoculture de maïs, graminée cultivée, favorise les graminées qui représentaient jusqu'à 60 % des plantules émergeant du stock semencier du sol (Tomasoni et al., 2003). L'allongement des rotations très courtes (un ou deux ans) peut permettre de diviser les densités d'adventices par plus de 100, selon les cultures et les adventices (Anderson, 2004; Teasdale et al., 2004). Contrairement aux monocultures qui favorisent les espèces adventices ayant des propriétés fonctionnelles similaires, ainsi que les espèces résistantes aux produits herbicides épandus, les rotations longues vont exercer des pressions de sélection différentes chaque année. Ainsi les contraintes exercées par l'agriculteur une année donnée défavoriseront les espèces qui avaient peut-être été favorisées par d'autres pratiques l'année précédente. L'effet de l'allongement de la rotation culturale opère donc en synergie avec la diversité des cultures qui la composent.

#### 2.1.1.2.2. *La diversité des cultures composant une rotation culturale*

La diversité des cultures entraîne une diversité des pratiques et des dates auxquelles ces pratiques sont mises en œuvre dans les parcelles : date de semis, cycle de vie de la culture, molécules herbicides utilisées, mode d'action des herbicides, désherbage mécanique, profondeur et type de travail du sol sont quelques exemples de pratiques qui diffèrent en fonction de la culture implantée (Derksen et al., 2002). Ces pratiques sont d'autant plus diversifiées que les rotations culturales sont diversifiées ou complexes. La diversité des pratiques tout au long de la rotation (ou de la succession culturale) permet de casser le cycle de vie des espèces adventices (Anderson, 2007; Derksen et al., 2002). Ainsi une rotation comprenant une alternance de culture d'hiver avec une culture de printemps ou d'été permet de diminuer très nettement les densités d'adventices (Anderson, 2004; Blackshaw et al., 2005; Squire et al., 2000; Teasdale et al., 2004). Dans les steppes semi-arides des Grandes Plaines Centrales des États-Unis, les effets de cette alternance sur la densité d'adventices sont maximaux si les cultures ayant le même cycle de vie sont séparées par deux années (Anderson, 2004). Globalement, si les densités d'adventices sont plus faibles dans les rotations complexes, *i.e.* de longue durée et composées par une large diversité de cultures possédant des cycles de vie distincts, la richesse spécifique est plus grande que dans les rotations simples (Hiltbrunner et al., 2008; Palmer and Maurer, 1997; Tomasoni et al., 2003). L'augmentation de la diversité des cultures entraîne aussi une augmentation de la diversité des adventices (Palmer and Maurer, 1997), tout en diminuant leur densité.

La présence d'une interculture entre deux cultures successives de la rotation a aussi un effet négatif sur les adventices (Kruidhof et al., 2008). Ce couvert peut supprimer la croissance et la production de semences des adventices en maximisant son interception de la lumière. Ce pouvoir compétitif pour l'accès à la lumière est fort avec le radis fourrager, le colza fourrager et le seigle d'hiver (Kruidhof et al., 2008). Enfin, la tête de rotation, culture implantée la première année et qui peut persister plusieurs années, a souvent une action négative sur les densités d'adventices, pendant cette culture mais aussi les années suivantes. Une tête de rotation constituée par une prairie temporaire limite la croissance des adventices et le nombre de semences produites, limitant ainsi l'alimentation du stock semencier du sol (Albrecht, 2005; Hiltbrunner et al., 2008; Kegode et al., 1999; Teasdale et al., 2004). Un mélange de trèfle et de graminées peut par exemple réduire la densité de semences du stock semencier du sol de 39 % par rapport à une jachère semée (Albrecht, 2005). Le couvert de prairie temporaire, en modifiant la qualité et la quantité de lumière qui parvient aux semences d'adventices, va

empêcher leur germination (Hiltbrunner et al., 2008). De plus, ce type de tête de rotation subit généralement plusieurs fauches pour la récolte de fourrage. Ces fauches éliminent les espèces adventices les plus sensibles à cette perturbation récurrente (Hiltbrunner et al., 2008) en les empêchant de produire des semences. Cependant, les prairies temporaires favorisent le développement d'espèces adventices à appareil racinaire pivotant telles que *Rumex obtusifolius* L. ou *Taraxacum campylodes* G.E. Haglund (Hiltbrunner et al., 2008).

Enfin, le précédent cultural a un effet souvent marqué sur la flore adventice présente dans la culture en place (Albrecht and Pilgram, 1997; Barberi et al., 1997; Holland et al., 2008; Hyvonen, 2007). Cet effet est d'autant plus marqué que le niveau d'intrants est faible (Barberi et al., 1997; Hyvonen, 2007). Par exemple, la densité de semences dans le stock du sol est plus faible après un blé de printemps en comparaison à un blé d'hiver (Holland et al., 2008). L'effet précédent est autant dû à la culture constituant ce précédent qu'aux pratiques mises en œuvre pour le cultiver. Le précédent va également définir en partie la durée entre sa récolte et le semis de la culture en place. Lorsque cette durée est courte, succession maïs - blé d'hiver par exemple, il est difficile de mettre en place un désherbage efficace pour la culture semée d'où une augmentation de la densité de semences dans le sol (Barberi et al., 1997).

#### 2.1.1.3. La culture en place

La culture en place est très souvent le facteur ayant la plus grande influence sur la composition et la biomasse des communautés d'adventices (Cimalova and Lososova, 2009; Fried et al., 2008; Lososova and Cimalova, 2009; Marshall, 2009; Mas and Verdu, 2003). Par exemple, le pois d'hiver engendre une très faible biomasse totale en adventices (Mas and Verdu, 2003). Les cultures dont la gestion engendre le moins de perturbations, telles que les céréales, ont moins de géophytes et une richesse spécifique plus grande que les cultures entraînant des perturbations supérieures telles que les cultures racinaires, e.g. pomme de terre, betterave (Lososova et al., 2004).

**Tableau 1. 1. Recensement non exhaustif des espèces cultivées sécrétant des composés allélopathiques, noms de ces composés et espèces adventices visées.**

| Espèces cultivées          | Molécule(s) allélopathique(s)                     | Adventices sensibles   | Références  |
|----------------------------|---|--|---|
| <i>Blé</i>                 | -   | <i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.<br><i>Eclipta prostrata</i> L.<br><i>Setaria faberi</i> F. Herm.  | Chon and Kim, 2004<br>Tuesca et al., 2001   |
| <i>Orge</i>                | -   | <i>Lolium perenne</i> L.<br><i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.<br><i>Eclipta prostrata</i> L.<br><i>Setaria faberi</i> F. Herm.  | Bertholdsson, 2005<br>Chon and Kim, 2004<br>Tuesca et al., 2001   |
| <i>Seigle</i>              | 2,4-dihydroxy-1,4-benzozazine-3-one               | <i>Amaranthus retroflexus</i> L.<br><i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.<br><i>Medicago sativa</i> L.<br><i>Eclipta prostrata</i> L.<br><i>Avena fatua</i> L.<br><i>Trifolium maritimum</i> subsp <i>maritimum</i><br><i>Portulaca oleracea</i> L.<br><i>Zea mays</i> L. | Bellinder et al., 2004;<br>Bhowmik and Inderjit, 2003;<br>Chon and Kim, 2004; Macias et al., 2006; Moonen and Barberi, 2006; Moonen and Barberi, 2004; Tabaglio et al., 2008; Tuesca et al., 2001 |
| <i>Avoine</i>              | acides phénoliques<br>scopoletines<br>flavonoïdes | <i>Orobanche crenata</i> Forssk. (parasite des Fabaceae)<br><i>Picris echioides</i> L.   | Bhowmik and Inderjit, 2003;<br>de Bertoldi et al., 2009;<br>Fernandez-Aparicio et al., 2007   |
| <i>Tournesol</i>           | -   | -  | Bhowmik and Inderjit, 2003  |
| <i>Luzerne cultivée</i>    | -   | Betterave sucrière<br>Salade   | Kruidhof et al., 2008   |
| <i>Vesce velue</i>         | -   | -  | Teasdale, 1993; Teasdale and Mohler, 1993   |
| <i>Trèfle d'Alexandrie</i> | -   | <i>Amaranthus retroflexus</i> L.<br><i>Convolvulus arvensis</i> L.<br><i>Secale cereale</i> L.<br><i>Sinapis arvensis</i> L.   | Maighany et al., 2007   |
| <i>Trèfle de Perse</i>     | -   | <i>Amaranthus retroflexus</i> L.<br><i>Convolvulus arvensis</i> L.<br><i>Secale cereale</i> L.<br><i>Sinapis arvensis</i> L.   | Maighany et al., 2007   |
| <i>Riz</i>                 | -   | <i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.<br><i>Medicago sativa</i> L.<br><i>Eclipta prostrata</i> L.   | Chon and Kim, 2004  |

L'effet de la culture implantée sur les communautés d'adventices peut provenir soit d'un effet allélopathique de la part de la culture (e.g. Belz, 2007; Macías et al., 2007) soit d'une compétition pour les ressources, en particulier la lumière (Kruk et al., 2006). L'effet allélopathique est provoqué par la sécrétion de métabolites secondaires par l'espèce cultivée, ces métabolites inhibant la germination ou le développement de certaines adventices. De nombreuses espèces cultivées possèdent un effet allélopathique parmi lesquelles le seigle, l'avoine, le blé, l'orge, le tournesol, le riz, la luzerne cultivée, la vesce velue (*Vicia vellosa* Roth), le trèfle d'Alexandrie (*Trifolium alexandrinum* L.) et le trèfle de Perse (*Trifolium*



*resupinatum* L.). Les adventices sensibles à ces effets sont indiquées dans le Tableau 1. 1. L'effet allélopathique augmente la compétitivité des espèces cultivées sur les adventices (Bertholdsson, 2005). Le seigle est une des espèces cultivées qui a un spectre d'action le plus large, en termes d'adventices sensibles à ses molécules allélopathiques. Il présente aussi l'efficacité la plus forte en réduisant de 40 à 52 % la germination d'*A. retroflexus* et de 40 à 74 % celle de *P. oleracea*. Cet effet allélopathique du seigle perdure après moisson (si les pailles sont restituées au sol et non exportées) puisque la molécule impliquée a une demi-vie d'environ 100 jours (Bhowmik and Inderjit, 2003). L'avoine cultivée possède aussi un spectre large d'espèces sensibles à ses composés allélopathiques (de Bertoldi et al., 2009). Par exemple, ses effets allélopathiques lui permettent de réduire de 94 % l'abondance de *P. echinoides* (de Bertoldi et al., 2009).

L'autre effet de la culture en place sur les communautés d'adventices réside dans une compétition pour les ressources, en particulier la lumière, entre la plante cultivée (ou les plantes cultivées s'il s'agit de mélanges) et les adventices. Une espèce compétitive pour la lumière est une espèce qui se développe rapidement en capturant le plus tôt possible un maximum de la lumière incidente. Cette interception modifie la quantité et la qualité de la lumière qui parvient au sol, et donc aux semences qui s'y trouvent. Cette interception modifie la qualité de la lumière en diminuant notamment le ratio [rouge] / [rouge lointain] ([R]/[FR]) ce qui inhibe la germination des semences de certaines adventices (Kruk et al., 2006). La Figure 1. 3 montre

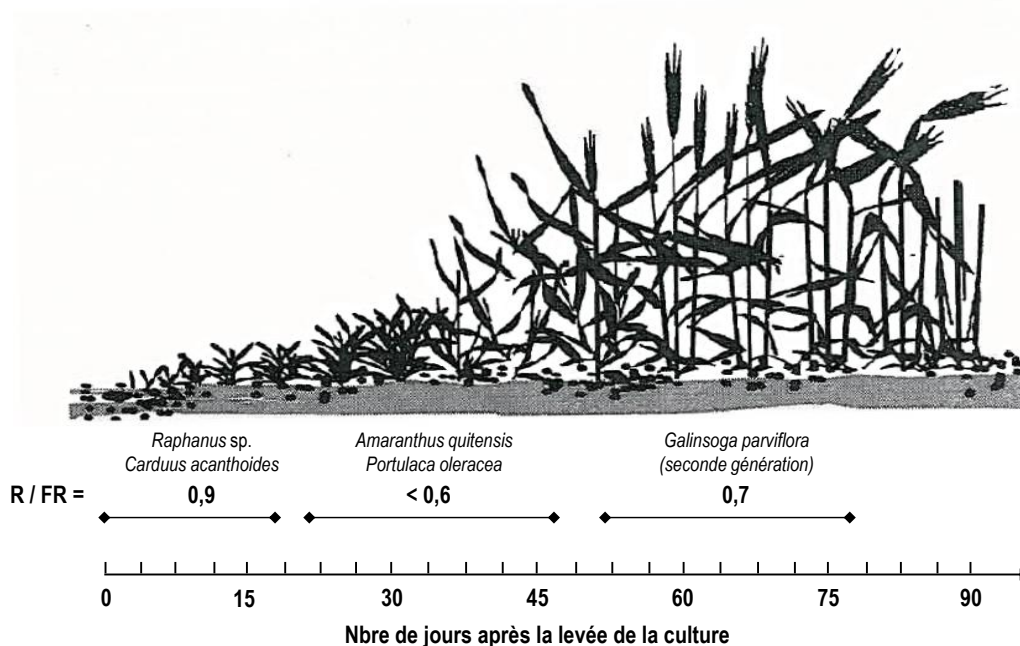


Figure 1. 3- Valeurs du ratio [R]/[FR] sous couvert de blé d'hiver en fonction de son développement, et effets inhibiteurs de ce ratio sur l'émergence de quelques adventices (d'après Kruk et al., 2006)

l'évolution du ratio [R]/[FR] en fonction de la croissance d'un couvert de blé (Kruk et al., 2006). Cette inhibition de la germination en fonction de la valeur du ratio [R]/[FR] est aussi fonction de l'espèce d'adventice : la germination des semences de *Plantago major* L. est inhibée pour un ratio [R]/[FR] < 0,6 (Franckland & Poo, 1980 in Kruk et al., 2006) alors que celle des semences de *Lolium multiflorum* Lam. l'est pour un seuil compris entre 0,5 et 0,8 (Deregibus et al., 1994). La manipulation du couvert développé par la culture implantée, en vue de gérer les communautés adventices, est possible en modifiant les variétés - certaines ont un taux de croissance plus élevé en début de végétation ce qui permet une couverture rapide du sol et ainsi une concurrence plus importante pour la lumière - la date de semis ou le type de semis (Kruk et al., 2006). En termes d'espèces cultivées, le blé d'hiver, le tournesol et le lupin sont des espèces très peu compétitives sur les adventices (Albrecht, 2005).

En plus de la culture implantée, des espèces herbacées sont parfois semées sous la culture afin de limiter l'abondance des adventices, en couvrant le sol (Rasmussen et al., 2006). L'objectif de réduction de l'abondance et/ou de la richesse spécifiques d'adventices n'est pas toujours atteint (Hald, 1999) et dépend du contexte agricole et surtout du passé de la parcelle (Hyvonen, 2007). Le couvert de trèfle associé à des graminées semble être le plus efficace (Albrecht and Mattheis, 1998).

#### 2.1.1.4. Le semis

L'influence du semis sur la diversité végétale spontanée des champs cultivés provient de la date du semis, du type de semis et de sa densité, l'effet de l'espèce ou de la variété semée ayant déjà été décrit dans le paragraphe précédent. Reculer la date de semis des cultures d'hiver peut permettre de diminuer l'infestation par certaines adventices comme le vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides* Huds.) (Colbach et al., 2007a). Cependant, les effets de recul de la date de semis des cultures d'hiver ne sont pas toujours visibles au champ. Le principal effet de la date de semis est caché par le choix des espèces et des variétés cultivées, selon qu'il s'agisse de cultures d'hiver (e.g. blé d'hiver, orge d'hiver), de printemps (triticale de printemps, orge de printemps, pois de printemps) ou encore d'été (maïs, tournesol) et il dépendra beaucoup des conditions climatiques. Par exemple, la densité de semences d'adventices est la même après un blé d'hiver et une orge de printemps mais plus faible après un blé de printemps (Holland et al., 2008).

Les effets du type de semis et de la densité de semis sont liés au recouvrement plus ou moins rapide du sol avec l'objectif que la culture intercepte rapidement un maximum de lumière, en

modifie la qualité et inhibe ainsi la germination des semences d'adventices localisées à la surface du sol. Une augmentation de la densité de semis du blé de printemps (jusqu'à 1000 semences/m<sup>2</sup> au lieu de 400 généralement préconisés par les semenciers) (Olsen et al., 2005a; Olsen et al., 2006; Olsen et al., 2005b) et du tournesol (en rapprochant les lignes de semis) (Anderson, 2007) conduit à une diminution significative de la biomasse d'adventices dans la parcelle. Cette diminution de biomasse concernait particulièrement les espèces d'adventices *Chenopodium album* L., *L. multiflorum*, *Sinapis alba* L. et *Stellaria media* (L.) Vill. (Olsen et al., 2006). Cependant, à partir de 1000 semences/m<sup>2</sup> de blé de printemps, une compétition intra-spécifique nuit à la production de la céréale (Olsen et al., 2005b). Par contre, ces articles traitant de la densité de semis ne discutent jamais la pertinence d'accroître cette densité en regard de l'augmentation des risques de propagation des maladies, notamment les maladies cryptogamiques. Ainsi, même si des densités de semis supérieures à 400 semences/m<sup>2</sup> diminuent la biomasse d'adventices, cette valeur conseillée par les semenciers est sans doute à respecter lorsqu'on cherche à limiter tous les risques, et non pas seulement les risques liés aux adventices. Le respect de cette préconisation est également un facteur de viabilité économique puisque l'augmentation des densités de semis entraîne systématiquement une augmentation du coût des semences.

Le type de semis correspond à la répartition spatiale des semences. Plus le semis est fait de manière à répartir les semences de façon homogène sur le plan formé par le sol, plus la diminution de la biomasse d'adventices est grande et meilleurs sont les rendements en comparaison du semis en ligne classique (Olsen et al., 2006; Olsen et al., 2005b; Weiner et al., 2001). Cette répartition spatiale homogène peut être obtenue par des semis à la volée. Une telle répartition entraîne une meilleure utilisation des ressources du milieu par l'espèce implantée.

Le semis constitue aussi un travail du sol effectué généralement à très faible profondeur, dont les conséquences sur le stock semencier se résument à un très faible déplacement horizontal des semences (Marshall and Brain, 1999).

#### 2.1.1.5. La fertilisation

##### 2.1.1.5.1. *Le fertilisant comme apport d'éléments minéraux*

La fertilisation, qu'elle soit minérale ou organique, provoque généralement une diminution de la richesse spécifique (Baessler and Klotz, 2006; Blackshaw et al., 2005; Hyvönen et al., 2003; Hyvönen and Salonen, 2002; Rasmussen et al., 2006; Walter et al., 2002)

du fait de l'exclusion de certaines espèces végétales provoquée par une compétition pour la ressource en éléments minéraux. Cet effet négatif est visible également sur le long-terme et pas uniquement l'année qui suit l'épandage (Blackshaw et al., 2005). Le chaulage entraîne aussi une diminution de la richesse spécifique en champs cultivés (Baessler and Klotz, 2006) contrairement à ce qui est parfois observé en prairies permanentes (Schellberg et al., 1999; Spiegelberger et al., 2006).

La fertilisation minérale azotée, en homogénéisant la flore présente dans une parcelle, favorise les espèces généralistes en terme d'habitat aux dépens des espèces spécialistes (Baessler and Klotz, 2006). Elle favorise également les espèces sciaphiles telle que *Veronica arvensis* L. ainsi que les espèces nitrophiles comme *Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve (Hyvönen et al., 2003; Hyvönen and Salonen, 2002). Par contre, elle défavorise *P. major*. Le phosphore réduit aussi la richesse spécifique d'adventices. Il défavorise notamment *Veronica* spp et *Poa annua* L., et favorise *Lamium purpureum* L. (Walter et al., 2002). Lorsque la fertilisation organique est faite grâce à du fumier composté, elle bénéficie souvent davantage aux adventices qu'à la culture en place à cause du relargage graduel de l'azote qui ne se produit donc pas uniquement lorsque la culture en a le plus besoin (Blackshaw et al., 2005; Rasmussen et al., 2006). Le fumier composté favorise aussi les espèces nitrophiles et particulièrement les Chenopodiaceae (Hyvönen et al., 2003).

#### 2.1.1.5.2. Le fertilisant comme source de semences

La fertilisation sous forme de fumier ou de lisier peut aussi constituer une source de semences alimentant le stock semencier du sol (Pleasant and Schlather, 1994). Dans un fumier pailleux, non composté, de bovins allaitants - sur un échantillon de 20 fermes - ces auteurs ont trouvé principalement des semences viables de 7 espèces adventices : *C. album*, *Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult., *S. media*, *T. campylodes*, *Sinapis arvensis* L., *A. retroflexus* et *E. crus-galli*. Globalement ce sont 13 espèces de graminées et 35 espèces de dicotylédones qu'ils ont retrouvées dans ces fumiers. En moyenne, les teneurs relevées correspondent à 75 100 semences par tonne de fumier. Pour un épandage de 30 t/ha (valeur commune en agriculture), ces teneurs correspondent à un apport de 225 semences/m<sup>2</sup>. Le fumier composté de porc quant à lui apporte de 1 à 169 semences/m<sup>2</sup> lors de l'épandage parmi lesquelles moins de huit sont viables (Menalled et al., 2005). Ces deux valeurs de semences apportées par les fertilisants organiques sont relativement faibles en comparaison des densités présentes dans les sols cultivés : jusqu'à 104 000 semences/m<sup>2</sup> (Albrecht and Forster, 1996).

Les traitements des fumiers, compostage ou traitement en anaérobie, permettent de détruire la totalité (en compostage Larney and Blackshaw, 2003) ou une partie (traitement en anaérobie Sarapatka et al., 1993) des semences. Le traitement en anaérobie détruit complètement les semences de *P. major*, *Chenopodium strictum* Roth, *Thlaspi arvense* L., *Avena fatua* L., *Elymus repens* (L.) Gould. et *Polygonum lapathifolium* L.. Par contre, il détruit relativement mal les semences de *E. crus-galli*, *C. album*, *R. obtusifolius* et *A. retroflexus* (Sarapatka et al., 1993). De la même façon, le passage dans le tube digestif des bovins ne diminue le pouvoir germinatif que de certaines espèces telles que *C. album* et *C. strictum*. Par contre, les semences de *R. obtusifolius* résistent très bien à cette circulation dans les sucs gastriques bovins (Sarapatka et al., 1993).

Ainsi, les facteurs à prendre en compte, en lien avec la fertilisation, pour établir des règles de gestion des champs cultivés favorisant la diversité végétale spontanée sont le type de fertilisant (minéral - N, P, K - ou organique), les éléments majoritaires (N, P, K), les quantités et les éventuels traitements qu'ils ont subis (compostage par exemple).

#### 2.1.1.6. Désherbage

Puisque c'est sa fonction première, le désherbage est l'un des facteurs qui affecte négativement la diversité végétale spontanée des champs cultivés (Légère et al., 2005), même si la composition de celle-ci est davantage déterminée par les caractéristiques de la rotation (Hyvönen et al., 2003). Par contre, le désherbage a un effet supérieur à la fertilisation sur la composition en adventices (Hyvönen and Salonen, 2002). Le désherbage peut être chimique, mécanique ou thermique. Le désherbage chimique, *i.e.* avec l'épandage d'herbicides, diminue très nettement l'abondance des adventices sans forcément réduire la richesse spécifique (Roschewitz et al., 2005a). Certaines espèces telles que les Chenopodiaceae, les Fabaceae et les Brassicaceae sont particulièrement sensibles aux herbicides (Hald, 1999). Par contre, d'autres espèces "évitent" le traitement phytosanitaire à cause d'une germination tardive, *i.e.* se produisant après le traitement, comme *Viola arvensis* Murray (Hyvönen et al., 2003). De plus, l'utilisation massive du même herbicide a engendré des populations résistantes, notamment chez *Alopecurus myosuroides* (Delye et al., 2007). Le désherbage thermique est peu utilisé en grande culture, mais il l'est beaucoup plus en maraîchage et en horticulture. Il apparaît des différences de sensibilité selon les espèces, *A. myosuroides* faisant partie des espèces très sensibles à ce mode de désherbage (Barberi et al., 2009). Le désherbage mécanique présente une efficacité variable, avec un maximum d'efficacité pour les cultures sarclées telles que le

maïs, le tournesol ou encore le soja. Ce désherbage s'effectue alors avec une bineuse. Dans les cultures en lignes à faible interligne, l'utilisation de l'herse étrille est de plus en plus répandue sans que des valeurs de son efficacité soient publiées dans la littérature.

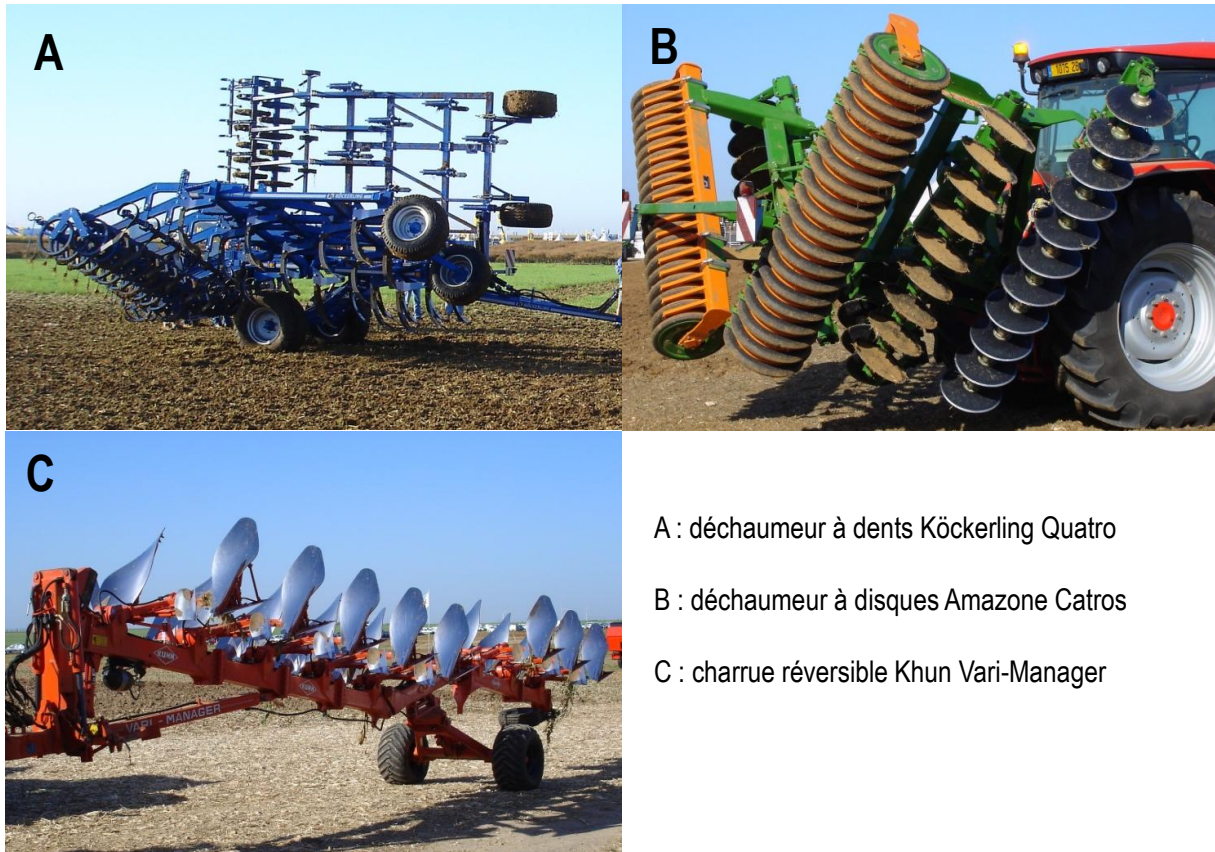
#### 2.1.1.7. Le travail du sol

Le travail du sol, incluant le non-travail du sol, affecte la végétation adventice des champs cultivés différemment en fonction de l'outil utilisé et en fonction de la profondeur d'utilisation (Zanin et al., 1997). Même si l'outil et la profondeur peuvent être liés, *i.e.* la charrue effectue un travail souvent plus profond qu'un outil à disques tel qu'un cover-crop, je distingue les effets de l'outil et les effets de la profondeur de travail du sol. Dans la partie identifiant les effets des outils, je décris essentiellement les différences de déplacements des semences horizontalement et verticalement. Dans la partie relative aux effets de la profondeur de travail, je décris les différences taxonomiques et fonctionnelles de la végétation engendrées par ces différentes profondeurs de travail du sol.

D'une manière générale, le travail du sol a un faible effet sur la diversité spécifique des adventices mais un effet très significatif sur la composition de cette flore spontanée (Légère et al., 2005). Il n'affecte pas toujours la biomasse d'adventices, notamment si les perturbations engendrées par les différents travaux effectués au cours du temps diffèrent peu (Mas and Verdu, 2003). Le travail du sol affecte également le stock semencier du sol, avec une influence plus nette sur la composition spécifique que sur la densité de semences (Barberi and Lo Cascio, 2001). Le travail du sol, excepté le non-travail du sol, stimule la germination de certaines espèces adventices (Anderson, 1998; Anderson, 2004; Shrestha et al., 2002; Tuesca et al., 2001), soit en plaçant les semences dans des conditions favorables (Anderson, 2004) soit en levant leur dormance par scarification (*e.g.* Eisele, 1997; Hock et al., 2006; Mandak, 2003). Le travail du sol doit être assimilé à une perturbation avec des degrés différents selon l'outil utilisé et la profondeur d'utilisation. Lorsque les perturbations sont de grande ampleur, l'agrosystème qu'est le champ cultivé redémarre tous les ans (si la rotation est composée de cultures annuelles) une nouvelle succession végétale secondaire (Benvenuti, 2007; Lepart and Escarre, 1983). Un tel agrosystème est alors propice au développement d'espèces anémochores alors que les agrosystèmes soumis à une relative stabilité, *i.e.* très peu perturbés, favorisent plutôt les espèces zoochores (Hodgson and Grime, 1990).

### 2.1.1.7.1. Les outils de travail du sol

Je distingue dans cette partie trois outils ou groupes d'outils : la charrue ou le brabant, les outils à dents tels que le chisel et les outils à disques comme le cover-crop.



A : déchaumeur à dents Köckerling Quatro

B : déchaumeur à disques Amazone Catros

C : charrue réversible Khun Vari-Manager

Figure 1. 4. Exemples d'outils de travail du sol.

La charrue, qui permet un retournement plus ou moins complet du sol (Colbach et al., 2000b), provoque en théorie l'enterrement des semences situées en surface, et la remontée en surface de semences préalablement enfouies dans le sol. D'après des essais effectués avec des perles colorées mimant les semences, il apparaît que la remontée en surface de semences enfouies se fait très nettement puisque 97 % des semences présentes dans les quatre premiers centimètres du sol après labour proviennent des horizons inférieurs du sol (Mohler et al., 2006). Par contre seuls 44 % des semences initialement en surface se retrouvent enfouies dans les horizons profonds du sol (Mohler et al., 2006). Si le déplacement vertical des semences est conséquent, le déplacement latéral est minime comparé aux déplacements engendrés par les autres outils (Marshall and Brain, 1999). Cette remontée des semences vers la surface est une des raisons expliquant que le labour provoque la diminution de la richesse spécifique dans le

stock semencier d'un sol soumis à des labours fréquents (Carter and Ivany, 2006). Le labour les place ainsi dans de meilleures conditions de germination. Le labour favorise surtout le développement des espèces dicotylédones annuelles dans la végétation en place (Vengris et al., 1972) et dans le stock semencier avec dans ce dernier 6 % d'espèces monocotylédones et 70 % d'espèces annuelles (Moonen and Barberi, 2004).

Les outils à dents quant à eux, quelle que soit leur profondeur d'utilisation, concentrent les semences à la surface du sol (Conn, 2006; Mohler et al., 2006), sans pour autant réussir à faire remonter beaucoup de semences des horizons profonds puisque 33 % de ces semences enterrées se retrouvent dans les quatre premiers centimètres du sol (Mohler et al., 2006). De plus, ce sont les outils qui permettent les plus grands déplacements horizontaux des semences (Marshall and Brain, 1999). Ces outils peuvent déplacer des semences d'*A. myosuroides* sur 25 m dans le sens d'avancement de l'outil avec une dispersion latérale bien supérieure à celle engendrée par un labour (Marshall and Brain, 1999).

Les conséquences, sur la distribution verticale des semences, d'un travail du sol à l'aide d'un outil à disques sont diverses dans la littérature : une homogénéisation de cette distribution sur tout l'horizon travaillé (Conn, 2006) ou bien une concentration de ces semences dans les deux premiers centimètres du sol (Mohler et al., 2006).

Ces trois groupes d'outils agissent donc différemment sur la distribution horizontale et verticale des semences dans le sol. Ils permettent plus ou moins la germination de ces semences en les plaçant ou non dans des conditions de lumière et de température favorables à cette germination (Kruk et al., 2006; Vengris et al., 1972).

#### *2.1.1.7.2. La profondeur du travail du sol*

La profondeur de travail du sol influence la diversité végétale spontanée des champs cultivés en agissant sur la durée de viabilité des semences notamment. Lorsqu'un travail du sol profond enterre des semences, il augmente ainsi leur survie en les protégeant des contraintes extérieures (Anderson, 2004; Colbach et al., 2000a; Critchley et al., 2006). Une semence d'*Avena fatua* voit sa longévité multipliée par cinq lorsqu'elle est enterrée à cinq centimètres (Sagar and Mortimer, 1976). Pour les mêmes raisons, 50 % des semences de *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. sont viables après deux années passées à 20 cm de profondeur, contre seulement 20 % pour les semences enterrées à 1 cm et 10 % pour les semences laissées en surface (Sagar and Mortimer, 1976). La profondeur d'enfouissement va modifier les capacités de germination du fait de conditions de température, de lumière et d'humidité



différentes. L'effet de la profondeur d'enfouissement sur les capacités de germination des semences dépend également de la grosseur de ces semences. Plus une semence est grosse et plus elle est capable de germer en profondeur dans le sol. Par exemple, les semences de *Veronica hederifolia* L., relativement grosses en comparaison des semences des autres adventices, peuvent germer lorsqu'elles sont enfouies à 8 cm de profondeur alors que les petites semences de *Veronica arvensis* L. et *Tripleurospermum* spp ne peuvent pas germer à plus d'un cm de profondeur (Grundy et al., 2003). Il existe également des espèces avec une sensibilité moindre à la profondeur d'enfouissement comme *C. album* et *S. media* (Grundy et al., 2003). Enfin, les fortes perturbations engendrées par des profondeurs de travail du sol élevées favorisent *C. album*, *E. crus-galli* et *Amaranthus* spp (Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997). Elles mènent également à une diversité spécifique supérieure en comparaison de profondeurs de travail du sol plus faibles (Fried et al., 2008).

Le travail du sol superficiel ou le non-travail du sol conduisent souvent à la poursuite de la succession végétale et défavorisent donc les espèces végétales à stratégie de sélection r (MacArthur and Wilson, 1967) en faveur des espèces à stratégie K (MacArthur and Wilson, 1967), ce qui se traduit par une diminution de la proportion d'espèces barochores en faveur des espèces anémochores et/ou zoochores (Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997). Le travail superficiel favorise par exemple *Sonchus oleraceus* L. et *Carduus acanthoides* L. (Tuesca et al., 2001). Le non-travail du sol favorise les espèces annuelles ou bisannuelles, les espèces hémicryptophytes telles que *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Kickxia elatine* (L.) Dumort. (Moonen and Barberi, 2004; Zanin et al., 1997). En non-travail du sol, la proportion d'espèces annuelles est de 41 % et celle d'espèces monocotylédones est de 25 % alors qu'en travail du sol profond ces proportions étaient de 70 % et 6 % respectivement (Moonen and Barberi, 2004). Les espèces anémochores sont encore plus présentes que dans les situations de travail superficiel puisque ces espèces ont une faible tolérance aux perturbations fréquentes (Frick and Thomas, 1992; Mann and Cavers, 1979), et la présence de résidus de culture peut favoriser la capture des semences ainsi que l'établissement des plantules (Feldman and Lewis, 1990). Le non-travail du sol favorise particulièrement les espèces suivantes : *Cardamine hirsuta* L., *Cerastium glomeratum* Thuill., *Lythrum hyssopifolia* L., *Plantago major* L., *Poa* spp., *Polygonum aviculare* (Moonen and Barberi, 2004), *T. campyloides*, *S. media* (Shrestha et al., 2002), *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Potentilla norvegica* L. et *Hordeum jubatum* L. (Conn, 2006). Le non-travail du sol concentre également les semences à la surface du sol (Conn, 2006) ce qui peut d'une part maximiser l'abondance des plantules - 60 % des plantules sont issues de semences posées sur le sol (Barberi and Lo Cascio, 2001) - mais également

augmenter la probabilité de mortalité de ces plantes (Verdu and Mas, 2004). Cette mortalité des plantes peut être causée par une gêne physique au développement de la plantule à cause des débris végétaux posés sur le sol en quantité importante, ou bien à un effet allélopathique de ces débris (Anderson, 2004; Derksen et al., 2002; Shrestha et al., 2002). Par exemple, les résidus de blé diminuent l'abondance des adventices de 45 % (Crutchfield et al., 1986) et leur biomasse de 60 % (Wicks et al., 1994). La concentration des semences en surface les expose également beaucoup plus aux prédateurs (Anderson, 2007). Lors d'une conversion à du non-travail du sol, le nombre de germinations ne change pas la première année mais elle est ensuite divisée par deux la seconde année et par huit la troisième année (Anderson, 2007). Après trois ans de non-travail du sol, aucune germination de *Bromus tectorum* L. n'apparaît, et après cinq ans ce sont les germinations d'*Aegilops cylindrica* Host qui ont disparu dans un essai mis en place dans le Colorado (Anderson, 1998).

La profondeur du travail du sol est donc bien un facteur à prendre en compte pour comprendre la composition de la flore adventice d'un champ cultivé. Les trois catégories distinguées ici, profond, superficiel et non-travail du sol, sont suffisantes. Il n'est pas utile de constituer plus de classes, notamment en redécoupant le travail superficiel en différentes classes selon la profondeur du travail réalisé. Le microrelief de toute parcelle agricole condamne cette distinction. De plus, cette synthèse bibliographique montre bien qu'il est difficile de tirer des conclusions générales sur les effets des pratiques de travail du sol sur la composition en espèces. Par contre, de telles conclusions génériques semblent pouvoir être esquissées en adoptant une approche fonctionnelle : en comparaison d'un travail du sol profond, un travail du sol superficiel et à plus forte raison un non-travail du sol favorisent les espèces monocotylédones, les bisannuelles, les hémicryptophytes, les espèces à stratégie K, les espèces anémochores et zoochores.

#### 2.1.1.8. La moisson

La moisson dont le but est de récolter une partie de la plante cultivée, *i.e.* les semences associées ou non à leurs téguments, est aussi responsable de la dissémination de semences d'espèces adventices (Bakker et al., 1996; Howard et al., 1993; Maxwell and Ghera, 1992). Cette dissémination se fait au sein de la parcelle et aussi entre les parcelles moissonnées successivement. Lorsque la moissonneuse-batteuse n'est pas équipée de broyeur à paille, les semences d'adventices sont regroupées sous l'andain de paille (Blanco-Moreno et al., 2004). En fonction de la vitesse d'avancement de la machine et de la vitesse de battage, les semences de

*Lolium rigidum* Gaudin peuvent être disséminées jusqu'à 18 m au-delà de la plante-mère dans le sens d'avancement de la machine (Blanco-Moreno et al., 2004). La dispersion latérale est plus grande lorsque la machine est équipée d'un broyeur à paille (Blanco-Moreno et al., 2004). Le déplacement des semences de *Bromus sterilis* L. par une moissonneuse-batteuse sans broyeur est de moins d'un mètre pour 46 % des semences, et 57 % des semences rejetées par la machine sont entre 7 m derrière la plante-mère et 53 m devant la plante-mère, en considérant le sens d'avancement de la machine (Rew et al., 1996). La moissonneuse-batteuse est aussi la principale responsable de la dissémination de *Galium aparine* L. des bordures de parcelles vers le centre. De nouveaux dispositifs installés sur les machines récupèrent une partie des semences d'adventices pour les exporter hors de la parcelle avec les menues-pailles (qui seront ensuite jetées, ou compostées ou séchées pour une utilisation en chaudières). Ceci limite la sur-infestation des parcelles. La dissémination des semences d'adventices par les moissonneuses-batteuses est renseignée pour les cas de dissémination intra-parcellaire mais peu pour des cas inter-parcellaires différents (Bakker et al., 1996; Howard et al., 1993; Maxwell and Ghera, 1992). C'est à mon avis un point important pour la gestion des adventices notamment lorsque les machines travaillent sur de multiples exploitations, e.g. cas des Entreprises de Travaux Agricoles, des CUMA<sup>3</sup> ou bien en cas de vente de matériel.

#### 2.1.1.9. Le stock semencier du sol

Le stock semencier du sol n'est pas un facteur au même titre que la profondeur du travail du sol ou encore la culture en place. Cependant, il peut constituer une source potentielle d'espèces à ne pas négliger. Il existe peu ou pas de différence de composition en espèces entre le stock semencier du sol et la végétation adventice en place (Albrecht and Pilgram, 1997). Ceci fait du stock semencier un excellent tampon contre les perturbations produites par les pratiques agricoles (Légère et al., 2005) mais une mauvaise source d'espèces (Dutoit et al., 2003b). De plus, une très faible partie, de 1 à 10 %, des semences contenues dans le sol sont dans des conditions favorables pour germer après une opération de travail du sol (Albrecht and Pilgram, 1997; Barralis and Chadoeuf, 1980; Debaeke, 1988a; Debaeke, 1988b; Roberts and Ricketts, 1979). Il existe une très grande variabilité dans la densité de semences contenues dans le stock semencier du sol, entre les parcelles et aussi au sein d'une même parcelle (Albrecht and Forster, 1996; Dutoit et al., 1999) : de 200 à 104 000 semences/m<sup>2</sup> (Albrecht and Forster, 1996). Dans le détail, dans une même parcelle, 27 % de la surface

---

<sup>3</sup> CUMA : Coopérative d'Utilisation de Matériel Agricole.

contiennent moins de 2 500 semences/m<sup>2</sup>, 23 % en contiennent entre 2 500 et 5 000 semences/m<sup>2</sup>, 19 % entre 5 000 et 10 000 semences/m<sup>2</sup> et 9 % de la surface contiennent plus de 20 000 semences/m<sup>2</sup> (Albrecht and Forster, 1996).

Malgré son faible pouvoir restaurateur ou fournisseur de nouvelles espèces, la connaissance du stock semencier peut renseigner sur les pratiques passées grâce à son importante résilience (Albrecht, 2005; Geertsema et al., 2002). Ce stock semencier est tellement dense (nombre de semences par unité de surface) qu'il faut du temps pour que sa composition soit modifiée significativement. Dans le cas d'un changement de pratiques, la végétation en place sera très rapidement modifiée, mais le stock semencier changera peu pendant plusieurs années. Ainsi il constituera une source potentielle d'espèces. Sa connaissance permet donc de prévoir quelles sont les espèces adventices pouvant s'établir dans la parcelle ultérieurement, si les pratiques changent.

### **2.1.2. Les facteurs appréhendables à l'échelle du paysage**

Je considère ici le paysage comme une mosaïque d'occupations du sol. Ces occupations du sol constituent des habitats plus ou moins favorables aux espèces adventices, en fonction de leurs propriétés fonctionnelles. Je considère donc le paysage comme une mosaïque de sources d'espèces adventices (Zobel, 1997) - notamment des espèces rudérales largement représentées dans les habitats fortement perturbés par l'Homme (Gabriel et al., 2005). Le paysage est aussi une mosaïque de zones plus ou moins favorables à la dissémination des propagules de ces plantes ou bien encore d'éléments linéaires pouvant soit stopper le flux d'espèces (Rew et al., 1996) soit permettre la connexion entre deux populations distantes. Le contexte paysager des communautés d'adventices a une importance sur la détermination de la richesse spécifique d'adventices dans une parcelle cultivée : les indices de caractérisation du paysage - calculés dans un cercle de 2 km de diamètre - expliquent 62 % de la richesse spécifique en adventices (Gabriel et al., 2005).

Dans cette seconde partie, je traite de deux facteurs relatés comme facteurs majeurs dans la littérature à une échelle spatiale plus large que la parcelle pour la détermination des populations d'adventices : l'hétérogénéité du paysage et le rôle des bords de parcelles. Ces bords de parcelles sont souvent décrits par les agriculteurs comme les sources majeures d'adventices qui envahissent ensuite le centre de leur parcelle. Les effets de la fragmentation et de la connectivité des habitats sur les communautés d'adventices ne sont pas relatés dans la littérature internationale contrairement à leurs effets sur la végétation prairiale (Gaujour et al., soumis-b).

### 2.1.2.1. L'hétérogénéité du paysage

La grande majorité des travaux montrent une corrélation positive entre l'hétérogénéité du paysage (*i.e.* la diversité des sources d'espèces) et la richesse spécifique en adventices dans les parcelles cultivées (Baessler and Klotz, 2006; Gabriel et al., 2005; Roschewitz et al., 2005a; Zobel, 1997). La richesse spécifique à l'échelle de la parcelle est donc affectée par la richesse spécifique mesurée à une échelle spatiale plus grande (Gabriel et al., 2005). La proximité de forêts, d'anciennes parcelles cultivées, de routes, de zones bâties peut influencer le pool régional d'espèces présent dans le territoire et constituer des sources de propagules (Zobel, 1997). L'abondance des espèces adventices est plus difficile à relier à l'hétérogénéité puisqu'elle dépend souvent du pourcentage, en surface, de champs cultivés dans le paysage (Roschewitz et al., 2005a). Par exemple, il existe un lien positif entre le pourcentage du territoire occupé par des champs cultivés et l'abondance de *T. campyloides*, seulement lorsque ce pourcentage est inférieur à 83,7 % (Roschewitz et al., 2005a). Cependant, une autre étude n'a pas démontré de corrélation entre la richesse spécifique et l'hétérogénéité du paysage (Marshall, 2009). Ceci peut s'expliquer par une gamme de variation trop faible de l'hétérogénéité du paysage étudié.

Cependant, l'hypothèse selon laquelle la corrélation positive exposée ci-dessus serait due à l'augmentation du nombre de sources d'espèces qui se disséminent jusqu'aux parcelles cultivées n'est pas étayée par les travaux sur la pluie de semences (Roschewitz et al., 2005a). Il apparaît dans ce travail qu'il n'y a aucun lien entre l'hétérogénéité du paysage et la diversité d'espèces dans la pluie de semences, en particulier dans des territoires où la majorité des fermes sont sous cahier des charges de l'agriculture biologique. Ces parcelles en agriculture biologique semblent fonctionner plus ou moins comme des écosystèmes autosuffisants, indépendants de l'immigration d'espèces à partir des éléments paysagers voisins, même dans un paysage hétérogène (Roschewitz et al., 2005a). Plusieurs travaux démontrent également que la dispersion - autre qu'anthropique - des espèces adventices est très faible (Bischoff and Mahn, 2000; Devlaeminck et al., 2005; Rew et al., 1996), même pour *Bromus sterilis* L. qui est une espèce anémochore (Rew et al., 1996). Par exemple, *Lithospermum arvense* L. se disperse d'environ 2,5 m en 2 ans (Bischoff and Mahn, 2000), et moins de 5 % des plantules qui apparaissent sortent de terre à plus de 5 m de la plante mère (Bischoff, 2005). Je suppose tout de même que l'hétérogénéité du paysage indique bien une diversité de sources d'espèces, dont le mode de dissémination est peut-être majoritairement les outils et engins agricoles qui n'ont pas été testés dans le travail de Roschewitz et al. (2005). De plus, il semble que l'effet de

l'hétérogénéité du paysage est plus forte pour les parcelles en agriculture intensive en comparaison des parcelles en agriculture extensive. En effet, des travaux montrent que l'hétérogénéité du paysage est plus élevée lorsque ces paysages contiennent une grande quantité de surfaces cultivées en agriculture biologique extensive (Menalled et al., 2005; Norton et al., 2009). Et enfin, les paysages dont l'hétérogénéité est principalement constituée par un réseau bocager contiennent des champs cultivés avec une forte richesse spécifique en adventices en comparaison de paysages très ouverts (Dauber et al., 2003; Fédoroff et al., 2005; Fried et al., 2008; Gabriel et al., 2006; Roschewitz et al., 2005a; Weibull and Östman, 2003; Weibull et al., 2003).

#### 2.1.2.2. L'effet des bordures de parcelles

L'étude de la végétation qui compose les bordures de parcelles et la comparaison avec la flore adventice des parcelles cultivées fournit des arguments pour justifier leur prise en compte au travers d'indices paysagers tels que leur densité (exprimée en mètres linéaires par hectare) ou encore leur longueur totale dans le paysage. Je reprends sur la Figure 1. 5 les définitions importantes décrivant ces zones marginales autour des parcelles agricoles : la

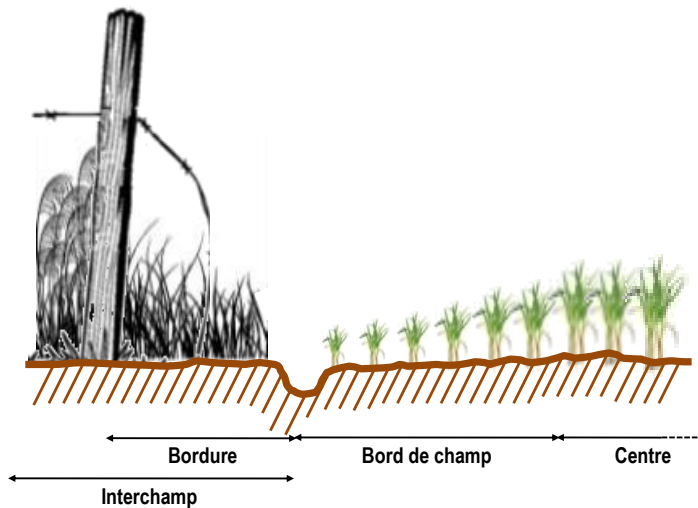


Figure 1. 5. Schématisation des différences spatiales entre l'interchamp, la bordure, le bord de parcelle et le centre d'une parcelle cultivée.

bordure de champ, l'interchamp et le bord de champ. La bordure ne subit pas de travail du sol contrairement au bord de champ. Ce bord de champ correspond au pourtour de la culture où les rendements sont souvent plus faibles qu'au centre de la parcelle, la baisse étant estimée entre 3 et 18 % (Sparkes et al., 1998), sans que cela ne provienne systématiquement d'une diminution de la fertilité du sol (Dutoit et al., 1999).

#### *Description de la végétation des bordures de parcelles cultivées*

En règle générale, les bordures de parcelle sont composées d'espèces de grande taille, se satisfaisant de peu de ressources minérales (Hovd and Skogen, 2005). Ce sont souvent des espèces prairiales, annuelles ou pérennes, rudérales, peu sensibles au piétinement, avec des

monocotylédones et des dicotylédones (Kleijn and Verbeek, 2000). Ce sont des espèces qui apparaissent plus tardivement dans les successions végétales que celles de la flore adventice ou de la végétation des bords de route (Hovd and Skogen, 2005). Selon les cas étudiés, en cas de fauche, cette végétation de bordure voit sa richesse spécifique augmenter (Hovd and Skogen, 2005) ou demeurer inchangée (Krauss et al., 2004). Enfin, cette végétation est sensible aux épandages de fertilisants azotés et de fertilisants phosphorés. Ces fertilisations mises en œuvre dans la parcelle, "débordent" dans les interchamps et entraînent une réduction de la richesse spécifique dans la bordure (Kleijn and Verbeek, 2000).

#### *Comparaison avec la végétation adventice au centre des parcelles*

La différence de végétation entre la bordure et le centre des parcelles cultivées est généralement très significative : 167 espèces identifiées en bordure contre seulement 48 dans le centre, et seulement 25 % des espèces de la bordure sont des adventices de la parcelle (Marshall and Arnold, 1995). Moins de 25 % des espèces de bordure se retrouvent au-delà de 2,5 m de la bordure dans le bord ou le centre de la parcelle (Marshall and Smith, 1987). Il n'existe donc pas de relation nette entre la végétation en place en bordure de parcelle et la végétation adventice en place dans le centre de la parcelle. La plupart des espèces pérennes de la bordure ne sont pas adaptées pour s'établir durablement au centre d'une parcelle cultivée. Il existe cependant quelques exceptions dont les mieux connues sont *Galium aparine*, dont la dissémination vers le centre a été largement initiée par l'entrée des moissonneuses-batteuses dans les parcelles, *Elymus repens* (Marshall, 1989), *Bromus sterilis* et *Poa trivialis* (Marshall, 2004).

#### *Structure du gradient de végétation entre la bordure et le centre de la parcelle*

La végétation étant nettement distincte dans la bordure et au centre de la parcelle, il existe donc un gradient de végétation entre ces deux entités. Globalement, l'abondance de la majorité des espèces de la bordure diminue lorsque la distance à la bordure augmente (Marshall and Arnold, 1995; Wilson and Aebischer, 1995). Cependant, l'effet bordure est marqué, davantage dans les systèmes intensifs que dans les systèmes extensifs (Hald, 1999; Romero et al., 2008), jusqu'à 4 ou 6 m de la bordure (Hald, 1999; Romero et al., 2008; Wilson and Aebischer, 1995). Ce bord de parcelle contient toujours plus d'espèces que le centre du fait d'une moindre pression par les herbicides, d'une plus faible fertilisation et de l'immigration possible d'espèces provenant de la bordure adjacente (Gabriel et al., 2006). Les espèces localisées dans le bord de la parcelle sont essentiellement des espèces typiques des bordures et des habitats perturbés et ombragés telles qu'*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Heracleum sphondylium* L., *G. aparine* et *Urtica dioica* L.

(Wilson and Aebischer, 1995). Ce bord de parcelle contient aussi des graminées qui se sont disséminées à partir de la bordure (Gabriel et al., 2006; Gabriel et al., 2005; Marshall, 2004; Romero et al., 2008) telles que *Dactylis glomerata* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J.Presl & C.Presl. Il apparaît donc que les bordures de parcelles peuvent être des sources de seulement quelques espèces pour le centre des parcelles. Par contre, elles diffusent tout de même une quantité non négligeable d'espèces dans les premiers mètres du bord de parcelle. Elles constituent donc bien des sources potentielles d'espèces et doivent par conséquent être considérées comme facteur influençant la diversité végétale des parcelles cultivées. Leur quantification peut se faire par leur densité ou bien par la longueur totale d'interchamps dans un paysage donné.

### Conclusion

Les adventices des champs cultivés peuvent diminuer la production agricole d'une parcelle au-delà de certaines densités (nombre de plantes par unité de surface) (Caussanel, 1989) à cause de la mise en place de compétitions pour les ressources entre l'espèce adventice et l'espèce cultivée (ou les espèces cultivées). Or la lutte chimique contre ces adventices est de plus en plus difficile (retrait de nombreux produits herbicides, développement de résistances, prix d'achat élevés, dégradation du milieu). La nette diminution d'utilisation de ces produits (et des engrais manufacturés), demandée à la fois par de nombreux consommateurs et aussi par les politiques européennes et françaises notamment, devra se faire en adoptant un nouveau regard sur les adventices. Il s'agira de gérer leurs densités tout en les considérant comme un critère structurant le système de production. Cette synthèse bibliographique, par le nombre et la diversité des facteurs qui influencent les communautés adventices (Tableau 1. 2), montre que la gestion de cette végétation spontanée n'est pas simple et surtout qu'elle n'est pas strictement dépendante de l'exploitant de la parcelle. Cependant, si elle n'est pas simple, elle présente l'avantage de pouvoir être opérée par de multiples moyens. Des travaux ont montré le rôle de l'hétérogénéité du paysage, et en particulier des interchamps comme sources d'espèces. Cette hétérogénéité ne peut être gérée que si le collectif d'acteurs qui la génère (autres exploitants agricoles, communes, Directions Départementales de l'Équipement, entreprises *etc*) collaborent. En conséquence, il faut déterminer quelle est l'influence relative de cette hétérogénéité du paysage, et surtout de sa dynamique temporelle, sur la composition en adventices des champs cultivés en comparaison de l'influence de la dynamique des pratiques agricoles qui sont quant à elles totalement manipulables par l'exploitant.



Tableau 1. 2. Synthèse des facteurs influençant la végétation adventice des champs cultivés, leurs effets et les processus impliqués, ainsi que les principales références bibliographiques fournissant ces informations. Les effets indiqués se produisent lorsque le niveau des facteurs augmente ou bien lorsque la fréquence de mise en œuvre du facteur s'accroît.

| Échelle                                    | Facteurs  | Effets sur la végétation des parcelles cultivées  | Références   | Processus   | Références  |
|--|---|---|--|---|---|
| Échelle parcellaire                        | <b>Niveau d'extensification du mode de production</b> | ↑ diversité spécifique<br>↑ richesse spécifique<br>↑ abondance<br>↑ densité de semences dans le stock semencier du sol<br>↑ espèces nitrophiles<br>↑ messicoles rares<br>↑ dicotylédones<br>↑ légumineuses<br>↑ espèces entomogames | Albrecht, 2005; Albrecht and Mattheis, 1998; Asteraki et al., 2004; Boutin et al., 2008; Hald, 1999; Hiltbrunner et al., 2008; Moreby et al., 1994; Romero et al., 2008; Roschewitz et al., 2005a<br><br>Hyvonen, 2007; Moreby et al., 1994; Romero et al., 2008 | - ouverture de la canopée<br>- diminution de la compétition pour la lumière avec l'espèce cultivée<br>- arrêt d'épandage d'herbicides | Albrecht, 2005; Hiltbrunner et al., 2008; Kruk et al., 2006   |
|  | <b>Rotations culturales</b>                           |   |  |   |   |
|  | Durée   | ↓ abondance   | Anderson et al., 2004; Teasdale et al., 2004   | - diversification des pressions de sélection exercées   | Derksen et al., 2002  |
|  | Diversité des cultures                                | ↑ richesse spécifique<br>↑ diversité spécifique<br>↓ densité d'adventices en place  | Anderson, 2004; Blackshaw et al., 2005; Hiltbrunner et al., 2008; Palmer and Maurer, 1997; Squire et al., 2000; Teasdale et al., 2004; Tomasoni et al., 2003   | - diversification des pressions de sélection exercées   | Derksen et al., 2002  |
|  | Insertion d'intercultures                             | ↓ densité d'adventices en place   | Kruidhof et al., 2008  | - augmentation de la compétition pour la lumière avec les espèces adventices  | Kruidhof et al., 2008   |
|  | <b>Culture en place</b>                               | <i>dépend de la culture</i>   | Cimalova and Lososova, 2009; Lososova and Cimalova, 2009; Marshall, 2009; Mas and Verdu, 2003  | - effet allélopathique<br>- augmentation de la compétitivité de la culture pour les ressources  | Albrecht, 2005; Belz, 2007; Bertholdsson, 2005; Kruk et al., 2006; Macías et al., 2007; Rasmussen et al., 2006; Tuesca et al., 2001 |
|  | Ajout d'un couvert                                    | ↓↑ densité d'adventices en place  | Albrecht and Mattheis, 1998; Hald, 1999; Hyvonen, 2007; Rasmussen et al., 2006   | - compétition pour la lumière   | Rasmussen et al., 2006  |
|  | <b>Semis</b>  |   |  |   |   |
|  | Date de semis   | ↓↑ abondance  | Colbach et al., 2007a  | - inhibition du développement des plantules d'adventices  | Colbach et al., 2007a   |
|  | Densité de semis                                      | ↓ biomasse d'adventices   | Anderson, 2007; Olsen et al., 2005a; Olsen et al., 2006; Olsen et al., 2005b   | - compétition pour la lumière   | Anderson, 2007; Olsen et al., 2006  |
| Homogénéité de la répartition des semences | ↓ biomasse d'adventices                               | Olsen et al., 2006; Olsen et al., 2005b; Weiner et al., 2001  | - compétition pour la lumière<br>- meilleure utilisation des ressources disponibles  | Anderson, 2007; Olsen et al., 2006  |   |

|                            |   |   |  |  |   |
|----------------------------|---|---|--|--|---|
| <b>Échelle<br/>paysage</b> | <b>Fertilisation</b>  |   |  |  |   |
|                            | N minéral   | ↓ richesse spécifique<br>↑ abondance des espèces généralistes<br>↑ abondance des espèces ombrophiles<br>↑ abondance des espèces nitrophiles | Baessler and Klotz, 2006; Hyvönen et al., 2003; Hyvönen and Salonen, 2002  | - compétition pour les ressources minérales<br>- exclusion compétitive   | Baessler and Klotz, 2006; Blackshaw et al., 2005; Hyvönen et al., 2003; Hyvönen and Salonen, 2002; Rasmussen et al., 2006; Walter et al., 2002  |
|                            | P minéral   | ↓ richesse spécifique   | Walter et al., 2002  |  |   |
|                            | Chaux   | ↓ richesse spécifique   | Baessler and Klotz, 2006   |  |   |
|                            | Matières organiques   | ↓↑ richesse spécifique<br>↑ abondance des espèces nitrophiles   |  | - compétition pour les ressources en éléments minéraux<br>- exclusion compétitive<br>- apports de semences viables                                       | Menalled et al., 2005; Pleasant and Schlather, 1994; Sarapatka et al., 1993   |
|                            | <b>Désherbage</b>   | ↓ abondance   | Roschewitz et al., 2005b   | - destruction des plantules et plantes<br>- inhibition de la germination des semences  |   |
|                            | <b>Travail du sol</b>   |   |  |  |   |
|                            | Outil   |   |  |  |   |
|                            | Charrue   | ↓ richesse spécifique (stock semencier)<br>↑ dicotylédones  | Carter and Ivany, 2006; Moonen and Barberi, 2004; Vengris et al., 1972   | - remontée des semences en surface   | Mohler et al., 2006   |
|                            | Profondeur  |   |  |  |   |
| Non-travail du sol         | ↑ espèces annuelles ou bisannuelles<br>↑ espèces hémicryptophytes<br>↓↑ abondance                 | Anderson, 2007; Moonen and Barberi, 2004; Zanin et al., 1997  | - faible tolérance aux perturbations fréquentes<br>- présence de débris végétaux retenant les semences<br>- favorise les germinations<br>- augmente la prédation | Anderson, 2007; Barberi and Lo Cascio, 2001; Feldman and Lewis, 1990; Frick and Thomas, 1992; Mann and Cavers, 1979; Verdu and Mas, 2004                 |   |
| Superficiel                | ↓ espèces à stratégie de sélection r<br>↓ espèces barochores<br>↑ espèces anémochores / zoochores | MacArthur and Wilson, 1967; Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997   | - présence de débris végétaux retenant les semences<br>- favorise les germinations conditions de germinations et scarification)<br>- augmente la prédation       | Anderson, 2004; Anderson, 2007; Barberi and Lo Cascio, 2001; Feldman and Lewis, 1990; Frick and Thomas, 1992; Mann and Cavers, 1979; Verdu and Mas, 2004 |   |
| Profond                    | ↑ diversité spécifique  | Fried et al., 2008  | - augmentation de la durée de viabilité  | Anderson, 2004; Colbach et al., 2000b; Critchley et al., 2006  |   |
|                            | <b>Hétérogénéité du paysage</b>   | ↑ richesse spécifique   | Baessler and Klotz, 2006; Gabriel et al., 2005; Roschewitz et al., 2005b; Zobel, 1997  | - augmentation de la diversité des habitats possibles et donc des sources possibles d'espèces<br>- augmentation de la surface d'interchamps              | Dauber et al., 2003; Fédoroff et al., 2005; Fried et al., 2008; Gabriel et al., 2006; Roschewitz et al., 2005b; Rosenzweig, 1995; Weibull and Östman, 2003; Weibull et al., 2003; Zobel, 1997 |

### Synthèse

Les deux synthèses bibliographiques présentées dans ce chapitre mettent en évidence qu'il existe un grand nombre de travaux menés sur les effets de quelques facteurs sur la diversité végétale des parcelles agricoles, mais qu'aucun ne traite de l'ensemble de ces facteurs simultanément. Peu de travaux s'intéressent à l'effet de la dynamique temporelle de ces facteurs sur la diversité végétale, et ceux qui s'y intéressent considèrent généralement un recul temporel très grand (de l'ordre de 50 à 100 ans) jalonné par seulement 3, 4 ou 5 dates. Je n'ai pas trouvé de travaux traitant l'influence de la dynamique annuelle des facteurs alors même que les effets de précédents culturaux sont très bien établis par exemple dans le cas des champs cultivés.

Ces deux synthèses m'ont permis d'identifier les principaux facteurs qui influencent la diversité végétale des prairies permanentes et des champs cultivés, ainsi que les processus qui expliquent ces effets. Je ne considère pas ces facteurs comme de simples prédicteurs ou indicateurs de la diversité végétale. En ayant recherché les processus qui relient ces facteurs à la diversité végétale, je considère ces facteurs comme des "drivers" de la diversité végétale. J'ai donc choisi dans ma thèse les facteurs en fonction de ces processus clairement identifiés. Ces synthèses m'ont indiqué deux grands groupes de facteurs, selon l'échelle à laquelle ils sont mesurables ou quantifiables : l'échelle parcellaire et l'échelle du paysage. Le tableau ci-dessous résume les différents facteurs que j'ai pris en compte dans mon travail de thèse, pour chaque parcelle étudiée, à partir des informations issues de la littérature :

| Échelle spatiale                 | Champs cultivés                        |
|----------------------------------|--|
| Échelle parcellaire              | Pâturage                               |
|                                  | <i>Chargement animal</i>               |
|                                  | <i>Nombre de jours de pâturage</i>     |
|                                  | Fertilisation                          |
|                                  | <i>Azote organique</i>                 |
|                                  | <i>Phosphore organique</i>             |
|                                  | <i>Azote minéral</i>                   |
|                                  | <i>Phosphore minéral</i>               |
|                                  | Fauche                                 |
|                                  | <i>Nombre</i>                          |
|                                  | <i>Date de 1<sup>ère</sup> fauche</i>  |
|                                  | Nombre de travail du sol               |
|                                  | Nombre de labour                       |
|                                  | Pression phytosanitaire (herbicides)   |
|                                  | Présence d'interculture                |
| Culture en place                 |  |
| Nombre de désherbages mécaniques |  |
| Échelle du paysage               | Hétérogénéité de la mosaïque paysagère |
|                                  | <i>à différentes échelles</i>          |
|                                  | Fragmentation des habitats             |
|                                  | <i>à différentes échelles</i>          |
| Connectivité des habitats        |  |
| <i>à différentes échelles</i>    |  |

Ces deux synthèses ont également mis en évidence deux sources de semences de nouvelles espèces (*i.e.* non identifiées dans la parcelle) pour le centre de la parcelle que sont le stock semencier du sol et la végétation en place dans les interchamps. Cependant, si les comparaisons taxonomiques entre la végétation en place et ces deux compartiments foisonnent, les travaux sur la compatibilité fonctionnelle des espèces contenues dans ces deux sources potentielles sont très peu nombreux. Ce travail a donc fait l'objet de mon second chapitre de thèse.





# Chapitre 2





# Chapitre 2

## Site étudié et méthodes

- Le site étudié: une exploitation à bas niveau d'intrants, adaptée au milieu

- Échantillonnage des parcelles

- Échantillonnage de la végétation au centre des parcelles

- Caractérisations de la végétation





Ce chapitre a pour objectif de présenter l'exploitation sur laquelle j'ai réalisé mon travail de thèse, ainsi que les méthodes communes aux chapitres 3 et 4 que j'ai mises en œuvre pour répondre à mes objectifs. Je présente donc ici le site étudié, l'échantillonnage des parcelles, celui de la végétation en place au centre des parcelles et enfin les méthodes et outils de caractérisation taxonomiques et fonctionnelles, de cette végétation. Je développerai les méthodes plus spécifiques à l'un ou l'autre de ces chapitres au début de ceux-ci.

## **1. Site étudié : une exploitation à bas niveau d'intrants, adaptée au milieu**

J'ai réalisé l'ensemble de mon travail de thèse sur le site de l'Installation Expérimentale (IE) de l'unité de recherche de l'Inra SAD-ASTER Mirecourt<sup>4</sup>. Cette exploitation agricole est localisée dans la plaine du département des Vosges (88), à l'ouest du massif des Vosges, à une altitude d'environ 300 m. Elle est située dans un contexte agricole de polyculture-élevage, avec une mixité entre les parcelles de cultures et les parcelles de prairies permanentes. Quelques vergers ponctuent également ce paysage agricole.

Le climat y est de type continental. Les précipitations annuelles moyennes entre 1990 et 2008 ont été de  $865 \pm 127$  mm. Elles sont uniformément réparties sur l'année. Le nombre moyen de jours de gel a été de  $24 \pm 7$  jours par an sur cette même période.

Les conditions édaphiques sont assez diversifiées. Cette exploitation agricole recouvre plusieurs textures de sols, d'argileuse à limono-sableuse avec des profondeurs variant de 40 à 80 cm. La roche-mère est constituée soit par des marnes soit par des dolomies.

L'exploitation a une surface agricole utile (SAU en 2009) de 237 ha distribués sur 120 parcelles (Figure 2. 1). C'est une exploitation de type polyculture-élevage en bovins laitiers. Elle comprend une centaine de vaches laitières, ainsi que des génisses assurant le renouvellement du troupeau laitier. Un troupeau de bœufs s'ajoute à cet effectif depuis 2008. Le parcellaire est groupé, mais excentré par rapport au siège de l'exploitation et à la salle de traite qui y est localisée. Seule une partie du parcellaire est donc accessible aux vaches laitières en lactation (Figure 2. 1) qui parcourent le trajet parcelle-salle de traite deux fois par

---

<sup>4</sup> Cette unité de recherche ASTER Mirecourt (Agro-Systèmes, Territoires, Ressources) dépend du département Sciences pour l'Action et le Développement (SAD) de l'Institut National pour la Recherche Agronomique (INRA).

jour. Le pâturage des autres animaux (génisses, bœufs, vaches tarées) est géré sur les parcelles les plus éloignées du siège de l'exploitation.

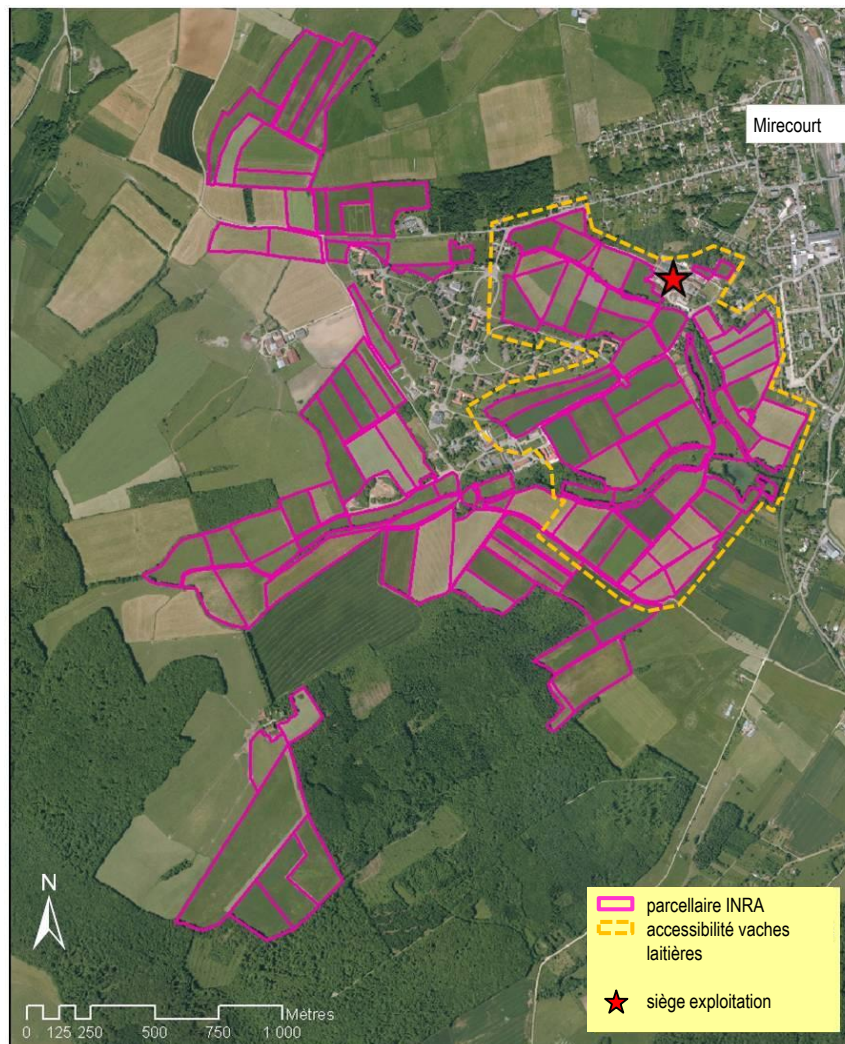


Figure 2. 1- Parcellaire de l'Installation Expérimentale dans son contexte paysager.

Le projet scientifique de l'unité de recherche est de concevoir des systèmes agricoles adaptés aux ressources disponibles dans le milieu pour accompagner les transformations de l'agriculture vers une meilleure durabilité agri-environnementale. Plus précisément, l'objectif des travaux mis en place sur l'exploitation est de vérifier la durabilité agri-environnementale de systèmes de production autosuffisants - en fourrages, en concentrés et en N, P, K - et complémentaires vis-à-vis de l'utilisation des ressources du milieu (Coquil et al., 2009b; Coquil et al., 2009c). Ces ressources concernent aussi bien la fertilité du sol que la biodiversité présente. Ce projet scientifique a débuté en octobre 2004. Il s'est accompagné de la conversion de l'ensemble de l'exploitation en Agriculture Biologique (sauf une parcelle en essais sous dérogation pour épandage d'ammonitrate - hors SAU citée précédemment). Cette

conversion doit permettre de limiter les intrants, en particulier tous les intrants chimiques de synthèse, et ainsi d'accroître la durabilité agri-environnementale de l'exploitation. Cette conversion a engendré de profonds bouleversements dans les modes de gestion des différentes parcelles ce qui a notamment conduit au labour de certaines prairies permanentes et à l'allongement des rotations culturales jusqu'à huit ans. L'exploitation comporte quatre types de rotations culturales (Coquil et al., 2009c) (Figure 2. 2).

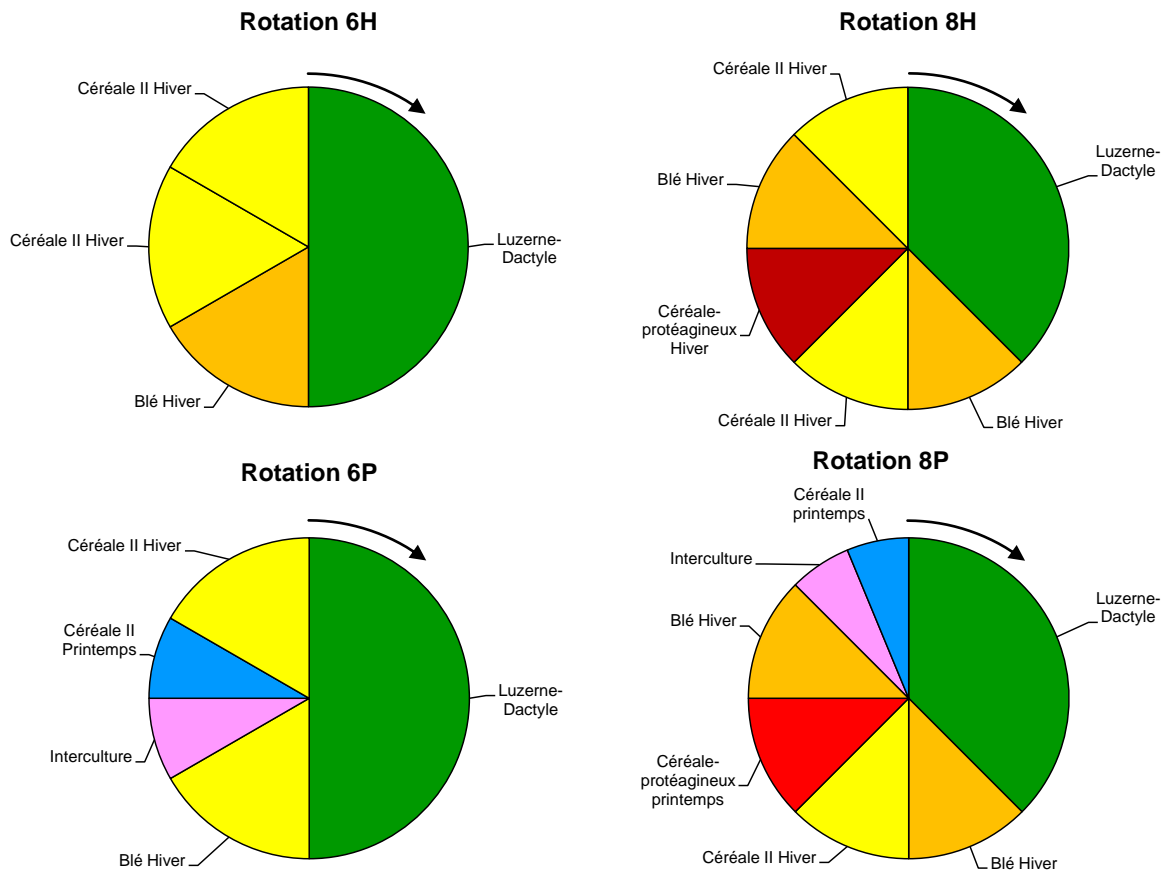


Figure 2. 2- Schématisation des 4 rotations culturales mises en place sur l'IE de Mirecourt. Le chiffre correspond à la durée de la rotation et la lettre indique si la rotation contient uniquement des céréales d'hiver ("H"), ou des céréales d'hiver et des céréales de printemps ("P").

## 2. Échantillonnage des parcelles

### 2.1. Prairies permanentes

Pour travailler à l'échelle de l'exploitation agricole, j'ai étudié 23 parcelles de prairies permanentes (Figure 2. 3). J'ai échantillonné les parcelles en considérant l'historique des

différents modes d'utilisation (*i.e.* combinaisons diverses du pâturage, du nombre de fauches et des apports en azote organique et minéral). J'ai élaboré mon échantillonnage en fonction des pratiques mises en œuvre de 2000 à 2004 (avant conversion à l'agriculture biologique), en fonction du type d'animaux pâturant (*e.g.* bœufs, génisses, vaches en lactation, vaches tarées) et en fonction de la topographie. J'ai choisi cette période de 2000 à 2004 - soit 2 à 6 ans avant les premiers relevés floristiques - afin de tenir compte du délai de réponse de la végétation aux pratiques agricoles. Ce délai a été notamment démontré dans le cadre d'une conversion à l'agriculture biologique de prairies aux Pays-Bas (Bakker and ter Heerdt, 2005). Dans ce travail, les auteurs ont montré un délai de réponse de 4 à 6 ans en fonction du type de sol et de l'espèce considérée. Une typologie des parcelles (Analyse en composantes principales suivie d'une classification ascendante hiérarchique - Figure 2. 4) basée sur les apports anthropiques

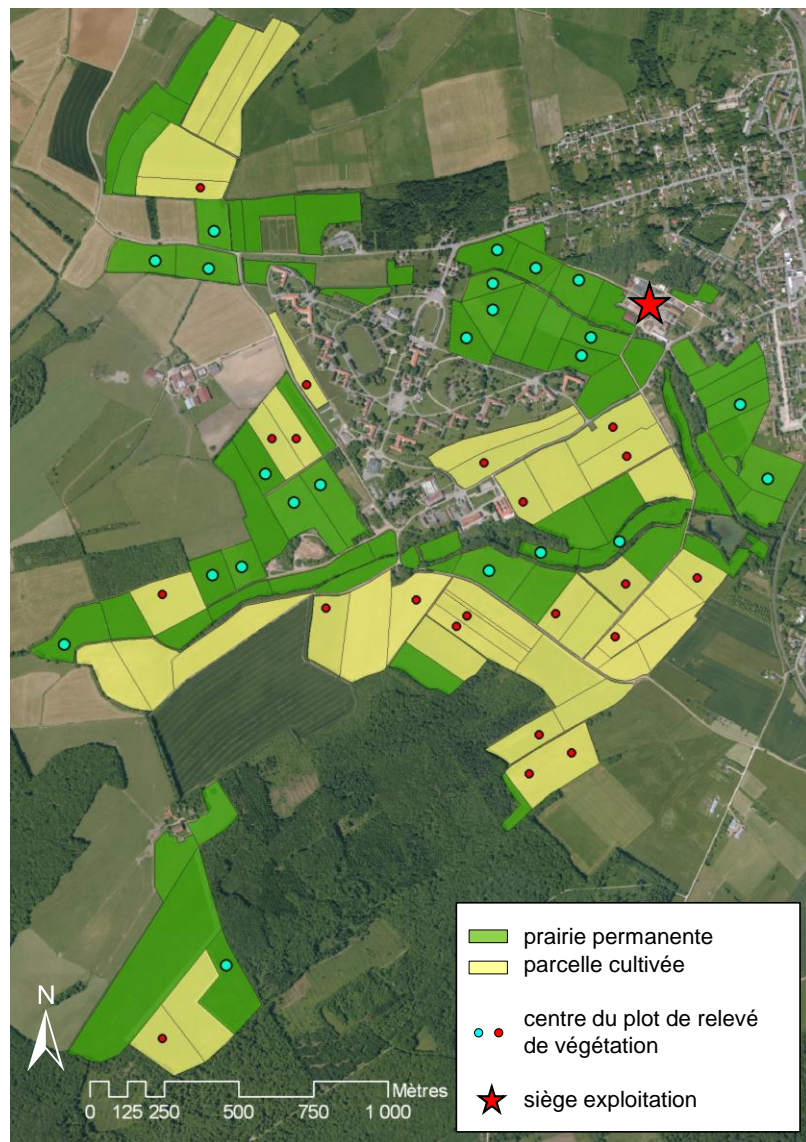


Figure 2. 3- Localisation des parcelles et des plots étudiés dans le parcellaire de l'IE.

de fertilisants minéraux et organiques, l'intensité du pâturage ainsi que le nombre de fauches m'a permis de dégager 4 classes de parcelles de prairies permanentes dans lesquelles j'ai sélectionné un échantillon de parcelles (Tableau 2. 1) :

- classe 1 : parcelles pâturées de façon intensive, recevant très peu d'intrants azotés notamment organiques (excepté les déjections animales) (5 parcelles retenues).
- classe 2 : parcelles recevant des quantités relativement importantes d'azote organique (6 parcelles retenues).
- classe 3 : parcelles fauchées régulièrement, avec des apports azotés importants particulièrement minéraux (3 parcelles retenues).
- classe 4 : parcelles fauchées plusieurs fois par an, avec des apports d'azote organique faibles voire nuls (2 parcelles retenues).

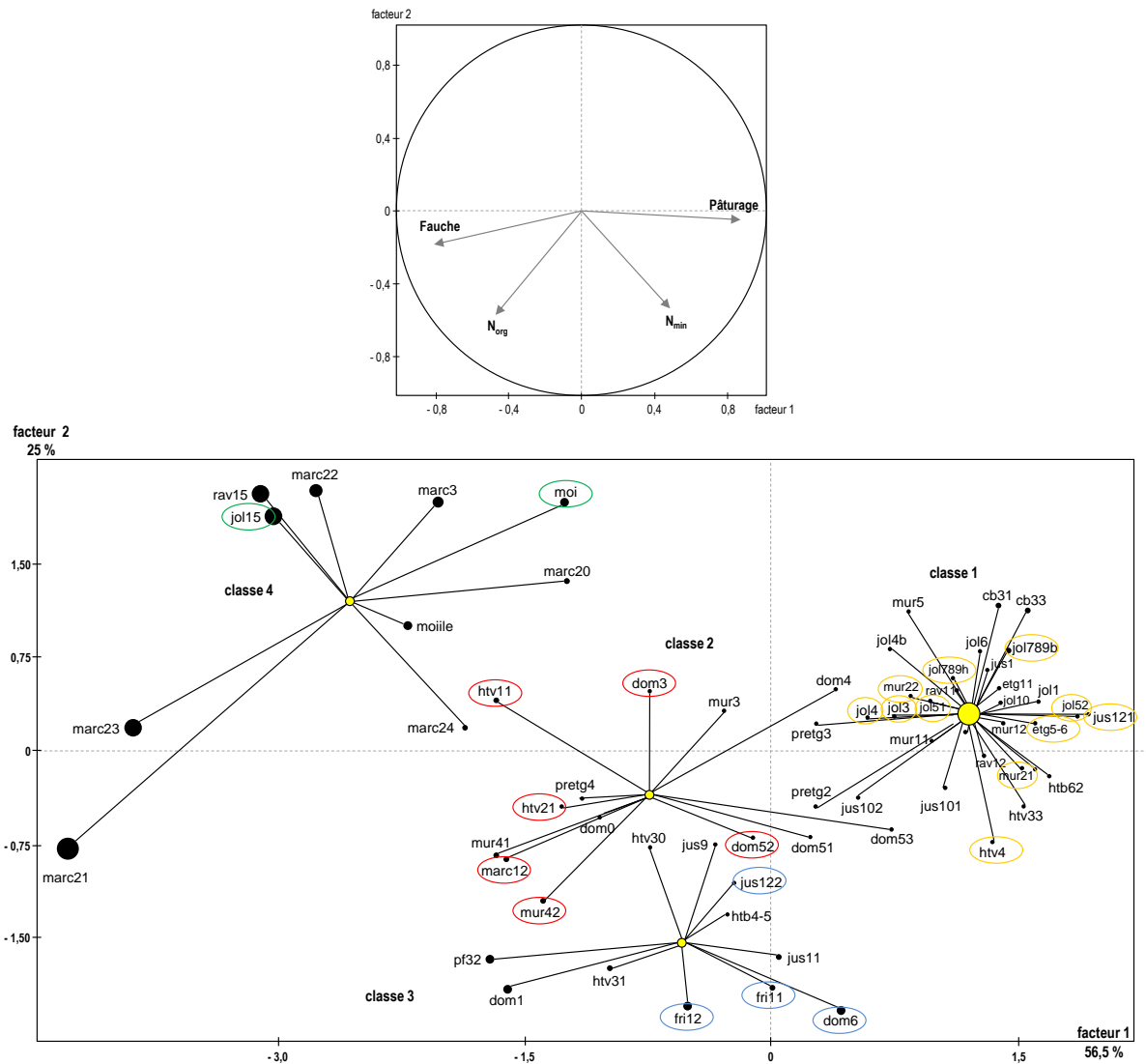


Figure 2. 4- Résultats de la typologie des prairies permanentes effectuée sur les valeurs moyennes, entre 2000 et 2005, du nombre de fauche annuel (Fauch), de l'intensité du pâturage (Pât.), et des apports en azote organique (N<sub>org</sub>) et azote minéral (N<sub>min</sub>): en haut, la position des variables sur le cercle des corrélations ; en bas, la position des parcelles sur le premier plan factoriel de l'analyse en composantes principales (facteur 1: 56,5% et facteur 2: 25%), ainsi que le regroupement des parcelles par la classification ascendante hiérarchique. Les parcelles entourées correspondent aux parcelles retenues dans l'échantillon.

Par ailleurs, la gestion du pâturage ainsi que l'impact sur la végétation sont différents selon le type d'animaux, vaches laitières ou génisses. J'ai également tenu compte du type d'animaux pâturant les parcelles dans le choix des parcelles à étudier. Enfin, j'ai considéré la topographie des parcelles qui influence les conditions hydriques et donc la disponibilité en eau pour les plantes. Je n'ai pas retenu les parcelles les plus pentues, synonymes de gradients importants dans les ressources en eau et en éléments minéraux, de manière à échantillonner des parcelles contenant une végétation relativement homogène.

**Tableau 2. 1- Moyennes des variables prises en compte dans l'Analyse en Composantes Principales pour les 4 classes issues de la typologie. Les valeurs en gras correspondent aux variables les plus discriminantes par classe.**

|                 | $N_{org}$ (kg/ha/an) | $N_{min}$ (kg/ha/an) | Fauche (nbr/an)  | Pâturage (UGB/ha/an) |
|-----------------|----------------------|----------------------|------------------|----------------------|
| <b>Classe 1</b> | 3,2 ± 6,9            | 95.5 ± 21,8          | 0.1 ± 0,3        | <b>355.8 ± 86,9</b>  |
| <b>Classe 2</b> | <b>57,0 ± 19,5</b>   | 67.2 ± 16,4          | 0.8 ± 0,3        | 236.8 ± 108,7        |
| <b>Classe 3</b> | 51.1 ± 17,4          | <b>136.8 ± 13,7</b>  | 1.2 ± 0,3        | 209.2 ± 109,2        |
| <b>Classe 4</b> | 24.3 ± 45,5          | <b>21.1 ± 32,0</b>   | <b>1.9 ± 0,6</b> | <b>22.8 ± 39,9</b>   |

## 2.2. Champs cultivés

J'ai étudié un total de 20 champs cultivés différents (l'un contenant 2 zones de relevés floristiques) : 19 parcelles en 2007 et 18 parcelles en 2008 (Figure 2. 3). J'ai réalisé mon échantillonnage en prenant en compte le type de rotation culturale mis en place, la culture implantée et la topographie. J'ai échantillonné environ la moitié des parcelles de chaque type de rotation (Tableau 2. 2). Dans le choix des parcelles, j'ai également considéré la position de la parcelle dans la rotation. Je n'ai pas retenu les parcelles qui étaient dans les trois premières années de rotation puisqu'il m'aurait été impossible de distinguer, pour certaines espèces, celles qui ont été semées dans le mélange prairial - rotation de 6 ans (*L. perenne* par exemple) - ou en association avec la luzerne - rotation de 8 ans (*D. glomerata*) - de celles qui constituent des adventices des champs cultivés. Enfin, comme pour les prairies permanentes, je n'ai pas non plus retenu les parcelles cultivées les plus pentues pour éviter l'hétérogénéité de la végétation liée aux différents gradients de ressources induits par la pente.

**Tableau 2. 2- Effectifs de parcelles échantillonnées dans les 4 systèmes de culture et leurs effectifs totaux**

| Rotation | Effectif total | Effectif échantillonné |
|----------|----------------|------------------------|
| 6H       | 9              | 4                      |
| 6P       | 7              | 4                      |
| 8H       | 5              | 3                      |
| 8P       | 19             | 9                      |

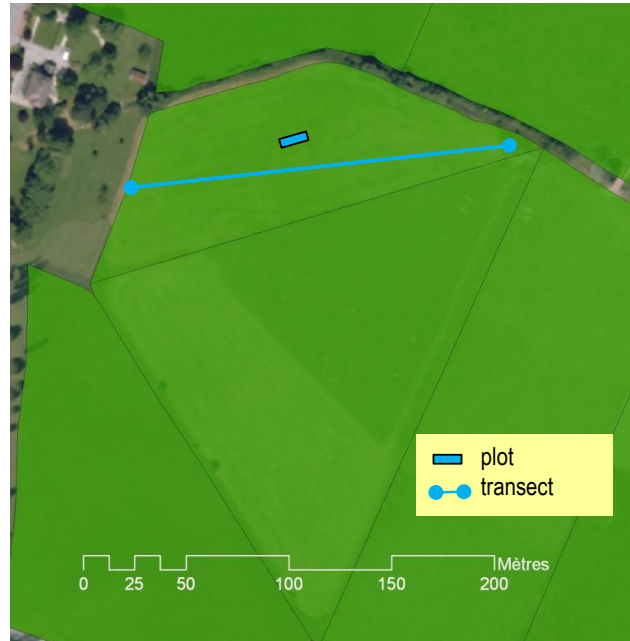
### 3. Échantillonnage de la végétation en place au centre des parcelles

La végétation en place désigne la végétation dont les organes végétatifs - feuilles et tiges notamment - sont observables. Cela exclut la végétation à l'état séminal, telle que celle qui forme le stock semencier du sol. L'échantillonnage doit me permettre de connaître les espèces en place au centre des parcelles ainsi que leur abondance.

J'ai réalisé les relevés de végétation par la méthode des quadrats en prairie permanente et parcelle cultivée. La végétation peut être relevée par trois méthodes : estimation visuelle (sur des trajets), méthode des poignées, méthode des quadrats. L'estimation visuelle sur trajet est rapide et facile à mettre en œuvre (Barralis and Chadoeuf, 1980). Par contre, elle ne permet pas d'enregistrer les espèces minoritaires dans le couvert végétal puisqu'elles peuvent y être dissimulées, notamment en prairies permanentes où le couvert végétal est très dense. La méthode des poignées est utile pour avoir un aperçu global de la végétation d'une parcelle. Cependant, elle est difficile à mettre en place en parcelle cultivée du fait d'un couvert végétal moins dense qu'en prairie permanente. De plus, cette méthode ne permet un échantillonnage que sur de très petites surfaces (surface de végétation appréhendable avec une main). La méthode des quadrats quant à elle peut être plus longue à mettre en œuvre puisqu'il faut disposer des quadrats afin d'y faire les relevés. Cependant, elle permet d'identifier exhaustivement les espèces végétales présentes dans le quadrat. Il est ensuite possible d'en déterminer une abondance, soit en termes de recouvrement, soit en nombre d'individus, selon la végétation étudiée, respectivement en prairie ou en champ cultivé.

J'ai disposé les quadrats à l'intérieur d'une zone matérialisée au centre de chaque parcelle retenue. Cette zone est un *plot*. Ce plot est disposé dans chaque parcelle étudiée afin d'être suffisamment éloigné de la bordure de parcelle pour éviter "l'effet bordure" (Odum, 1971). La méthode des quadrats peut également s'appliquer le long d'un transect, c'est-à-dire une ligne droite traversant la parcelle. Les quadrats sont ensuite disposés tout au long de cette ligne à des intervalles réguliers ou aléatoires. J'ai comparé les deux dispositifs, transect et plot, sur l'une des parcelles de prairie permanente - July 52 (Figure 2. 5). J'ai réalisé 50 relevés dans le plot et 46 sur le transect (1 quadrat tous les 4 m). J'ai identifié 27 espèces le long du transect et 20 dans le plot. Les 6 espèces supplémentaires dans le transect ne représentent chacune, au maximum, qu'1 % des abondances totales et elles ont été identifiées aux extrémités du

transect (dans les 16 premiers mètres). Outre l'illustration d'un effet bordure sur la composition en espèce, cette comparaison milite pour le choix du dispositif de plots mis en place au centre des parcelles. Un tel dispositif m'a permis également de faire abstraction des hétérogénéités de sol au sein d'une même parcelle en disposant les plots sur un seul type de sol.



*Figure 2. 5. Localisation au sein de la parcelle Joly 52 du plot et du transect afin de comparer les résultats des 2 méthodes d'échantillonnage.*

J'ai enregistré dans chaque quadrat l'abondance de l'ensemble des espèces herbacées rencontrées. Je n'ai enregistré ni les mousses ni les lichens ni les espèces ligneuses. Pour la nomenclature des noms d'espèces végétales identifiées, j'ai suivi la dénomination binomiale de *Flora Europaea* (Tutin et al., 1964-1980).

### **3.1. Échantillonnage de la végétation en prairies permanentes**

Le plot en prairies permanentes est un rectangle mesurant 10 x 2,5 m. J'ai fait le choix d'utiliser des plots rectangulaires. Cette forme est préférable au cercle ou au carré, à surface constante, pour maximiser le nombre d'espèces identifiées (Brummer et al., 1994). En effet, la forme rectangulaire augmente la probabilité d'échantillonner et donc de prendre en compte la variabilité du milieu. Ce plot était découpé en 100 quadrats de 1 x 0,25 m (Figure 2. 6) parmi lesquels j'en ai choisi aléatoirement dix pour y réaliser les relevés floristiques.



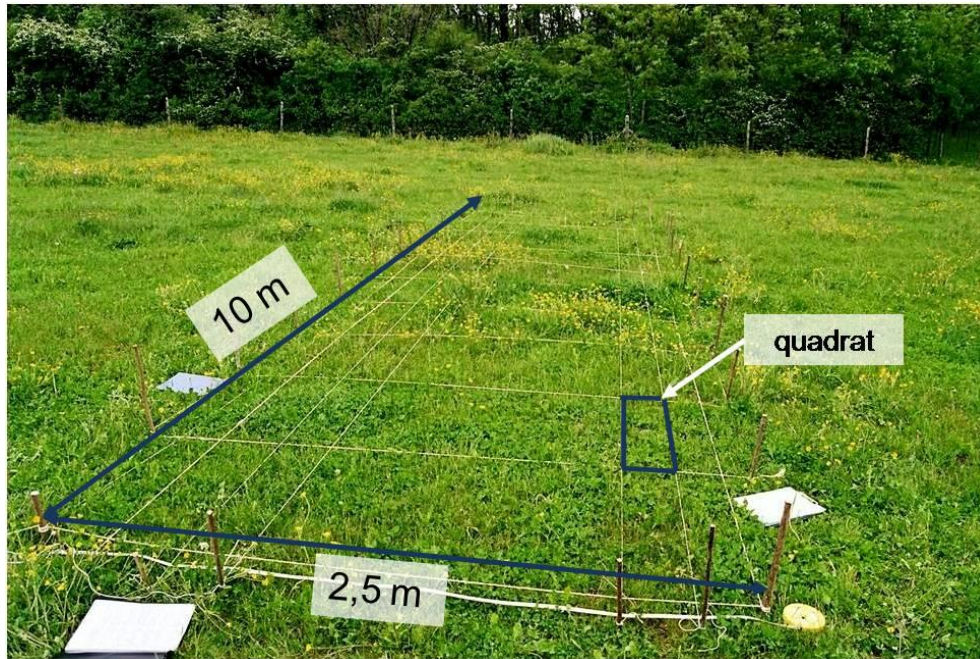


Figure 2. 6. Photographie du plot d'échantillonnage de la végétation au centre des prairies permanentes.

J'ai évalué mon effort d'échantillonnage par deux méthodes : courbe aire-espèce (Arrhénius, 1921; Chauvel et al., 1998; Gleason, 1922; Scheiner, 2003; Ugland et al., 2003) et méthode de Jackknife (Heltshe and Forrester, 1983 *in* Krebs, 1999 - voir encadré 1 pour la méthode de calcul). J'ai effectué, dans l'un des plots (July 51), des relevés floristiques dans 50 quadrats sur les 100 (plan d'échantillonnage régulier dans le plot : un quadrat sur 2 était utilisé pour y faire un relevé de végétation). Les 50 quadrats m'ont permis d'identifier 20 espèces végétales. J'ai ensuite tracé la courbe exprimant le nombre d'espèces identifiées en fonction du nombre de quadrats utilisés ( $n$ ) (Figure 2. 7). J'ai fait cette courbe à partir de ré-échantillonnage : j'ai tiré aléatoirement 50 échantillons de  $n$  quadrat(s),  $n$  variant de 1 à 49. J'ai comptabilisé le nombre d'espèces contenues dans chaque échantillon, et tracé la moyenne et les écart-types pour chaque  $n$ .

Un nombre de 10 quadrats permet, d'après la Figure 2. 7, d'identifier en moyenne 15,8 espèces, soit près de 80 % des espèces contenues dans le plot. Il faut en moyenne 15 quadrats supplémentaires pour atteindre 90 %, et 25 supplémentaires pour atteindre 95 %. Avec la méthode de Jackknife, qui ne nécessite pas de ré-échantillonnage, j'obtiens, avec un intervalle de confiance de 95 %, un nombre total d'espèces potentiel de  $23,9 \pm 3,7$  espèces. Si je considère la valeur moyenne donnée par l'estimateur de Jackknife, des relevés floristiques dans 10 quadrats me permettent d'identifier 66 % des espèces potentiellement contenues dans le plot (15,8 identifiées en moyenne avec 10 quadrats et 23,9 espèces potentielles). Cet estimateur sur-évaluant le nombre total d'espèces potentiel (Heltshe and Forrester, 1983 *in*

Krebs, 1999) et compte-tenu du nombre de parcelles échantillonnées, j'ai donc accepté un effort d'échantillonnage théorique de 66 à 80 % obtenu à partir de 10 quadrats. J'ai estimé avoir dans cette valeur de  $n=10$  quadrats, un compromis entre le nombre d'espèces identifiées et la durée de relevés floristiques par parcelle.

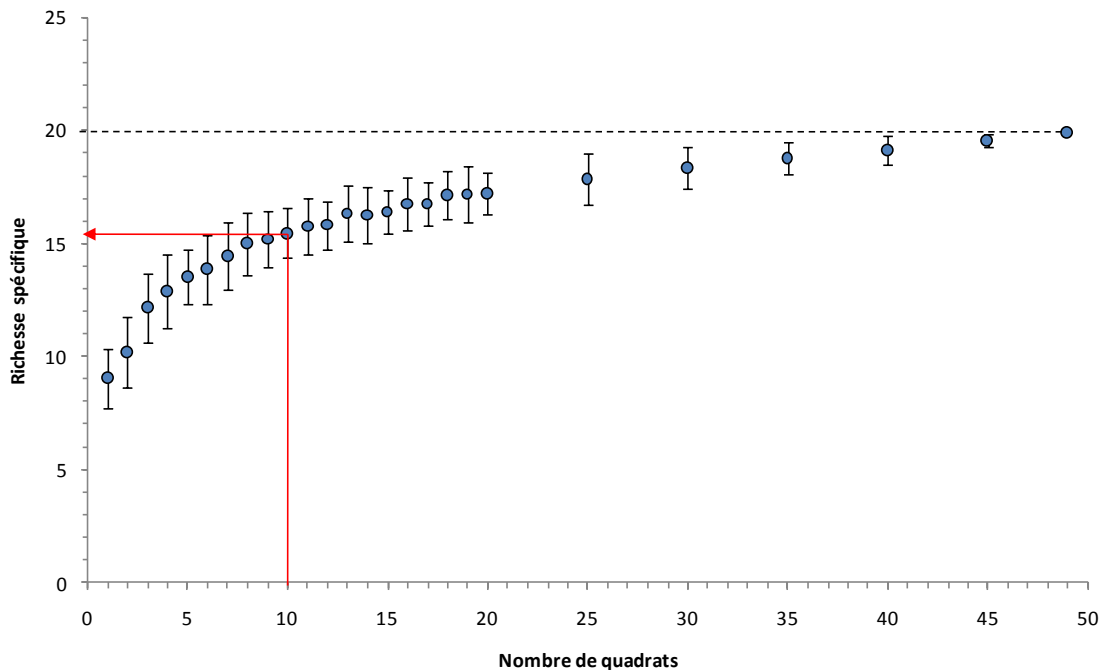


Figure 2. 7- Graphique représentant la richesse spécifique en fonction du nombre de quadrats. Il permet d'estimer l'effort d'échantillonnage de la végétation en place au centre des prairies permanentes.

De plus, après vérification visuelle - sans détermination d'abondances - des 50 autres quadrats du plot, je n'ai identifié aucune espèce supplémentaire à l'intérieur du plot. Le plot étudié ne contenait donc que 20 espèces végétales (la valeur de Jackknife n'étant qu'un estimateur théorique). Il est donc possible, à l'image de cette parcelle test, que mon effort d'échantillonnage soit sous-estimé par ces 2 méthodes et qu'il soit par conséquent supérieur à 80 %.

Les relevés floristiques ont consisté à noter l'abondance de chacune des espèces végétales. J'ai évalué cette abondance visuellement pour chaque quadrat en terme de recouvrement relatif. La somme des recouvrements de toutes les espèces ainsi que la surface relative de sol nu devait être proche de 100 %. Lorsqu'une espèce est identifiée et qu'elle a un très faible recouvrement relatif, j'ai choisi arbitrairement une valeur de 1 %. Ceci conduit à une somme des abondances relatives pour certains quadrats dépassant parfois 100 % lorsque le nombre d'espèces peu représentées est grand.

La végétation en place au centre des 23 parcelles a été relevée aux printemps 2006 et 2008. En 2007, seules 15 parcelles ont été échantillonnées.

**ENCADRÉ 1**

L'estimateur de Jackknife pour le nombre total potentiel d'espèces est calculé selon l'équation suivante :

où  $\hat{f}_j$  est l'estimateur de Jackknife pour le nombre total d'espèces potentielles dans le plot,  $s$  est le nombre total d'espèces identifiées dans  $n$  quadrats,  $n$  est le nombre total de quadrats échantillonnés et  $k$  est le nombre d'espèces uniques. Les espèces uniques sont les espèces qui n'ont été identifiées que dans un seul quadrat du plot. La variance de Jackknife est calculée selon l'équation suivante :

où  $f_j$  est le nombre de quadrats contenant  $j$  espèces uniques ( $j=1, 2, 3, 4, \dots, s$ ). Enfin, on obtient le nombre potentiel d'espèces dans le plot et l'écart-type associé par la formule suivante :

où  $t_\alpha$  est la valeur de Student pour  $n-1$  degrés de liberté et  $\alpha$  l'erreur de première espèce (ici, 5%).

Exemple d'application :

Tableau : Abondances (recouvrement relatif) des différentes espèces identifiées dans le July 3 en 2008.

| Espèces                                      | Quadrat |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|--|---------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
|  | 1       | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.               | 1       | 20 | 15 | 30 | 30 | 10 | 5  | 1  | 5  | 10 |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.               | 1       | -  | 1  | -  | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg. *           | -       | -  | -  | -  | -  | -  | -  | 1  | -  | -  |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.            | 1       | 1  | 1  | 5  | 1  | -  | 1  | -  | -  | -  |
| <i>Daucus carota</i> L.                      | -       | -  | -  | -  | 1  | -  | 1  | -  | 20 | 10 |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski | 10      | 20 | 15 | 10 | 20 | 15 | 5  | 30 | 25 | 20 |
| <i>Geranium dissectum</i> L.                 | -       | 1  | 1  | -  | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| <i>Lolium perenne</i> L.                     | 20      | 1  | 30 | 30 | 30 | 10 | 40 | 20 | 20 | 10 |
| <i>Poa pratensis</i> L. *                    | -       | 1  | -  | -  | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| <i>Poa trivialis</i> L.                      | -       | 1  | 1  | 1  | 1  | -  | 1  | 1  | -  | -  |
| <i>Ranunculus repens</i> L.                  | -       | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 20 |
| <i>Rumex crispus</i> L. *                    | -       | -  | -  | -  | -  | 1  | -  | -  | -  | -  |
| <i>Taraxacum officinale</i> G.E.Haglund      | 10      | 20 | 10 | 5  | 20 | 20 | 20 | 1  | 20 | 30 |
| <i>Trifolium pratense</i> L.                 | -       | 1  | 15 | -  | -  | 5  | 1  | -  | -  | -  |
| <i>Trifolium repens</i> L.                   | 60      | 40 | 15 | 10 | 1  | 40 | 30 | 50 | 10 | -  |

J'ai identifié 15 espèces dont 3 dites "uniques" au sens de Jackknife (espèces indiquées avec \*).

La variance :

Ainsi, pour  $\alpha = 0,05$ ,  $n = 10$ ,  $t_\alpha = 2,28$ , j'obtiens un nombre total d'espèces potentiel de (pour un intervalle de confiance de 95 %) :

**19,5 ± 3,5 espèces**

### 3.2. Échantillonnage de la végétation en champs cultivés

Le plot en champs cultivés est un rectangle de 60 x 30 m. J'ai choisi des dimensions bien supérieures à celles du plot des prairies permanentes afin de prendre en compte la plus grande hétérogénéité de la distribution des adventices (Chauvel et al., 1998). Pour la même raison, j'ai effectué des relevés floristiques dans 20 quadrats d'1 m<sup>2</sup> (Figure 2. 8). Ces quadrats ont été disposés aléatoirement dans le plot *via* leur référencement au préalable sur un logiciel de Système d'Informations Géographiques (SIG).

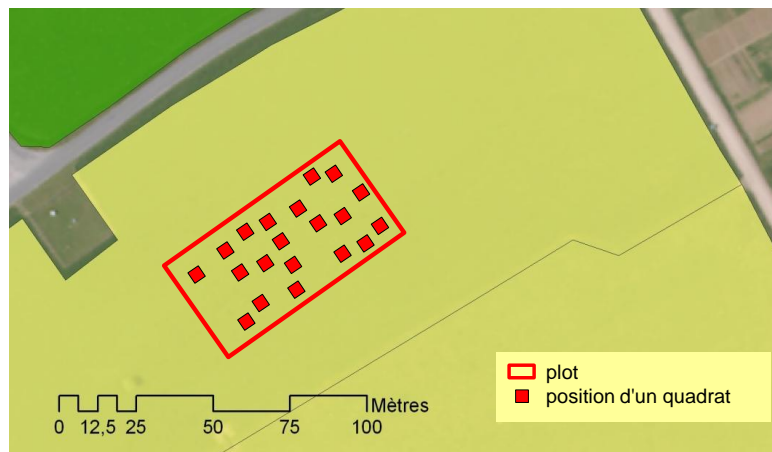


Figure 2. 8- Position des centres des quadrats dans le plot d'échantillonnage de la végétation en place au centre des champs cultivés (ici, Ravenel II).

J'ai également estimé l'effort d'échantillonnage dans le cas des champs cultivés à partir des 2 méthodes exposées précédemment. J'ai réalisé 50 relevés floristiques dans le plot rectangulaire d'une des parcelles (Domvallier 1), la position de ces 50 quadrats étant aussi choisie aléatoirement. J'ai identifié 23 espèces à partir des 50 quadrats (Figure 2. 9). Le ré-échantillonnage m'a permis de définir qu'avec 20 relevés, 17,6 espèces sont en moyenne identifiées soit 76 % des espèces contenues dans le plot. Pour obtenir 90 %, il me faudrait en moyenne considérer 10 relevés supplémentaires, et encore 10 supplémentaires pour atteindre 95 % des espèces identifiables dans le plot. À partir de la méthode de Jackknife (encadré 1), j'obtiens un nombre d'espèces potentiel de  $27,9 \pm 4,1$  espèces. Des relevés dans 20 quadrats me permettraient donc d'identifier en moyenne 63 % des espèces totales potentiellement présentes dans le plot. J'ai retenu un effort d'échantillonnage de 63 à 76 % (selon la méthode d'estimation) et donc 20 quadrats en champs cultivés afin de couvrir la moitié des champs cultivés de l'exploitation tout en identifiant le maximum d'espèces adventices présentes. De plus, je n'ai pas identifié d'espèce supplémentaire en parcourant le plot en zig-zag ce qui indique qu'ici encore les valeurs d'effort d'échantillonnage sont peut-être sous-estimées.

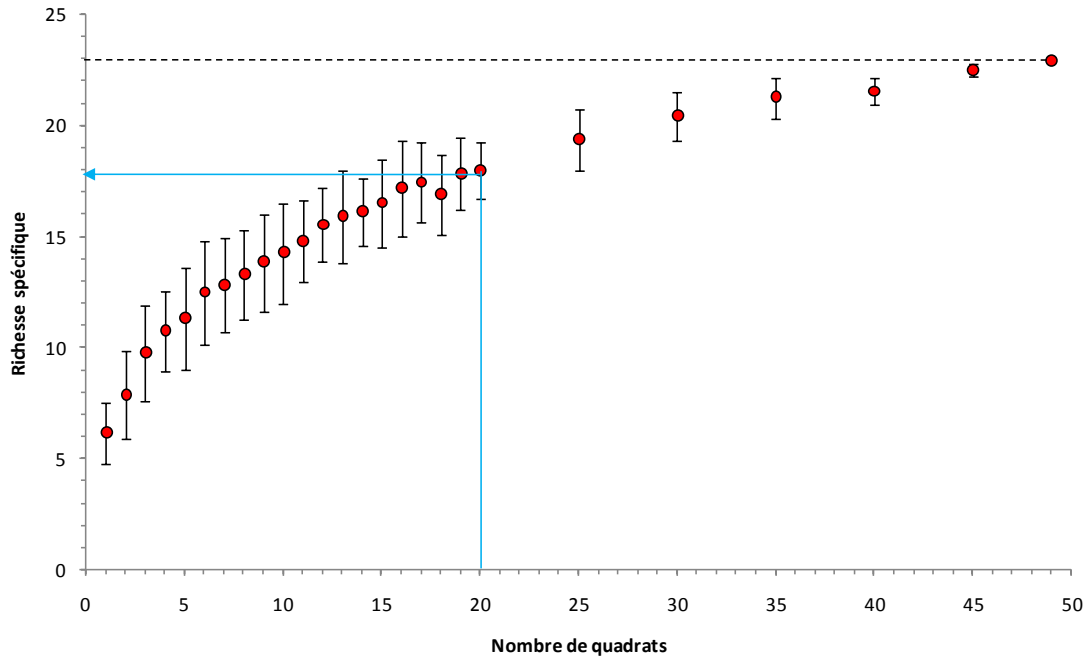


Figure 2. 9- Graphique représentant la richesse spécifique en fonction du nombre de quadrats. Il permet d'estimer l'effort d'échantillonnage de la végétation en place au centre des champs cultivés.

Les relevés de végétation contiennent l'ensemble des espèces herbacées non cultivées l'année du relevé identifiées dans les quadrats. Leurs abondances correspondent au nombre d'individus comptés à l'intérieur de chaque quadrat. Lorsque le nombre d'individus était très important ( $> 500$ ), je faisais le dénombrement sur la moitié du quadrat et extrapolais ensuite au quadrat entier par simple multiplication.

## 4. Caractérisation de la végétation

Comme je l'ai mentionné en introduction, j'ai caractérisé la végétation par deux approches complémentaires : une approche taxonomique et une approche fonctionnelle.

### 4.1. Caractérisation taxonomique

La caractérisation taxonomique de la végétation est basée sur le niveau de l'espèce. J'ai calculé 3 indices spécifiques : la richesse spécifique, la diversité spécifique de Shannon et l'équitabilité de Shannon. La richesse spécifique - notée  $S$  - correspond au nombre d'espèces identifiées. La diversité spécifique de Shannon (Shannon and Weaver, 1949) - notée  $H'$  - est

un indice dont le calcul prend en compte à la fois la richesse spécifique et l'abondance relative de chacune des espèces contenues dans le relevé :

$$H' = - \sum_i p_i \log(p_i)$$

où  $p_i$  correspond à la proportion de l'espèce  $i$  dans le relevé, c'est-à-dire son abondance divisée par la somme des abondances de toutes les espèces identifiées dans le relevé. Il augmente lorsque la richesse spécifique augmente et (ou) lorsque les abondances relatives s'égalisent. Cet indice est maximal lorsque toutes les espèces ont des abondances égales.

## 4.2. Caractérisation fonctionnelle

### 4.2.1. Propriétés fonctionnelles retenues

Pour être observable dans une parcelle, une espèce végétale doit relever trois challenges. Elle doit être **disséminée**, puis **s'établir** et enfin **survivre** dans cette parcelle (Weiher et al., 1999). Afin de prendre en compte ces trois challenges écologiques, j'ai retenu sept propriétés fonctionnelles (Violle et al., 2007). Le mode de dispersion et la masse des semences rendent compte des capacités de l'espèce à se disséminer. La stratégie d'établissement et la stratégie de régénération rendent compte des capacités de l'espèce à s'établir sur un site. La forme de vie, l'histoire de vie et le type de stock semencier du sol rendent compte des capacités de l'espèce à survivre durablement sur un site. Chacune de ces propriétés est divisée en attributs (Tableau 2. 3 et Annexe 1).

Ces propriétés fonctionnelles composées d'attributs m'ont permis de calculer des indices caractérisant la diversité fonctionnelle de la végétation relevée. Cette diversité fonctionnelle, évaluable pour chacune des propriétés fonctionnelles retenues, est composée de la richesse en attributs et de la composition en attributs (Mayfield et al., 2006). La richesse en attributs est le nombre d'attributs présents dans la végétation pour une propriété fonctionnelle donnée. La composition en attributs est l'identité et l'abondance des attributs présents dans la végétation.

Une même espèce peut posséder plusieurs attributs pour une même propriété. Par exemple, une espèce végétale peut être à la fois adaptée à la dissémination par le vent (espèce anémochore) et par les activités humaines (espèce anthropochore). Les caractérisations fonctionnelles de la végétation considèrent ces deux attributs sans attribuer un poids supérieur à l'un ou l'autre.

L'annexe 1 présente les attributs fonctionnels de l'ensemble des espèces végétales identifiées au cours de ma thèse sur le site étudié.

#### **4.2.2. Sources des données relatives aux propriétés fonctionnelles**

Afin de renseigner les attributs de chacune des espèces identifiées, j'ai utilisé trois bases de données. J'ai d'abord utilisé la base disponible dans l'ouvrage de Grime et al. (2007). J'ai ensuite complété ces données par deux bases disponibles sur internet : la base *EcoFlora* (Fitter and Peat, 1994) et la base *LEDA* (Kleyer et al., 2008).

Tableau 2. 3- Les sept propriétés fonctionnelles retenues et leurs attributs respectifs (D'après Grime et al., 2007).

| Dispersion des semences <sup>1</sup> | Stratégie d'établissement <sup>1</sup> | Masse des semences <sup>1</sup> | Stratégie de régénération <sup>1</sup> | Forme de vie <sup>2</sup> | Histoire de vie <sup>1</sup> | Stock semencier <sup>1</sup> |
|--------------------------------------|--|---------------------------------|--|---------------------------|------------------------------|------------------------------|
| Zoochore                             | Strat_CSR                              | Mass_low                        | RegStrat_V                             | Hémicryptophyte           | LifHist_P                    | SeedBk_1                     |
| Anémochore                           | Strat_C                                | Mass_med1                       | RegStrat_S                             | Thérophyte                | LifHist_M                    | SeedBk_2                     |
| Autochore                            | Strat_S                                | Mass_med2                       | RegStrat_Bs                            | Chamæphyte                | LifHist_Aw                   | SeedBk_3                     |
| Barochore                            | Strat_R                                | Mass_med3                       | RegStrat_Sv                            | Géophyte                  | LifHist_As                   | SeedBk_4                     |
| Anthropochore                        | Strat_SC                               | Mass_med4                       | RegStrat_(V)                           | Phanérophyte              | LifHist_B                    |                              |
| Hydrochore                           | Strat_SR                               | Mass_high                       | RegStrat_W                             | Hélophyte                 |                              |                              |
| Myrméchore                           | Strat_CR                               |                                 |  |                           |                              |                              |
| Non spécialisé                       |  |                                 |  |                           |                              |                              |

<sup>1</sup> *sensu* Grime et al. (2007)

<sup>2</sup> *sensu* Raunkiaer (1934)

### Stratégie d'établissement (sensu Grime et al., 2007)

Strat\_C = Compétitive

Strat\_S = Tolérante au stress

Strat\_R = Rudérale

Strat\_SC = Compétitive et tolérante au stress

Strat\_SR = Rudérale et tolérante au stress

Strat\_CR = Compétitive-rudérale

Strat\_CSR = Stratégie mixte

### Masse des semences

Mass\_low = 0.2 mg

Mass\_med1 = 0.21-0.5 mg

Mass\_med2 = 0.51-1.00 mg

Mass\_med3 = 1.01-2.00 mg

Mass\_med4 = 2.01-10.0 mg

Mass\_high = 10.00 mg

### Stratégie de régénération

RegStrat\_V = Dispersion latérale végétative

RegStrat\_S = Régénération saisonnière par semences

RegStrat\_Bs = Un stock de semences enfouies persistantes

RegStrat\_Sv = Régénération saisonnière par voie végétative

RegStrat\_(V) = Intermédiaire entre Sv et V

RegStrat\_W = Régénération impliquant la dissémination d'un grand nombre de semences

### Histoire de vie

LifHist\_As = Annuelle d'été

LifHist\_Aw = Annuelle d'hiver

LifHist\_B = Généralement bi-annuelle

LifHist\_M = Pérenne monocarpique (au moins 2 ans)

LifHist\_P = Pérenne polycarpique

### Type de stock semencier

SeedBk\_1 = La plupart des semences germent tôt après leur dissémination

SeedBk\_2 = La plupart des semences persistent seulement jusqu'au début de la saison suivante

SeedBk\_3 = Une faible quantité de semences persistent dans le sol mais la densité de semences dans le sol est seulement élevée juste après leur dissémination

SeedBk\_4 = Il y a un important stock semencier très persistant



### *Synthèse*

- Site étudié : exploitation à bas niveau d'intrants dans la plaine du département des Vosges. Mise en place de systèmes de polyculture-élevage bovins laitiers sur 237 ha divisés en 120 parcelles.
- Échantillonnage de 23 prairies permanentes en fonction des pratiques agricoles appliquées entre 2000 et 2004 et de la topographie.
- Échantillonnage de 20 parcelles cultivées en fonction de leur place dans la rotation culturale, du type de rotation et de leur passé cultural.
- Végétation en place au centre des parcelles échantillonnée par la méthode des quadrats : 10 quadrats de 0,25m<sup>2</sup> en prairie permanente et 20 quadrats d'1m<sup>2</sup> en parcelle cultivée dans des plots de dimensions 10 x 2,5m et 60 x 30 m respectivement
- Des efforts d'échantillonnage similaires pour les deux types de parcelles entre 63 et 80 % selon le type de parcelle et la méthode d'estimation utilisée.
- Caractérisation taxonomique de la végétation à partir de 2 indices : Richesse spécifique (S), diversité spécifique de Shannon (H')
- Caractérisation fonctionnelle de la végétation à partir de 7 propriétés fonctionnelles rendant compte des 3 challenges écologiques (dissémination, établissement et survie) : mode de dispersion et masse des semences, stratégies d'établissement et de régénération, forme de vie et histoire de vie et type de stock semencier.
- Acquisition des informations sur les propriétés fonctionnelles des espèces végétales dans les bases de données de Grime et al. (2007), et des bases en accès web EcoFlora et LEDA.

Tableau récapitulatif des différents plans d'échantillonnage de la végétation en place et du stock semencier

| Type parcelle | Type végétation     | Localisation | Dimensions plot | Dimensions subplot          | Nbr quadrats/plot | Abondance    | Remarques                                      |
|---------------|---------------------|--------------|-----------------|-----------------------------|-------------------|--------------|--|
| CC            | végétation en place | centre       | 60 x 30 m       | 1 x 1 m                     | 20                | individus    |  |
| CC            | végétation en place | interchamp   | 25 x 1 m        | 1 x 0,25 m                  | 10                | recouvrement |  |
| PP            | végétation en place | interchamp   | 25 x 1 m        | 1 x 0,25 m                  | 10                | recouvrement |  |
| PP            | végétation en place | centre       | 10 x 2,5 m      | 1 x 0,25 m                  | 10                | recouvrement |  |
| PP            | végétation en place | gradient     | 25 x 0,5 m      | 1 x 0,25 m                  | 10                | recouvrement | 0 m, 2 m, 6 m, 20 m, 40 m                      |
| PP            | stock semencier     | centre       | 10 x 2,5 m      | Ø 100 mm / 0-5 cm + 5-10 cm | 5                 | individus    | mêmes plots que végétation en place            |
| PP            | stock semencier     | interchamp   | 25 x 1 m        | Ø 100 mm / 0-5 cm + 5-10 cm | 5                 | individus    | mêmes plots que végétation en place            |
| CC            | stock semencier     | centre       | 60 x 30 m       | Ø 80 mm / 0-8 cm + 8-25 cm  | 20                | individus    | mêmes subplots que végétation en place         |
| CC            | stock semencier     | gradient     | 25 m            | Ø 80 mm / 0-8 cm + 8-25 cm  | 10                | individus    | interchamp, premier rang, 2 m, 6 m, 20 m, 40 m |

PP : prairie permanente ; CC : champs cultivés ; subplot : quadrat ou carotte de sol (avec les horizons)



# Chapitre 3





# Chapitre 3

## Rôle des interchamps et du stock semencier comme sources d'espèces

- Matériel et méthodes
- Rôle du stock semencier
- Rôle des interchamps
- Discussion



La gestion de la diversité végétale dans les parcelles agricoles, au sein d'un territoire, peut se faire à différents niveaux. Il peut s'agir de contrôler directement la végétation en place en détruisant les espèces indésirables comme ce qui est réalisé dans les champs cultivés (désherbage mécanique ou chimique). Cette gestion peut aussi se faire directement sur les sources d'espèces ou bien sur le flux de ces espèces, entre la source et la parcelle. Je considère qu'une portion du territoire est une source pour le centre d'une parcelle si elle contient des espèces végétales absentes de la parcelle étudiée<sup>5</sup> et biologiquement capables de s'y établir et d'y survivre. Ce flux peut se faire grâce à tous les organes de dissémination (semences, fruits, rhizomes, stolons). J'ai identifié ces deux sources d'espèces à partir de la littérature (cf Chapitre 1). Je concentre ce chapitre sur la vérification du potentiel du stock semencier et des interchamps comme sources de nouvelles espèces pour le centre des parcelles agricoles.

Le stock semencier présente généralement une faible similitude de composition taxonomique avec la végétation en place (Amiaud and Touzard, 2004; Edwards and Crawley, 1999; Lopez-Mariño et al., 2000; Milberg, 1993; Peco et al., 1998; Smith et al., 2002). Il contient donc des espèces absentes de la végétation en place et est par conséquent une source potentielle. Même si, d'après plusieurs travaux, son rôle semble minime dans le ré-établissement d'espèces, en prairies permanentes (Akinola et al., 1998a) ou dans les champs cultivés (Albrecht and Pilgram, 1997; Dutoit and Gerbaud, 2003; Dutoit et al., 2003b), il est important de vérifier cela dans le cas de l'Installation Expérimentale de Mirecourt. En effet, selon les résultats obtenus (le stock est ou non une source potentielle d'espèces pour le centre des parcelles agricoles), les conseils d'aide à la gestion de la diversité végétale seront différents. Enfin, les fortes densités de semences relevées par ailleurs (entre 200 et 104 000 semences/m<sup>2</sup> en champs cultivés - Albrecht and Forster, 1996) laissent supposer que ce stock peut constituer une source potentielle.

Les interchamps ou les bordures de parcelles sont généralement plus riches en espèces végétales que le centre des parcelles (Aude et al., 2003; Fédoroff et al., 2005; Smart et al., 2002). Cette différence taxonomique entre les communautés végétales du centre des parcelles et leurs bordures laisse supposer que ces éléments paysagers peuvent constituer des sources d'espèces (Smart et al., 2002).

Enfin, compte-tenu de la présence d'espèces communes entre le centre des parcelles et ces sources potentielles (*i.e.* stock semencier et interchamps), qu'il s'agisse de prairies permanentes ou bien de champs cultivés, ces deux compartiments peuvent servir de refuge à toutes ces espèces végétales. Un refuge permet aux espèces de survivre dans un territoire donné alors que des perturbations les

---

<sup>5</sup> Je ne me place pas dans le cadre de la "source" telle que définie dans la théorie source-puits (Pulliam H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation, American Naturalist 132, 652-661.)

empêchent de s'établir sur la (ou les) parcelle(s) étudiée(s). Lorsque ces perturbations cesseront, les espèces continueront de se disséminer jusqu'aux parcelles, et surtout, elles pourront alors s'y établir et sans doute y persister. Dès lors, le stock semencier et/ou les interchamps agiront comme des sources d'espèces végétales pour le centre des parcelles.

Les travaux portant sur ces potentielles sources d'espèces végétales ont utilisé des approches taxonomiques et seulement quelques fois une approche fonctionnelle (Gabriel et al., 2005; Kleijn and Verbeek, 2000; Marshall, 2004; Marshall and Arnold, 1995). Lorsque cette approche fonctionnelle est utilisée, c'est généralement pour caractériser chacune des communautés végétales sans traduire ces caractérisations fonctionnelles en termes de faisabilité d'établissement et de survie des espèces dans le centre des parcelles. De plus, ces travaux ont traité de la comparaison des interchamps (ou du stock semencier) avec la parcelle appariée à ces compartiments. Il serait encore plus enrichissant de travailler non pas à l'échelle de la parcelle mais à une échelle supérieure puisque les espèces végétales sont capables de se disséminer sur des distances parfois importantes (Mouissie et al., 2005; Vittoz and Engler, 2007), notamment dans les territoires ruraux où le matériel agricole constitue un excellent vecteur pour ces espèces.

Mon objectif dans ce chapitre est de vérifier si les deux compartiments, stock semencier et interchamps, constituent véritablement des sources d'espèces végétales ou seulement des refuges pour certaines espèces, plus sensibles aux perturbations appliquées sur les parcelles. J'ai travaillé à l'échelle de l'exploitation agricole pour considérer, dans l'échantillonnage de mes parcelles, la diversité des pratiques agricoles existant sur une exploitation, ainsi que la possibilité d'une dissémination des semences d'espèces par le matériel agricole qui circule de parcelle en parcelle au sein de cette exploitation. Pour répondre à cet objectif, je vais d'une part caractériser chacune des communautés végétales identifiées dans les 3 compartiments - stock semencier, interchamps et centre des parcelles de prairies permanentes et champs cultivés - en utilisant les approches taxonomiques et fonctionnelles. D'autre part, je vais identifier dans quelle mesure les espèces présentes dans les compartiments "sources" peuvent s'établir et persister dans le centre des parcelles. Pour faire cela, je dois identifier :

- si les compartiments stock semencier du sol et interchamps ont une richesse spécifique plus élevée que la végétation en place au centre des parcelles;
- si les compartiments stock semencier du sol et interchamps ont une diversité spécifique plus élevée que la végétation en place au centre des parcelles;
- si les compartiments stock semencier du sol et interchamps ont une diversité fonctionnelle plus élevée que la végétation en place au centre des parcelles;



- les caractéristiques fonctionnelles dominantes des communautés végétales des trois compartiments différents.

Après avoir décrit les méthodes mises en œuvre, je débute ce travail avec le stock semencier du sol et je poursuis par les interchamps (Figure 3. 1). Pour chacun de ces deux compartiments, je distingue les champs cultivés et les prairies permanentes. J'utilise ensuite l'ensemble de mes relevés pour vérifier si la végétation de tous les interchamps étudiés durant ma thèse, à l'échelle de l'exploitation, est plus similaire à la végétation prairiale qu'à la végétation adventice des champs cultivés (Kleijn and Verbeek, 2000). Dans ce cas, le pouvoir de source potentielle d'espèces de ces interchamps serait renforcé pour les prairies permanentes et les décisions prises par l'agriculteur quant aux modes de gestion de ces interchamps seront différentes selon ses préoccupations (production agricole, maintien de la durabilité agro-environnementale de son agrosystème) et ses parcelles (champs cultivés ou prairies permanentes).

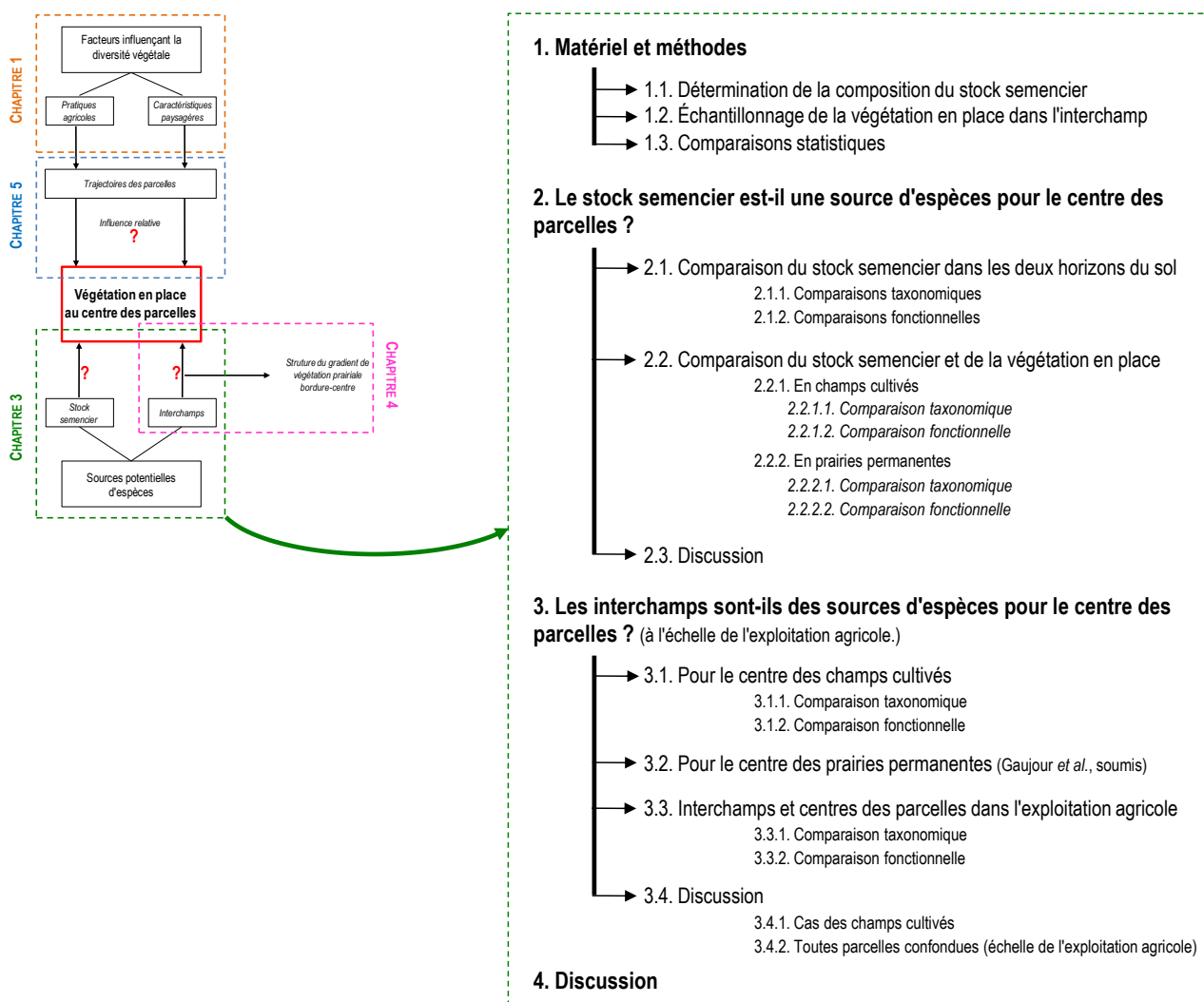


Figure 3. 1. Schéma descriptif du plan du chapitre 3.

# 1. Matériel et méthodes

## 1.1. Détermination de la composition du stock semencier du sol

La détermination du stock semencier du sol se fait en deux étapes. La première est le prélèvement de carottes de sol dans les parcelles. La seconde est la détermination des espèces végétales contenues dans ces prélèvements et de leurs abondances respectives. Cette détermination de la composition du stock semencier m'a permis de la comparer avec celle de la végétation en place puisque j'ai réalisé les prélèvements de sol dans les mêmes plots que ceux utilisés pour identifier la végétation en place (Chapitre 2).

### 1.1.1. Prélèvement de sol

Pour mettre en place les prélèvements de sol, j'ai tenu compte de deux éléments : la date de début de la période de dissémination des semences et l'hétérogénéité de la distribution horizontale et verticale des semences dans le sol. Afin de ne pas prélever des semences fraîchement disséminées, j'ai effectué les prélèvements de sol en fin d'hiver, c'est-à-dire avant que la libération des semences se produise. J'ai ainsi pu connaître les stocks semenciers dits persistants et temporaires (Baskin and Baskin, 2001).

Les distributions horizontales et verticales des semences dans le sol sont nettement distinctes entre les prairies permanentes et les champs cultivés. La distribution horizontale est beaucoup plus hétérogène en champ cultivé qu'en prairie permanente (Dessaint, 1991; Dessaint et al., 1991; Dutoit and Gerbaud, 2003). Quant à la distribution verticale, on trouve des semences en densité importante sur une plus grande profondeur en champs cultivés qu'en prairies permanentes du fait d'un travail du sol plus profond. La majorité des semences en prairies s'observent dans les cinq premiers centimètres de sol (Smith et al., 2002) alors qu'en champ cultivé, les semences sont diluées dans tout l'horizon travaillé (Colbach et al., 2000b; Mohler et al., 2006) soit plusieurs dizaines de centimètres dans la plupart des cas.

#### 1.1.1.1. Prairies permanentes

J'ai effectué 5 prélèvements de sol par plot central en mars et avril 2007 dans les 23 prairies permanentes. J'ai utilisé un cylindre métallique de 100 mm de diamètre pour extraire des

carottes de sol de 10 cm de profondeur. J'ai ensuite distingué deux horizons sur ces carottes (0-5 cm et 5-10 cm). Les informations bibliographiques sur la méthodologie (profondeur, nombre de prélèvements, taille et volume de ces prélèvements, ...) sont très hétérogènes (Tableau 3. 1) mais elles m'ont tout de même aidé à opérer ces choix méthodologiques.

**Tableau 3. 1- Données méthodologiques en prairies permanentes issues de références publiées : surface du plot étudiée (A), nombre de prélèvements (n), surface de sol prélevée par prélèvement (Surface prélevée = a) et indices relatifs à ces grandeurs. Dans mes expérimentations, ces indices valent respectivement 0,2 et 15,7.**

| Références               | Plot (m <sup>2</sup> ) | n   | Surface prélevée (cm <sup>2</sup> ) | n/A   | (n×a)/A |
|--------------------------|------------------------|-----|-------------------------------------|-------|---------|
| Luzuriaga et al., 2005   | 30000                  | 90  | 38                                  | 0.003 | 0.114   |
| Touzard et al., 2002     | 100                    | 5   | 100                                 | 0.05  | 5       |
| Dutoit and Gerbaud, 2003 | 2000                   | 346 | 3                                   | 0.173 | 0.519   |
| Jutila, 1998             |                        | 105 | 18                                  | -     | -       |
| Jutila, 1998             |                        | 63  | 8                                   | -     | -       |
| Smith et al., 2002       | 432                    | 7   | 19                                  | 0.016 | 0.304   |
| Tracy et al., 2004       |                        | 20  | 10                                  | -     | -       |
| Akinola et al., 1998b    | 1.25                   | 5   | 21                                  | 4     | 84      |
| Kirkham and Kent, 1997   | 8                      | 20  | 20                                  | 2.5   | 50      |
| Amiaud and Touzard, 2004 | 100                    | 100 | 10                                  | 1     | 10      |

Pour déterminer mon effort d'échantillonnage, j'ai effectué 10 prélèvements dans 2 plots centraux. J'ai appliqué à nouveau les deux méthodes - graphique et Jackknife, Encadré 1 - pour connaître la richesse spécifique totale potentielle dans chaque plot. La méthode graphique montre qu'avec 10 prélèvements, j'ai identifié 21 espèces dans chaque plot (Figure 3. 2). En considérant les 2 parcelles, avec seulement 5 prélèvements, j'aurais déterminé en moyenne 15,1 espèces, soit 72 % de la richesse spécifique obtenue avec 10 prélèvements. Par la méthode de Jackknife, j'obtiens des efforts d'échantillonnage de 47 % et 53 % pour les 2 parcelles testées.

La succession des points de la Figure 3. 2 ne forme pas un plateau lorsque le nombre de prélèvements augmente. Ceci indique que même avec 10 prélèvements, en théorie, je n'ai pas identifié l'ensemble des espèces contenues dans les 10 premiers centimètres du sol à l'intérieur du plot (ce qui est confirmé par l'estimateur de Jackknife). Cependant, ce plateau est rarement atteint du fait de l'hétérogénéité de la distribution des semences dans le sol à l'échelle du plot (Chauvel et al., 1998). Par exemple, les espèces barochores - dissémination par la seule pesanteur - ont des semences qui sont distribuées en taches autour des plantes-mères et présentent donc des patterns avec des taches - zones où l'espèce est présente - de faible taille et des grandes zones dépourvues de ces espèces (Pollnac et al., 2008; Roschewitz et al., 2005a).

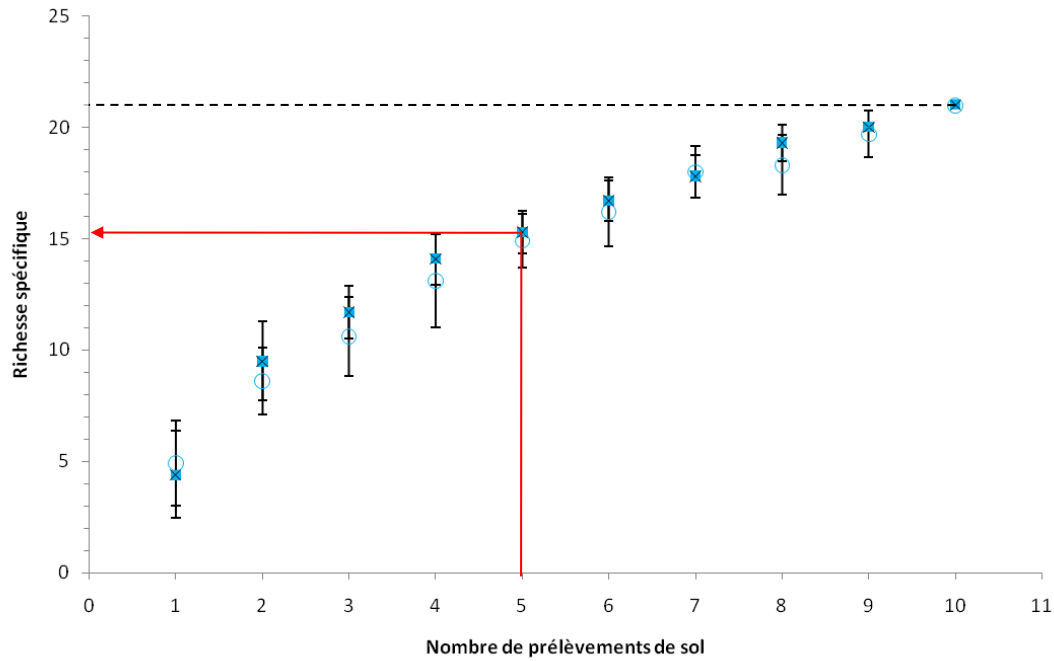


Figure 3. 2. Graphique représentant la richesse spécifique en fonction du nombre de quadrats. Il permet d'estimer l'effort d'échantillonnage du stock semencier du sol au centre de 2 prairies permanentes (○ : Friche 11, ■ : Marchande 11).

### 1.1.1.2. Champs cultivés

À partir des méthodologies publiées (Tableau 3. 2), j'ai choisi d'effectuer 20 prélèvements de sol par plot, au centre de 6 parcelles cultivées.

Tableau 3. 2- Données méthodologiques en champs cultivés issues de références publiées : surface du plot étudiée (A), nombre de prélèvements (n), surface de sol prélevée par prélèvement (Surface prélevée = a) et indices relatifs à ces grandeurs. Dans mes expérimentations, ces indices valent respectivement 0,01 et 0,56.

| Références                   | Plot (m <sup>2</sup> ) | n   | Surface prélevée (cm <sup>2</sup> ) | n/A                | (n×a)/A              |
|------------------------------|------------------------|-----|-------------------------------------|--------------------|----------------------|
| Luzuriaga et al., 2005       | 30000                  | 90  | 113                                 | 0.003              | 0.339                |
| Touzard et al., 2002         | 100                    | 5   | 100                                 | 0.05               | 5                    |
| Bigwood and Inouye, 1988     | 750                    | 16  | 129                                 | 0.021              | 2.709                |
| Bigwood and Inouye, 1988     | 750                    | 40  | 46                                  | 0.053              | 2.438                |
| Bigwood and Inouye, 1988     | 750                    | 37  | 3                                   | 0.049              | 0.147                |
| Albrecht and Auerswald, 2003 | 1100000                | 25  | 2                                   | 2.10 <sup>-5</sup> | 4.10 <sup>-5</sup>   |
| Albrecht and Pilgram, 1997   | 1100000                | 25  | 2                                   | 2.10 <sup>-5</sup> | 4.10 <sup>-5</sup>   |
| Malo, 2000                   | -                      | 48  | 100                                 | -                  | -                    |
| Albrecht, 2005               | 312000                 | 2   | 25                                  | 10 <sup>-5</sup>   | 2,5.10 <sup>-4</sup> |
| Lopez-Mariño et al., 2000    | -                      | 50  | -                                   | -                  | -                    |
| Waldhardt et al., 2001       | -                      | 25  | 3                                   | -                  | -                    |
| Dessaint, 1991               | 75                     | 300 | 17                                  | 4                  | 68                   |
| Albrecht and Forster, 1996   | 1100000                | 25  | 2                                   | 2.10 <sup>-5</sup> | 4.10 <sup>-5</sup>   |

J'ai effectué ces prélèvements aux mêmes emplacements que les quadrats me permettant de relever la végétation en place (positions géoréférencées). J'ai prélevé ces échantillons de sol en avril et mai

2008 au moyen d'un cylindre métallique de 80 mm de diamètre. En comparaison du travail mené en prairies permanentes, j'ai choisi de réaliser plus de prélèvements mais des prélèvements plus petits (en diamètre) afin d'identifier un maximum d'espèces (Dessaint et al., 1996). J'ai distingué 2 horizons : 0-8 cm et 8-25 cm. L'horizon supérieur correspond à l'horizon travaillé lors du travail du sol dit superficiel, alors que le second horizon est l'horizon perturbé par le travail profond comme le labour. J'ai dû tenir compte également d'une contrainte importante pour déterminer le nombre de prélèvements : la place disponible pour leur mise en germination (seulement 45 m<sup>2</sup> disponibles). C'est pourquoi je me suis limité à 6 parcelles cultivées. J'ai fait le choix de ne pas tester mon effort d'échantillonnage dans le cas des champs cultivés pour ne pas multiplier encore le nombre de prélèvements.

### **1.1.2. Détermination de la composition en espèces du stock semencier**

Il existe deux méthodes pour déterminer la composition du stock semencier : *i*) l'extraction des semences contenues dans le sol et leur détermination ou bien *ii*) la détermination des plantules (Barberi et al., 1998). J'ai choisi la seconde méthode pour quatre raisons.

- 1- Tout d'abord je souhaite connaître la composition du stock semencier en semences viables. Or l'extraction de semences peut entraîner la comptabilisation de semences non viables, contrairement à la seconde qui est basée sur la reconnaissance et le comptage des plantules.
- 2- Ensuite, la seconde méthode offre une meilleure estimation de cette composition (Barberi et al., 1998).
- 3- De plus, la méthode retenue ne nécessite pas de connaissance pour la détermination des semences (morphologie, couleur, ...), ni la possession d'une banque de semences pour cette identification. Souvent, même ces connaissances ne permettent pas de déterminer les plus petites semences (Barberi et al., 1998).
- 4- Enfin, la méthode de détermination des plantules ne nécessite pas de très grandes quantités d'eau ni l'utilisation de produits chimiques de synthèse (Mesgaran et al., 2007) pour désagréger le sol et libérer ainsi plus facilement les semences enfouies. Par contre, cette méthode est souvent beaucoup plus chronophage et demande une durée et une surface d'expérimentation supérieure puisqu'il faut attendre la germination des semences jusqu'à un stade qui autorise la reconnaissance des plantules.

Quel que soit le type de parcelle - prairie permanente ou parcelle cultivée - les prélèvements de sol ont été mis à sécher sous serre. Je les ai ensuite émiétés pour obtenir une structure fine avec des

agrégats d'au maximum 5 mm (passage au travers d'un tamis). J'ai retiré les pierres et mélangé chaque échantillon avec une poignée de vermiculite expansée<sup>6</sup> pour éviter que le sol ne se compacte lors des arrosages, du fait de la forte teneur en argile de certains sols prélevés. Cette vermiculite a deux avantages : *i*) elle est dépourvue de toutes semences viables puisque son procédé de fabrication inclut une phase de chauffage à haute température qui détruit tous les organismes vivants, y compris les semences ; *ii*) elle possède une capacité de rétention d'eau importante, eau qui sera disponible pour les plantules entre les arrosages. J'ai ensuite déposé ces échantillons de sol dans des barquettes en plastique translucide de 170 x 115 x 60 mm, dont le fond avait été préalablement percé pour faciliter l'écoulement de l'eau en surplus. La hauteur de sol était d'environ 3-4 cm dans le cas des prairies permanentes et 5-6 cm dans le cas des champs cultivés. L'horizon inférieur en champs cultivés a été déposé dans 2 barquettes compte tenu du volume de sol prélevé. L'ensemble des barquettes a été disposé sous serre. Ces serres sont ventilées quand la température dépasse 25°C et sont chauffées en hiver. Les échantillons ont été régulièrement arrosés de manière à conserver un sol humide. Pour vérifier que les échantillons n'étaient pas pollués par des semences issues de la pluie de semences à l'intérieur de la serre, j'ai disposé 4 barquettes contenant uniquement de la vermiculite expansée. Les seules pollutions relevées concernent *Cardamine hirsuta* L. (dont la source était une plante-mère située dans une barquette voisine) et *Oxalis corniculata* L. (provenant des serres et de leur environnement proche). J'ai identifié l'ensemble des plantules qui ont émergé. Je les ai comptées puis retirées des barquettes pour éviter d'éventuels phénomènes allélopathiques inhibant la germination des autres semences. La totalité de ces relevés ont été stockés dans une base de données qui contient tous les relevés que j'ai effectués durant ma thèse.

Les échantillons provenant des prairies permanentes sont restés de juin 2007 à septembre 2007 sous serre. En septembre, alors qu'aucune nouvelle plantule n'apparaissait, j'ai laissé sécher les sols et les ai ensuite émiettés à nouveau. J'ai placé l'ensemble de ces échantillons en chambre froide à 6°C pendant 5 semaines pour vernaliser les semences qui restaient. Cette vernalisation devait permettre de lever la dormance de certaines semences, et ainsi faciliter leur germination. J'ai ensuite replacé toutes les barquettes sous serre pour une nouvelle campagne de germination. Cette seconde campagne a duré jusqu'en mai 2008. J'ai ensuite essayé, sur dix barquettes sélectionnées aléatoirement, de lever les dormances des dernières semences potentiellement présentes dans le sol par un arrosage avec une solution d'acide gibbérellique à une concentration de 1 g/L (Barberi et al., 1998; Dutoit et al., 1999). Cet arrosage n'a pas amélioré la germination en comparaison d'un

---

<sup>6</sup> vermiculite expansée, inerte et neutre (pH 7), stérile. Granulométrie : 1 mm < 90 % < 4 mm. Fournisseur : Puteaux SA, 20 rue Jacques Duclos, BP 93, 78344 Les Clayes sous Bois Cédex.

arrosage classique à l'eau. J'ai donc poursuivi l'arrosage habituel à l'eau jusqu'en mars 2009. Pour les champs cultivés, la seule campagne de germination s'est déroulée entre juillet 2008 et mars 2009. Une seconde campagne de germination est prévue dès le mois d'avril.

J'ai choisi d'exprimer les densités de semences (assimilées aux densités de plantules identifiées et dénombrées dans les essais) en nombre d'individus par unité de surface de sol prélevé et non par unité de volume. D'un point de vue agronomique, c'est bien une densité de plantes par unité de surface qui guide les pratiques mises en œuvre et qui définissent des seuils de nuisibilité (Caussanel, 1989). Ces densités représentent ainsi le potentiel du sol à laisser émerger  $x$  plantes au  $m^2$  selon l'horizon du sol qui sera travaillé par l'agriculteur. Ce choix des unités se base aussi sur la littérature internationale (*e.g.* Albrecht and Mattheis, 1998; Albrecht and Pilgram, 1997).

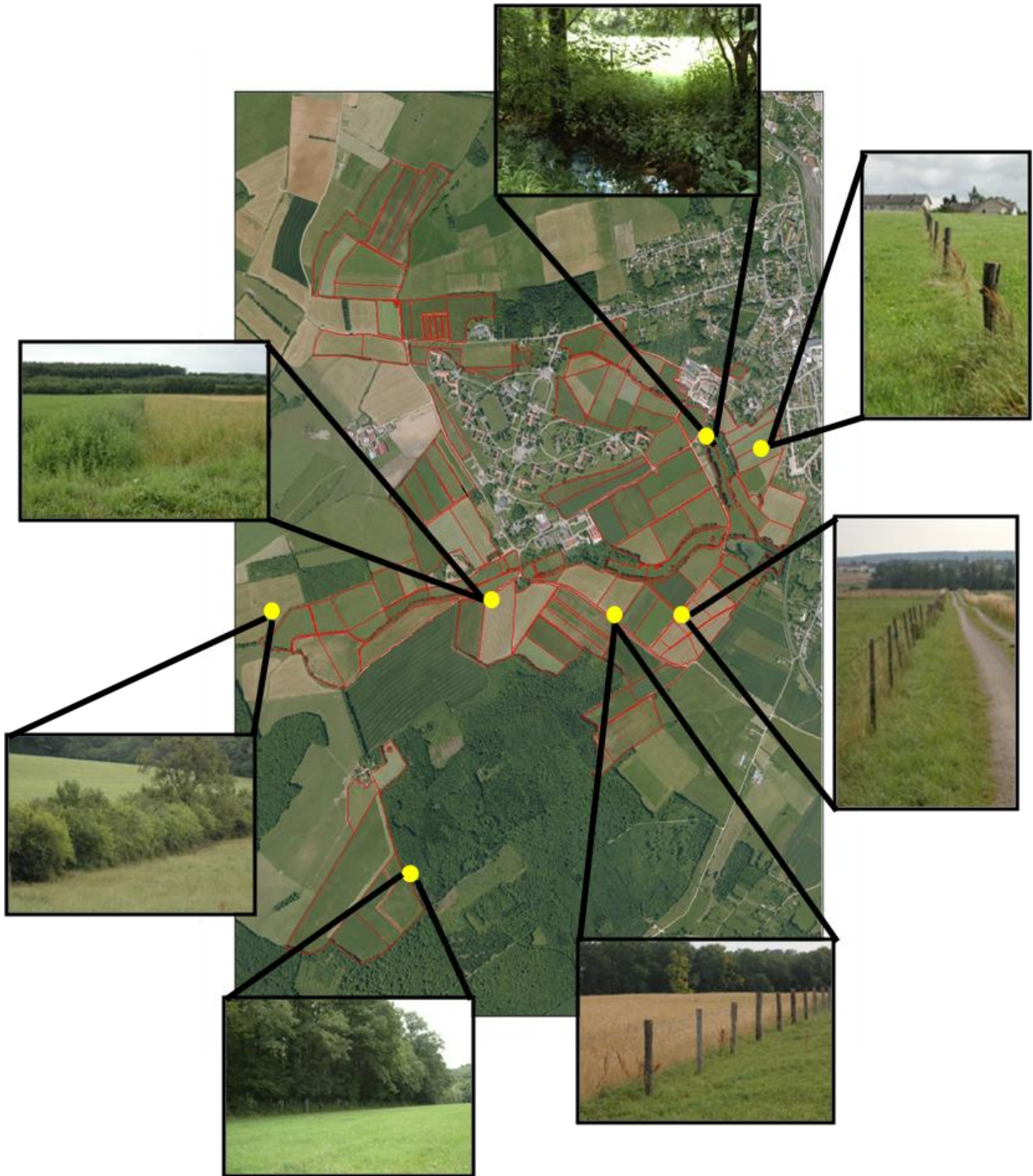
## 1.2. Échantillonnage de la végétation en place dans l'interchamp

### 1.2.1. Choix des interchamps

J'ai choisi des interchamps autour des parcelles dont j'ai échantillonné la végétation centrale. Je les ai échantillonnés de façon à avoir un échantillon représentatif des différents types d'interchamp en place sur l'exploitation (Figure 3. 3) : haie, bande herbeuse le long des routes, dans et le long des chemins, fossé de collecte des eaux de drainage, fil électrique, fils barbelés. J'ai ainsi relevé la végétation de 44 interchamps (Figure 3. 4), dont la répartition entre les différents types d'interchamps est donnée dans le Tableau 3. 3. J'ai relevé la végétation de 26 interchamps en 2006 (interchamps associés aux prairies permanentes) et de 18 en 2008 (interchamps associés aux parcelles cultivées).

*Tableau 3. 3. Les différents types d'interchamps échantillonnés sur l'Installation Expérimentale de Mirecourt et les effectifs échantillonnés correspondants (PP = prairie permanente, CC = champ cultivé).*

| Types d'interchamp             | Effectifs échantillonnés |
|--------------------------------|--------------------------|
| PP / barbelés / PP             | 14                       |
| PP / clôture électrique / PP   | 3                        |
| PP / barbelés / chemin         | 2                        |
| PP / barbelés / route          | 3                        |
| PP / barbelés / fossé drainage | 4                        |
| PP / barbelés / CC             | 2                        |
| CC / barbelés / chemin         | 4                        |
| CC / barbelés / CC             | 5                        |
| CC / chemin                    | 6                        |
| CC / fossé drainage            | 1                        |



*Figure 3. 3. Illustration de quelques types d'interchamps en place sur le parcellaire de l'IE : (à partir du haut, dans le sens horaire) interchamps entre une prairie permanente et un fossé de collecte des eaux de drainage, PP / clôture électrique / PP, PP / barbelés / chemin, PP / barbelés / CC, PP / barbelés / forêt, PP / haie / CC, CC / CC.*



### 1.2.2. Échantillonnage de la végétation dans l'interchamp

Comme pour l'échantillonnage de la végétation au centre des parcelles, j'ai utilisé la méthode des quadrats dans un plot. Pour avoir des données pouvant être comparées à celles obtenues au centre des parcelles de prairies permanentes en particulier - la végétation des interchamps se rapprochant plus spécifiquement de la végétation des prairies que de celle du centre

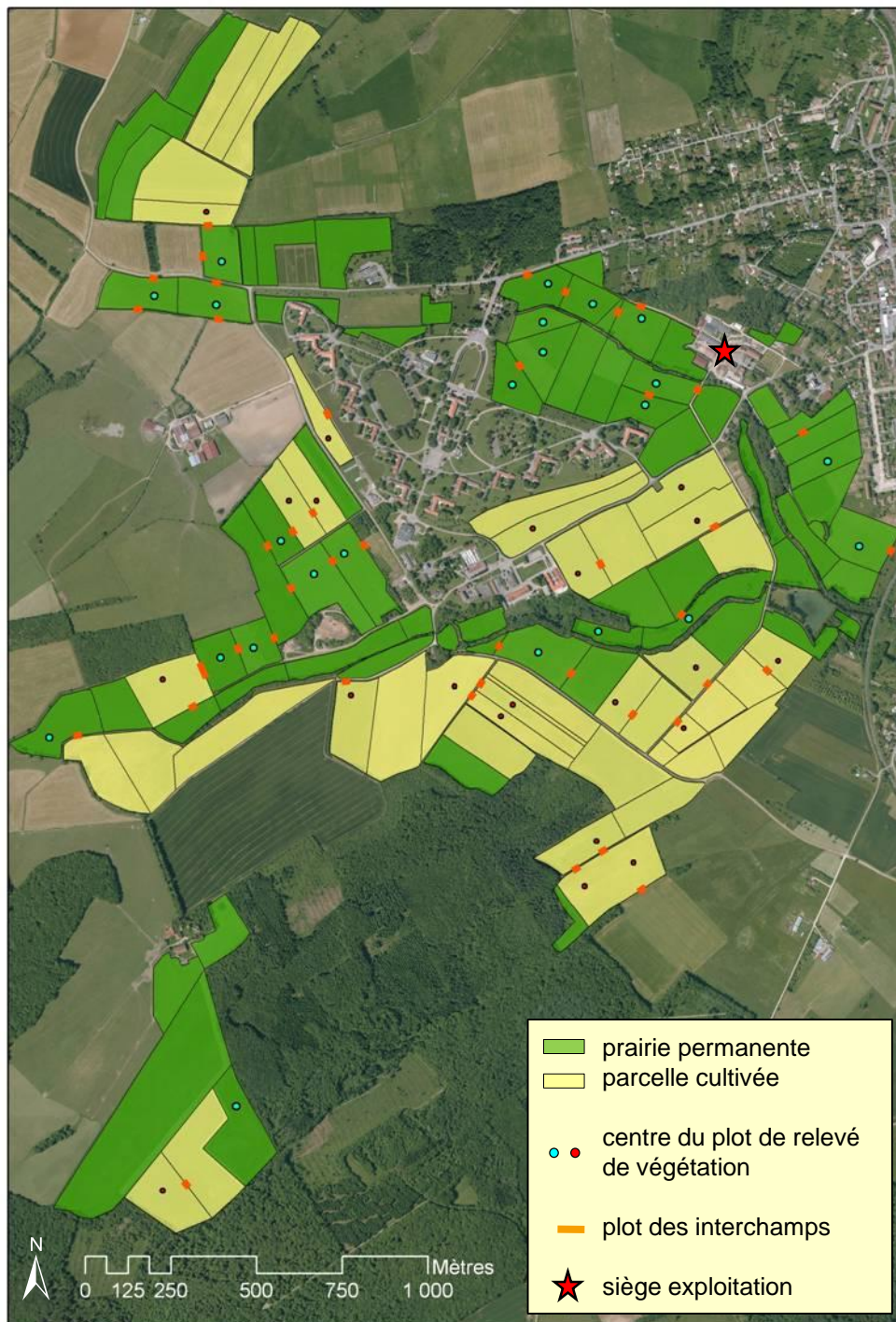


Figure 3. 4. Localisation des plots d'échantillonnage de la végétation en place au centre et dans les interchamps des parcelles de l'IE.

des champs cultivés (Kleijn and Verbeek, 2000) - j'ai relevé la végétation dans 10 quadrats mesurant  $1 \times 0,25$  m. J'ai disposé aléatoirement 5 quadrats de chaque côté de la limite de parcelle (la clôture de fils barbelés par exemple) dans un plot de dimensions  $25 \times 1$  m, disposé à cheval sur cette limite de parcelle (Figure 3. 5), contenant 100 plots.

Comme pour la végétation au centre des prairies permanentes, le relevé floristique a consisté à identifier toutes les espèces herbacées contenues dans le quadrat et à noter leur abondance en terme de recouvrement relatif évalué visuellement.

### 1.3. Comparaisons statistiques de la diversité végétale entre les compartiments sources et le centre des parcelles

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sous le logiciel R (R Development Core Team, 2008) à l'aide de 3 R-packages : *vegan* (Oksanen et al., 2008), *ade4* (Chessel et al., 2004; Dray and Dufour, 2007) et *gplots* (Warnes, 2006). J'ai systématiquement réalisé des analyses

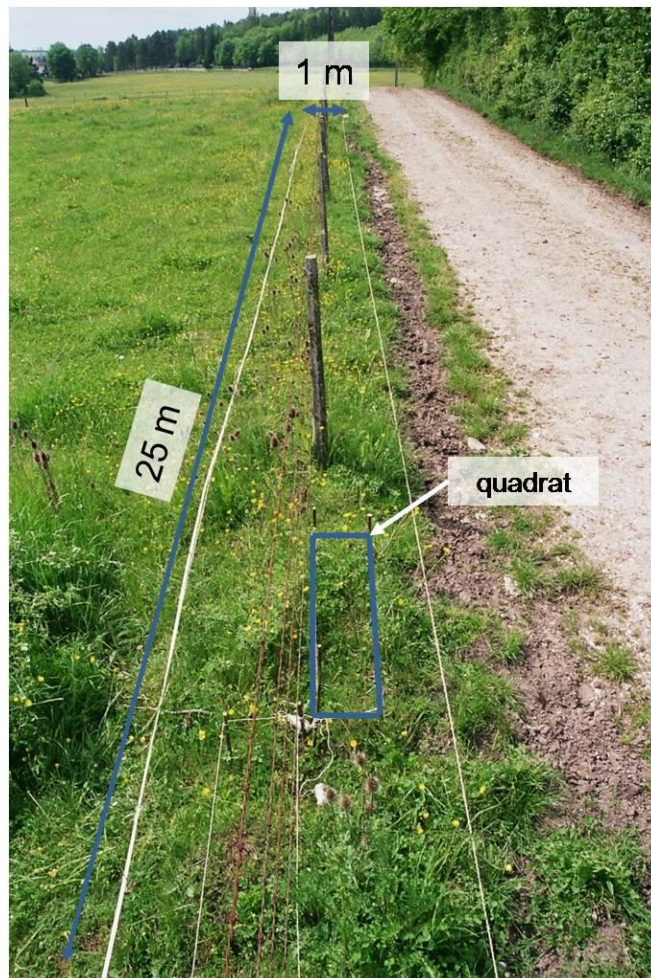


Figure 3. 5. Plot disposé dans l'interchamp pour échantillonner la végétation en place.

distinctes pour les prairies permanentes et pour les champs cultivés. Ces deux types de parcelles ont des végétation, *a priori*, bien distinctes et les méthodes d'échantillonnage de la végétation en place et du stock semencier sont différentes.

Le stock semencier ne peut être une source d'espèces que pour la végétation en place située à l'aplomb de ce stock. C'est pourquoi, j'ai apparié mes relevés de stock semencier et de végétation en place par plot, que ce soit en champs cultivés ou en prairies permanentes. J'ai tout d'abord comparé le stock semencier des deux horizons de sol. J'ai ainsi vérifié s'il existe une différence entre ces deux horizons dans le cas des parcelles de l'IE de Mirecourt. Du résultat pourra dépendre l'aide à la gestion de la diversité végétale des parcelles. Dans un second temps, j'ai comparé le stock semencier global (*i.e.* en regroupant les données obtenues pour les deux horizons) avec la végétation en place. J'ai réalisé cette comparaison toujours en appariant les données de stock semencier et de végétation en place par plot.

Pour les interchamps, je fais l'hypothèse qu'un interchamp peut être une source d'espèces pour la parcelle qu'il borde mais aussi pour une parcelle bien plus éloignée. C'est pourquoi dans ce cas, je me place à l'échelle du territoire et non à l'échelle du plot comme précédemment. Pour faire cela, j'ai réalisé des comparaisons sans aucun appariement entre les données de végétation en place dans l'interchamp et les données de végétation en place dans le centre des parcelles.

### 1.3.1. Comparaison taxonomique

J'ai testé si le stock semencier du sol ou la végétation en place des interchamps contiennent plus d'espèces végétales que la végétation en place au centre des parcelles. Ensuite, j'ai quantifié la proportion d'espèces différentes entre les compartiments sources - hypothèse de travail - et la végétation au centre des parcelles.

J'ai comparé les richesses spécifiques grâce à des tests *t* de Student non appariés (pour les interchamps) ou appariés (pour le stock semencier), en vérifiant préalablement l'égalité des variances par un test *F* de Fischer et la distribution gaussienne des données par un test de Shapiro-Wilk. Lorsque l'homoscédasticité n'était pas vérifiée, j'ai réalisé les tests *t* en corrigeant les degrés de liberté à partir de l'approximation de Welch-Satterthwaite (Satterthwaite, 1946; Welch, 1947). Si le nombre de données était faible et/ou que la distribution des données n'était pas gaussienne, j'ai utilisé un test de Wilcoxon. Pour les comparaisons entre la végétation en place et le stock semencier des champs cultivés, j'ai doublé - ou triplé selon les cas - les relevés faits sur le stock semencier afin de considérer les relevés de la végétation effectués en 2006, 2007 et 2008. Par exemple, lorsque j'ai effectué des relevés floristiques en 2006, 2007 et 2008 sur l'un des plots, j'ai apparié ces trois

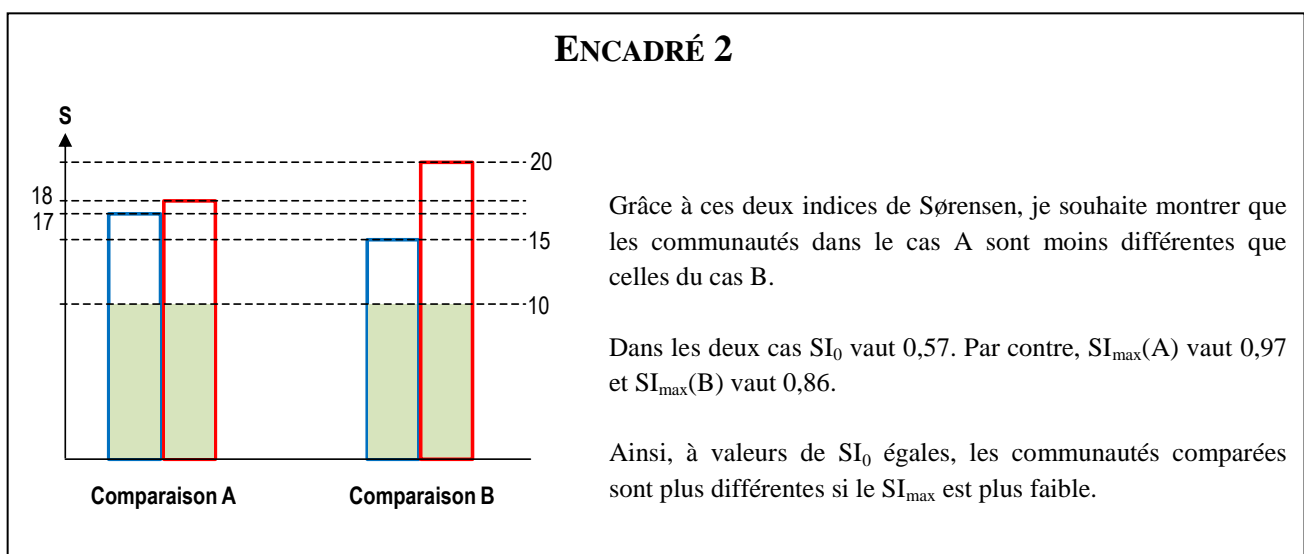
communautés végétales à la communauté végétale relevée dans le stock semencier correspondant. La dynamique du stock semencier, d'après la littérature, est relativement lente. Je considère donc que les caractéristiques taxonomiques et dans une moindre mesure les caractéristiques fonctionnelles du stock semencier n'ont pas été modifiées significativement durant ces trois années. J'ai comparé la composition spécifique des communautés végétales 2 à 2 grâce à l'indice de similitude de Sørensen calculé suivant l'équation (Looman and Campbell, 1960) :

$$SI_0 = 2C / (A + B)$$

où  $C$  est le nombre d'espèces communes entre les deux compartiments testés et  $A$  et  $B$  sont les richesses spécifiques de ces deux compartiments. Plus l'indice est proche de 1 et plus les communautés comparées ont des compositions spécifiques similaires. Cet indice dépend donc des richesses spécifiques relevées dans les communautés. Lorsque les richesses spécifiques dans les deux compartiments sont distinctes, valeurs  $A$  et  $B$ , l'indice ne peut être égal à 1, même si toutes les espèces relevées dans le compartiment le plus pauvre sont aussi présentes dans l'autre compartiment. Je propose donc de calculer un second indice de Sørensen,  $SI_{max}$ , qui correspond à la valeur maximale de l'indice dans les conditions étudiées (différence de richesse spécifique) :

$$SI_{max} = 2A / (A + B)$$

où  $A$  est la richesse spécifique du compartiment le plus pauvre en espèces. Il s'agit ensuite de comparer l'indice  $SI_0$  avec  $SI_{max}$  et non avec la valeur maximale théorique 1. Cette comparaison indiquera si le compartiment le plus riche en espèces est une source potentielle d'espèces pour un nombre d'espèces supérieur à la seule différence du nombre d'espèces entre les deux compartiments (Voir Encadré 2).



### 1.3.2. Comparaison de la diversité fonctionnelle

Pour cette comparaison fonctionnelle, j'ai considéré la richesse en attributs fonctionnels, les indices de diversité de Shannon et la composition en attributs calculés pour chaque propriété fonctionnelle. J'ai comparé les richesses en attributs et les indices de diversité fonctionnelle de Shannon, pour chaque propriété, par des tests  $t$  de Student non appariés (pour les interchamps) ou appariés (pour le stock semencier), en vérifiant préalablement l'égalité des variances par un test  $F$  de Fischer et la distribution gaussienne des données par un test de Shapiro-Wilk. Lorsque l'homoscédasticité n'était pas vérifiée, j'ai réalisé des tests  $t$  en corrigeant les degrés de liberté à partir de l'approximation de Welch-Satterthwaite (Satterthwaite, 1946; Welch, 1947).

Pour savoir si la composition en attributs diffère entre les deux compartiments comparés, j'ai calculé la proportion d'individus (basée sur les abondances des espèces identifiées), possédant chacun des attributs dans chaque plot et pour chaque propriété fonctionnelle. Ces proportions correspondent au nombre d'individus (somme des abondances) possédant un attribut donné, divisé par le nombre total d'individus (somme de toutes les abondances relevées sauf le sol nu dans le cas des prairies permanentes et des interchamps), pour chaque plot. Les espèces possédant plusieurs attributs pour une même propriété fonctionnelle sont comptabilisées à chaque fois, ce qui peut induire des proportions supérieures à 1 pour certains plots. J'ai choisi de ne pas pondérer ces cas de figure : si une espèce est à la fois disséminée par les activités anthropiques et par le vent, il n'y a *a priori* pas de raison de supposer que cette espèce se dissémine moitié moins par le vent qu'une espèce uniquement disséminée par ce vecteur (Mayfield et al., 2006). Les indices de diversité fonctionnelle de Shannon sont calculés à partir de la formule (Shannon and Weaver, 1949) :

$$H' = -\sum_i p_i \times \log(p_i)$$

où  $p_i$  représente la proportion pour l'attribut.

À partir de ces proportions, j'ai aussi effectué une analyse de similitude (fonction *adonis* du package *vegan*) basée sur une matrice d'indices de Bray-Curtis (fonction *vegdist* du package *vegan*) (Bray and Curtis, 1957), et ceci pour chaque propriété fonctionnelle. Pour représenter graphiquement ces résultats, j'ai mis en œuvre une "multidimensional scaling" (fonction *cmdscale* du package *vegan*) (Borg and Groenen, 2005) (Encadré 3).

### 1.3.3. Caractérisation fonctionnelle des communautés végétales des différents compartiments étudiés

J'ai utilisé une analyse de co-inertie (fonction *coinertia* du package *ade4*) pour mettre en évidence les attributs fonctionnels les plus caractéristiques des communautés étudiées (Dray et al., 2003). L'analyse de co-inertie (Dolédec and Chessel, 1994; Dray et al., 2003) est une méthode de couplage de deux tableaux. Elle permet de décrire la structure commune à deux tableaux de données partageant les mêmes lignes : un tableau [espèces × relevés] et un tableau [espèces × attributs fonctionnels]. Ce couplage des tableaux se fait après leur analyse indépendante par l'une des analyses multivariées courantes telles que l'analyse en composantes principales (ACP), l'analyse des correspondances multiples (ACM) ou l'analyse factorielle des correspondances (AFC). L'analyse de co-inertie est une analyse symétrique, c'est-à-dire que les deux tableaux sont pondérés de la même façon dans l'analyse. Ainsi, elle crée un plan factoriel minimisant les déformations de la structure des données initiales. Enfin, l'analyse de co-inertie est reconnue comme la meilleure façon de coupler deux tableaux de données lorsque le nombre de variables floristiques ou environnementales ou fonctionnelles est très élevé par rapport au nombre de plots (= individus). C'est exactement le cas des données de ce chapitre où je dispose d'une trentaine de plots (= individus) et de plus de 40 attributs fonctionnels.

J'ai effectué cette analyse de co-inertie sur :

- les sorties d'une analyse en composantes principales réalisée sur le tableau [espèces × plots échantillonnés] ;
- les sorties d'une analyse des correspondances multiples réalisée sur le tableau [espèces × attributs fonctionnels]

**ENCADRÉ 3*****L'analyse de similitude et sa représentation graphique***

L'analyse de similitude est faite à partir de la matrice des distances entre les individus statistiques.

**1- Calcul des distances**

Il existe de multiples méthodes pour calculer ces distances. La fonction *vegdist* du package *vegan* propose 14 méthodes :

- Manhattan, Euclidean, Canberra, Bray-Curtis, Kulczynski, Jaccard, Gower, altGower, Morisita, Horn, Mountford, Raup, Binomial, Chao.

Parmi ces méthodes, les plus utilisées et documentées sont les 4 premières. Les méthodes de Bray-Curtis et de Canberra sont bien adaptées aux tableaux ne contenant que des données positives, et de nombreuses nulles (= 0). Elles sont donc adaptées aux tableaux de données floristiques. La méthode de Canberra se distingue de la méthode de Bray-Curtis par le fait qu'elle pondère les espèces en fonction du nombre d'occurrence. La méthode Canberra donne un poids souvent plus important aux espèces rares alors que la méthode de Bray-Curtis tend à donner plus d'importance aux espèces les plus abondantes. Les méthodes Euclidiennes et Manhattan sont préférables pour traiter des tableaux de variables environnementales diverses contenant peu ou pas de valeur(s) nulle(s).

$$\text{Distance de Bray-Curtis : } d_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n |x_{ik} - x_{jk}|}{\sum_{k=1}^n (x_{ik} + x_{jk})}$$

$$\text{Distance de Canberra : } d_{ij} = \frac{1}{N} \times \frac{\sum_{k=1}^n |x_{ik} - x_{jk}|}{\sum_{k=1}^n (x_{ik} + x_{jk})} \text{ où } N \text{ est le nombre de valeurs nulles.}$$

$$\text{Distance Euclidienne : } d_{jk} = \sqrt{\sum_{i=1}^p (y_{ij} - y_{ik})^2}$$

$$\text{Distance de Manhattan : } d_{jk} = \sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|$$

**2- Multidimensional scaling**

Il s'agit d'une méthode de visualisation des informations relatives à la similitude entre des individus statistiques. Elle permet de visualiser dans deux dimensions un nuage de  $n$  individus dispersés dans  $p$  dimensions où  $p$  est le nombre de variable caractérisant chaque individu. Dans le cas de relevés de végétation, il s'agit des espèces. Dans mon cas d'étude, il s'agit des attributs fonctionnels.

Cette méthode utilise la matrice des distances construite au point précédent.

## 2. Le stock semencier

### 2.1. Les comparaisons des communautés végétales présentes dans les deux horizons

#### 2.1.1. Comparaisons taxonomiques

Dans les prairies permanentes, la richesse spécifique et la densité de semences sont supérieures dans l'horizon supérieur du sol (respectivement  $t = -2,20$ ,  $ddl = 22$ ,  $P = 0,038$  et  $P(\text{Wilcoxon}) = 0,037$  ; Figure 3. 6) alors qu'aucune différence significative n'a été mise en évidence dans les champs cultivés (Figure 3. 7).

J'ai identifié 52 espèces dans l'horizon inférieur (5 - 10 cm) et 61 espèces dans l'horizon supérieur (0 - 5 cm) dans les prairies permanentes, dont 45 espèces sont communes aux deux horizons (Tableau 3. 4). Il existe donc une similitude moyenne entre les deux horizons ( $SI_0 = 0,80$  et  $SI_{\max} = 0,92$ ). En champs cultivés, j'ai identifié 33 espèces dans l'horizon inférieur (8 - 25 cm) et 31 espèces dans l'horizon supérieur (0 - 8 cm), dont 25 espèces communes (Tableau 3. 4). La

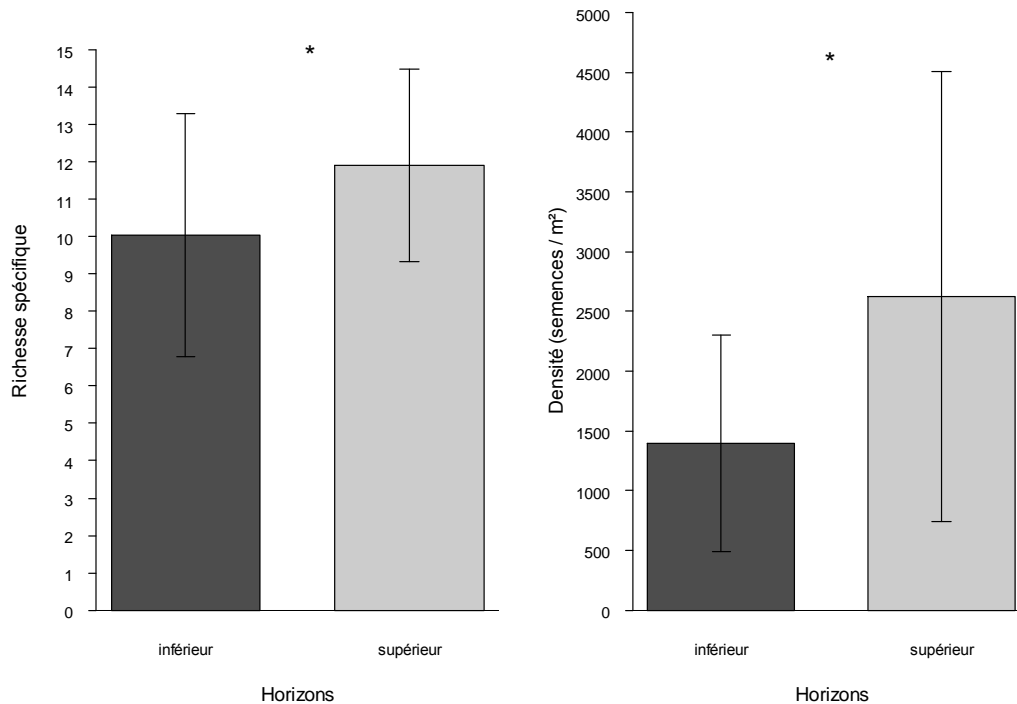
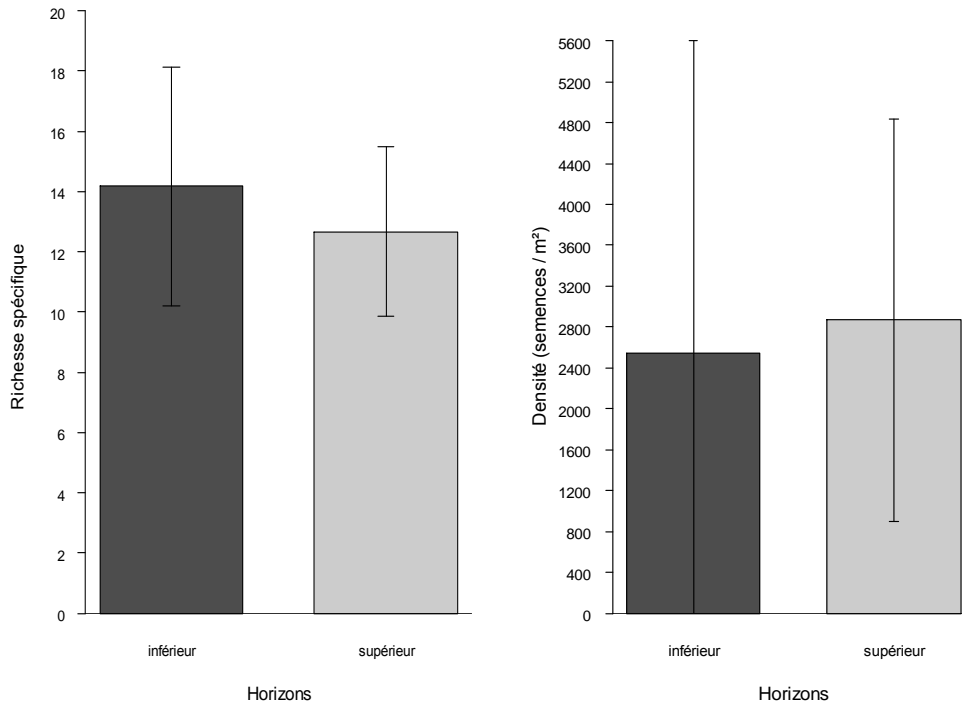


Figure 3. 6. Richesses spécifiques et densités moyennes par plot ( $\pm$  écart-type) pour les deux horizons de sol étudiés en prairies permanentes. "\*" une différence significative pour  $P < 0,05$ .



similitude est également moyenne dans ce cas ( $SI_0 = 0,78$  et  $SI_{\max} = 0,94$ ). Le volume de sol étant plus grand dans l'horizon inférieur, la probabilité d'obtenir un plus grand nombre d'espèces est plus forte que dans le cas de l'horizon supérieur.



**Figure 3. 7. Richesses spécifiques et densités moyennes par plot ( $\pm$  écart-type) pour les deux horizons de sol étudiés en champs cultivés.**

L'expérimentation des densités de semences montre une très grande hétérogénéité dans les valeurs obtenues (très grands écarts-types). En moyenne, j'ai compté  $1391 \pm 907$  plantules/m<sup>2</sup> et  $2627 \pm 1885$  plantules / m<sup>2</sup> respectivement dans les horizons inférieurs et supérieurs des prairies permanentes. En champs cultivés, j'ai compté  $2541 \pm 3066$  plantules / m<sup>2</sup> et  $2868 \pm 1965$  plantules / m<sup>2</sup> respectivement dans les horizons inférieurs et supérieurs. Les densités sont donc plus importantes dans l'horizon de surface, même si cette différence n'est significative que pour les prairies permanentes. Il me faut préciser que j'estime avoir comptabilisé l'ensemble des semences viables du stock semencier des prairies permanentes, ce qui n'est pas le cas des champs cultivés pour lesquels je n'ai procédé qu'à une seule saison de germination. La seconde campagne de germination débutera en avril 2010 après une période de mise en vernalisation par le froid (5-6 °C) des échantillons durant 8 semaines.

**Tableau 3. 4. Listes des espèces identifiées dans les stocks semenciers en prairies permanentes et en champs cultivés. Les valeurs indiquent le nombre d'espèces dans chaque cas.**

| Espèces identifiées dans le stock semencier des prairies permanentes |   |   |
|--|---|---|
| Communes aux deux horizons (45)                                      | spécifiques à l'horizon supérieur (16)                          | spécifiques à l'horizon inférieur (7)   |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                                       | <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.                                 | <i>Allium vineale</i> L.                |
| <i>Agrostis capillaris</i> L.  | <i>Bellis perennis</i> L.                                       | <i>Alopecurus geniculatus</i> L.        |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.                                       | <i>Centaurea thuilieri</i> (Dostál) J.D. & L.                   | <i>Chenopodium polyspermum</i> L.       |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.                                       | <i>Epilobium hirsutum</i> L.                                    | <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.         |
| <i>Anagallis arvensis</i> L.   | <i>Epilobium roseum</i> Schreb.                                 | <i>Heracleum sphondylium</i> L.         |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.                                    | <i>Holcus mollis</i> L.   | <i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort.      |
| <i>Cardamine hirsuta</i> L.  | <i>Lithospermum arvense</i> L.                                  | <i>Myosotis arvensis</i> Hill           |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.                                     | <i>Medicago sativa</i> L.                                       |   |
| <i>Chenopodium album</i> L.  | <i>Papaver rhoeas</i> L.  |   |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.                                    | <i>Potentilla anserina</i> L.                                   |   |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.                                       | <i>Senecio vulgaris</i> L.                                      |   |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.   | <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill                                  |   |
| <i>Daucus carota</i> L.  | <i>Veronica arvensis</i> L.                                     |   |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski                         | <i>Veronica beccabunga</i> L.                                   |   |
| <i>Erophila verna</i> (L.) Chevall.                                  | <i>Veronica chamaedrys</i> L.                                   |   |
| <i>Festuca rubra</i> L.  | <i>Veronica officinalis</i> L.                                  |   |
| <i>Geranium dissectum</i> L.   |   |   |
| <i>Holcus lanatus</i> L.   |   |   |
| <i>Hypericum humifusum</i> L.  |   |   |
| <i>Hypochaeris radicata</i> L.                                       |   |   |
| <i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.                                  |   |   |
| <i>Lamium purpureum</i> L.   |   |   |
| <i>Lolium perenne</i> L.   |   |   |
| <i>Lotus corniculatus</i> L.   |   |   |
| <i>Oxalis corniculata</i> L.   |   |   |
| <i>Phleum pratense</i> L.  |   |   |
| <i>Plantago lanceolata</i> L.  |   |   |
| <i>Plantago major</i> L.   |   |   |
| <i>Poa pratensis</i> L.  |   |   |
| <i>Poa trivialis</i> L.  |   |   |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.  |   |   |
| <i>Potentilla reptans</i> L.   |   |   |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.  |   |   |
| <i>Ranunculus repens</i> L.  |   |   |
| <i>Rumex crispus</i> L.  |   |   |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.   |   |   |
| <i>Sonchus arvensis</i> L.   |   |   |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.                                    |   |   |
| <i>Taraxacum officinale</i> G.E.Haglund                              |   |   |
| <i>Trifolium dubium</i> Sibth.                                       |   |   |
| <i>Trifolium pratense</i> L.   |   |   |
| <i>Trifolium repens</i> L.   |   |   |
| <i>Urtica dioica</i> L.  |   |   |
| <i>Veronica persica</i> Poir.  |   |   |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.                                     |   |   |
|  | Espèces identifiées dans le stock semencier des champs cultivés |   |
|  | Communes aux deux horizons (25)                                 | spécifiques à l'horizon supérieur (6)   |
|  | <i>Achillea millefolium</i> L.                                  | <i>Carduus nutans</i> L.                |
|  | <i>Aethusa cynapium</i> L.                                      | <i>Epilobium roseum</i> Schreb.         |
|  | <i>Allium vineale</i> L.  | <i>Papaver rhoeas</i> L.                |
|  | <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.                             | <i>Rumex obtusifolius</i> L.            |
|  | <i>Anagallis arvensis</i> L.                                    | <i>Taraxacum officinale</i> G.E.Haglund |
|  | <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.                               | <i>Veronica arvensis</i> L.             |
|  | <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.                                |   |
|  | <i>Chenopodium album</i> L.                                     |   |
|  | <i>Chenopodium polyspermum</i> L.                               |   |
|  | <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.                               |   |
|  | <i>Euphorbia stricta</i> L.                                     |   |
|  | <i>Geranium dissectum</i> L.                                    |   |
|  | <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.                                 |   |
|  | <i>Matricaria recutita</i> L.                                   |   |
|  | <i>Plantago major</i> L.  |   |
|  | <i>Poa trivialis</i> L.   |   |
|  | <i>Polygonum aviculare</i> L.                                   |   |
|  | <i>Ranunculus bulbosus</i> L.                                   |   |
|  | <i>Rumex crispus</i> L.   |   |
|  | <i>Sonchus arvensis</i> L.                                      |   |
|  | <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill                                  |   |
|  | <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.                               |   |
|  | <i>Trifolium repens</i> L.                                      |   |
|  | <i>Veronica persica</i> Poir.                                   |   |
|  | <i>Veronica serpyllifolia</i> L.                                |   |
|  |   | spécifiques à l'horizon inférieur (8)   |
|  |   | <i>Anagallis foemina</i> Mill.          |
|  |   | <i>Brassica napus</i> L.                |
|  |   | <i>Dactylis glomerata</i> L.            |
|  |   | <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench      |
|  |   | <i>Hypochaeris radicata</i> L.          |
|  |   | <i>Lolium perenne</i> L.                |
|  |   | <i>Polygonum persicaria</i> L.          |
|  |   | <i>Portulaca oleracea</i> L.            |

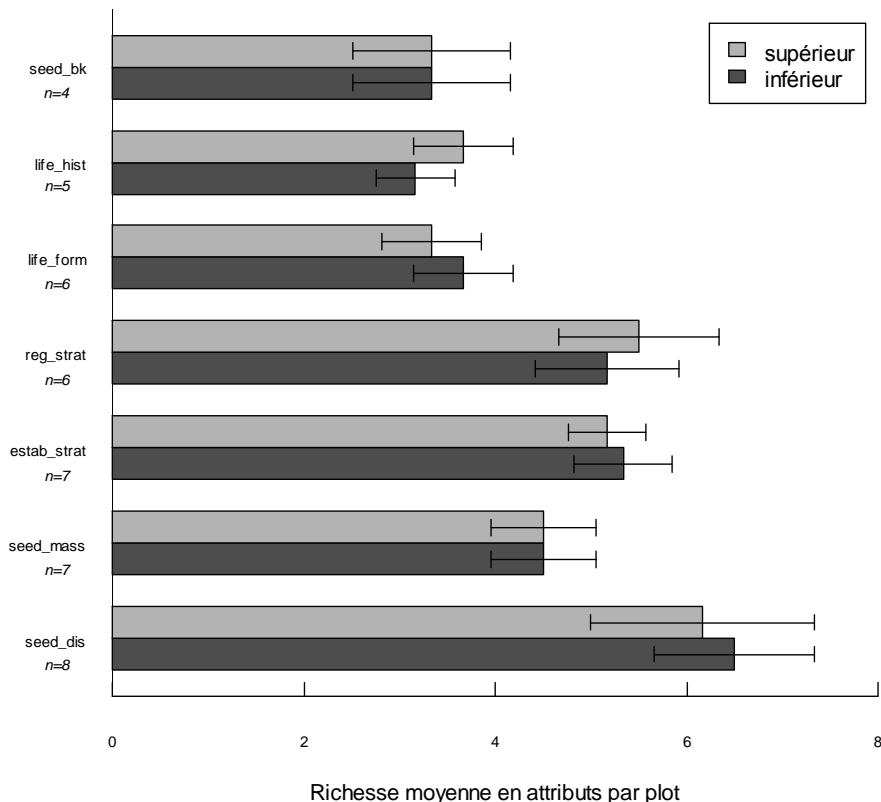
## 2.1.2. Les comparaisons fonctionnelles

### 2.1.2.1. Les richesses en attributs

Dans le cas des champs cultivés, aucune différence significative ne ressort des analyses conduites sur les richesses moyennes en attributs fonctionnels (Figure 3. 8).

Dans le cas des prairies permanentes, les moyennes des richesses en attributs, par propriété fonctionnelle, diffèrent significativement pour deux propriétés fonctionnelles, la masse des semences et leur mode de dissémination (Figure 3. 9). Pour ces deux propriétés fonctionnelles, la moyenne de la richesse en attributs par plot est supérieure dans l'horizon supérieur du sol.

L'absence de différence des moyennes de richesse en attributs pour la majorité des propriétés fonctionnelles indique une similitude fonctionnelle assez forte entre les communautés végétales des deux horizons du sol, pour chaque type de parcelle. Cependant, ces données ne sont fondées que sur les informations de présence des espèces, et non sur leurs abondances.



**Figure 3. 8.** Comparaison des moyennes ( $\pm$  écart-type) des richesses en attributs de la végétation du stock semencier des champs cultivés, dans les deux horizons du sol, pour chaque propriété fonctionnelle : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences.

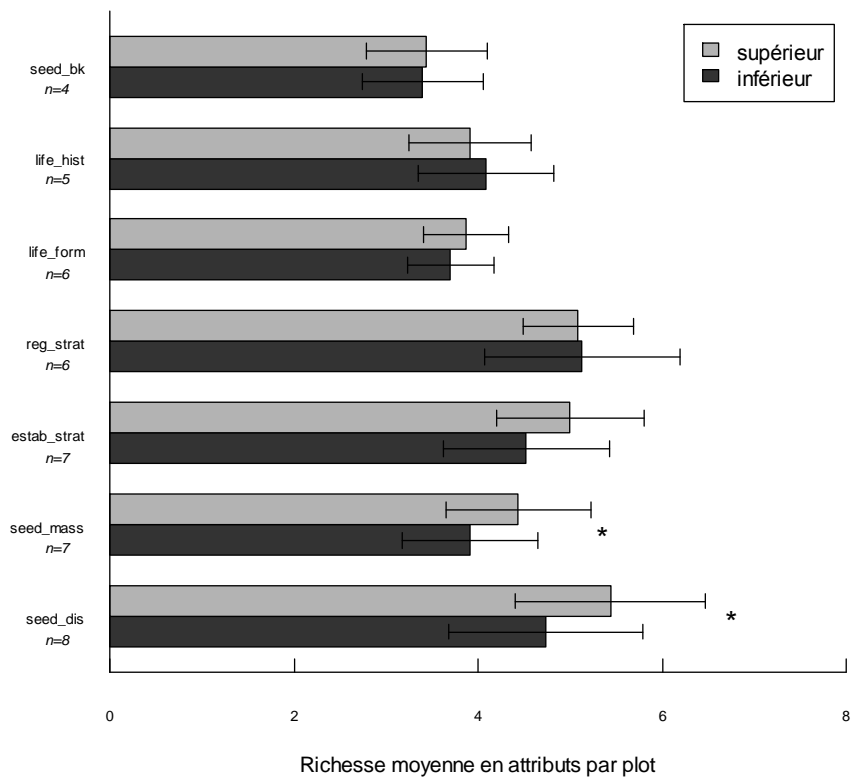


Figure 3. 9. Comparaison des moyennes ( $\pm$  écart-type) des richesses en attributs de la végétation du stock semencier des prairies permanentes, dans les deux horizons du sol, pour chacune des propriétés fonctionnelles : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences. "\*" différence significative pour  $P < 0,05$ .

### 2.1.2.2. Les compositions en attributs

J'ai réalisé les analyses de similitude sur les matrices des distances de Bray-Curtis, elles-mêmes obtenues à partir des proportions des espèces possédant les différents attributs. Les résultats montrent qu'il n'y a aucune différence de composition fonctionnelle entre les deux horizons testés, que ce soit pour les prairies permanentes (Figure 3. 10) ou pour les champs cultivés (Figure 3. 11).

Quel que soit le type de parcelle, les points des deux horizons sont dispersés sur l'ensemble de chaque graphe, sans distinction nette entre les deux nuages de points. Les deux horizons ont donc des communautés végétales similaires en termes fonctionnels. Les différences mises en évidence pour la richesse en attributs (masse et mode de dispersion des semences) en prairie ne se retrouvent plus ici.

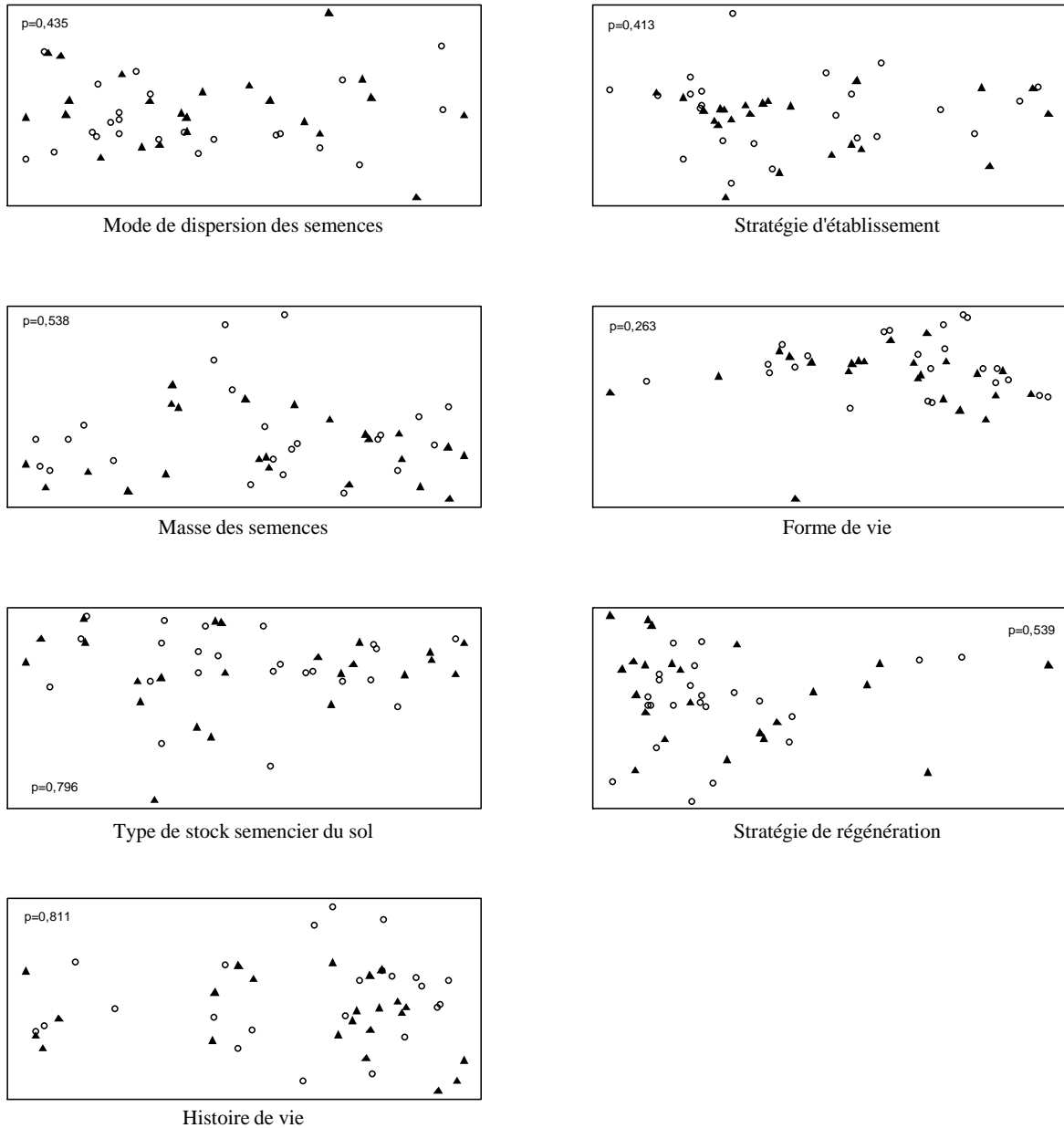


Figure 3. 10. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut, en prairies permanentes. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis. ▲ : horizon supérieur ( $n=23$ ) ; O : horizon inférieur ( $n=23$ ). Les graphes représentent la position relative des différents plots, calculée à partir de la matrice des distances de Bray-Curtis.

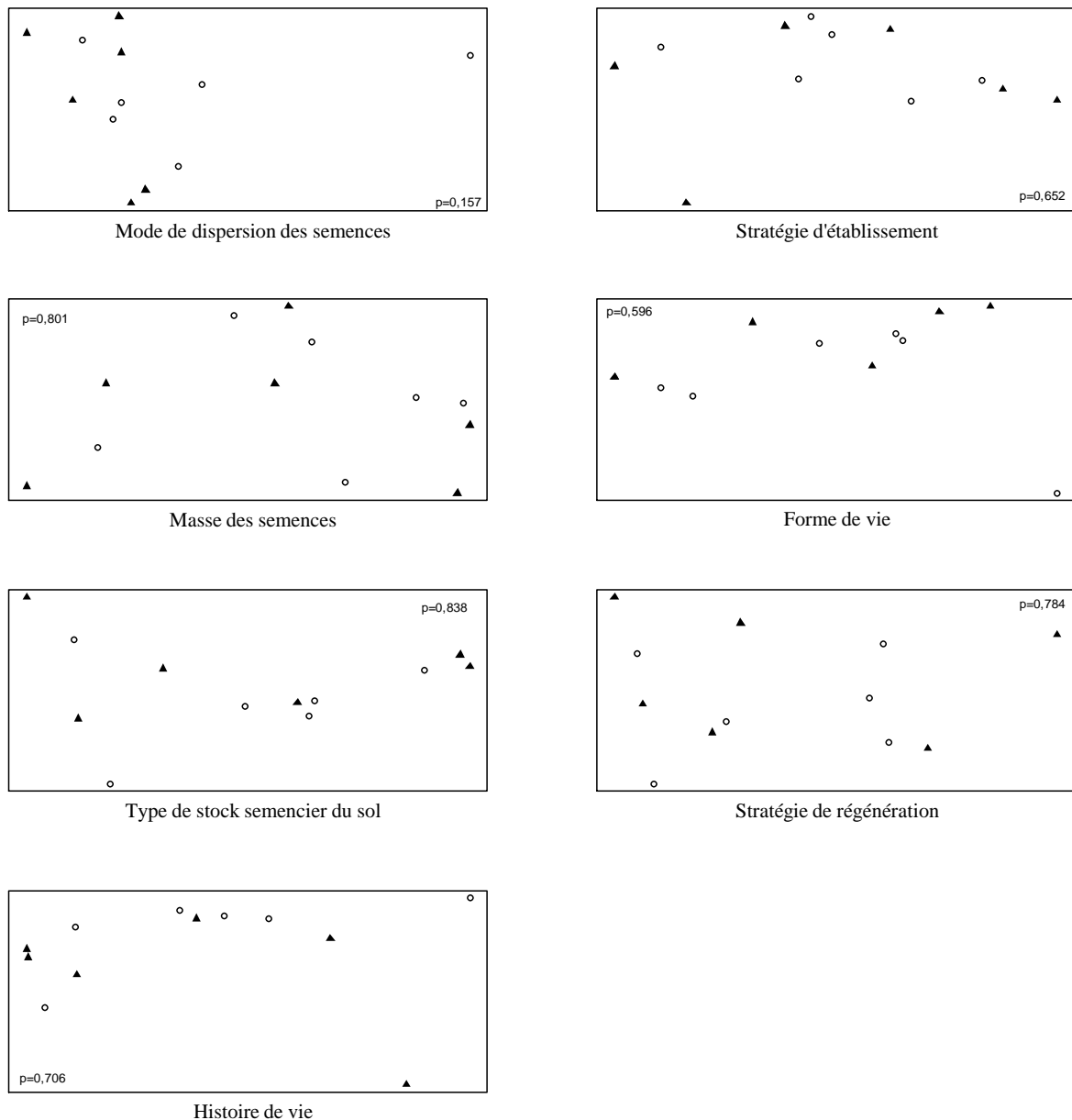


Figure 3. 11. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut, en champs cultivés. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis. ▲ : horizon supérieur (n=6); O : horizon inférieur (n=6).

Les comparaisons des diversités de Shannon calculées à partir des proportions d'espèces possédant chacune des attributs, en prairies permanentes et champs cultivés, montrent une différence faiblement significative uniquement pour la stratégie de régénération en champs cultivés (Figure 3. 12 et Figure 3. 13). Le nombre de stratégies est supérieur dans l'horizon inférieur.

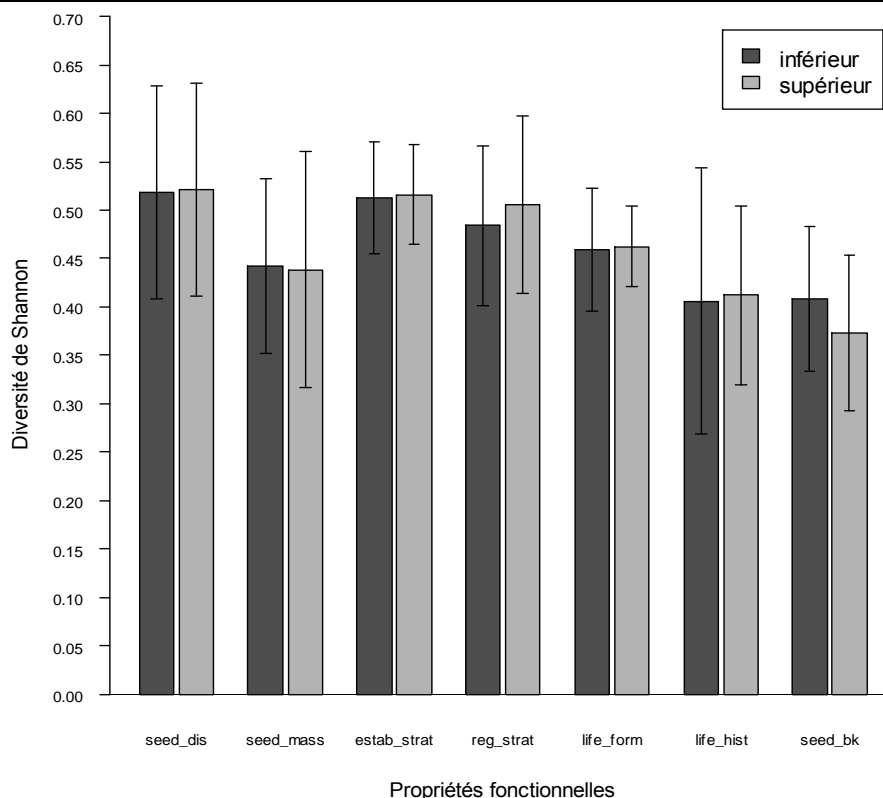


Figure 3. 12. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$  écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux horizons étudiés en prairies permanentes. seed\_bank : type de stock semencier ; life\_hist : histoire de vie ; life\_form : forme de vie ; reg\_strat : stratégie de régénération ; estab\_strat : stratégie d'établissement ; seed\_mass : masse des semences ; seed\_dis : mode de dispersion des semences.

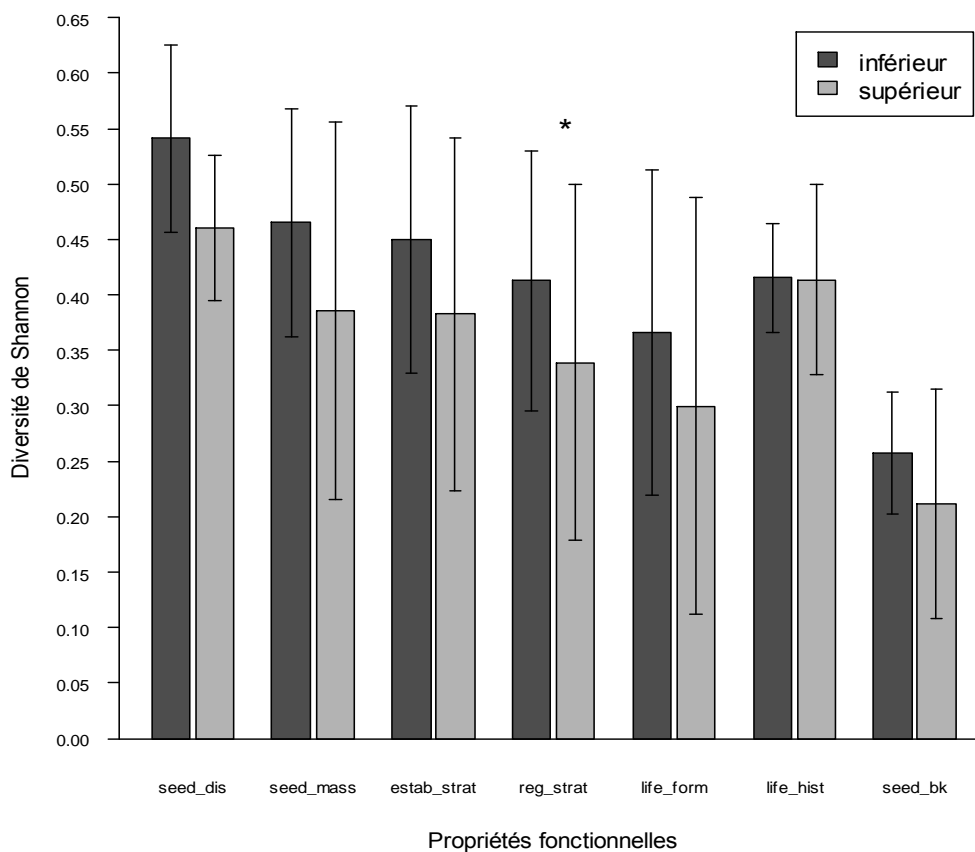


Figure 3. 13. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$  écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux horizons étudiés en champs cultivés. "\*" différence significative pour  $P < 0,05$ .

L'analyse de co-inertie confirme la forte similitude entre la végétation contenue dans les deux horizons du sol, en prairie permanente (Figure 3. 14) et en champs cultivés (Figure 3. 15).

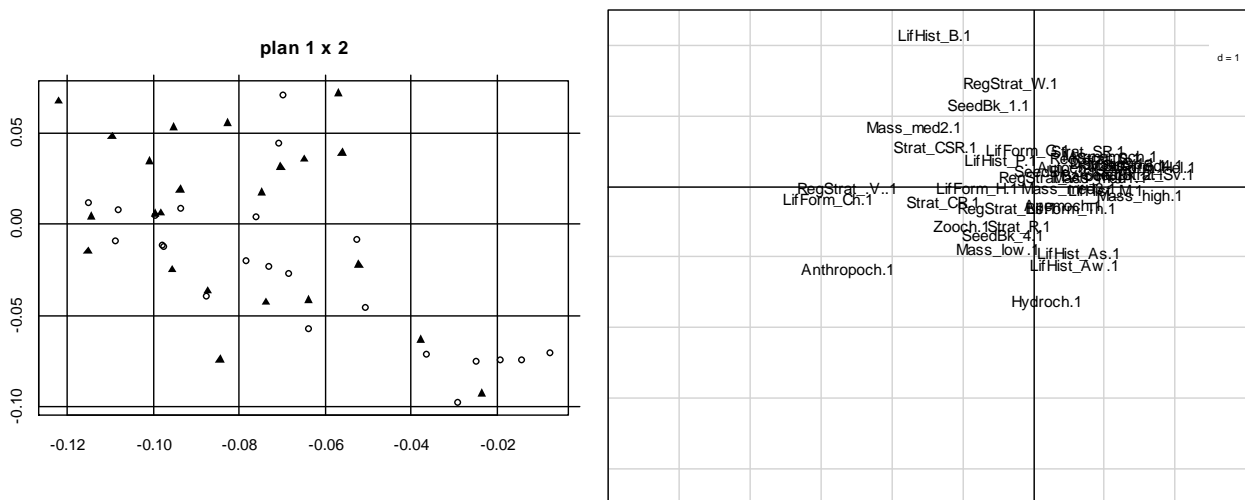


Figure 3. 14. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie en prairies permanentes, ▲ : horizon supérieur ; O : horizon inférieur. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces.

Toutefois, elle permet de détecter une différence fonctionnelle entre les semences contenues dans l'horizon inférieur et l'horizon supérieur en champs cultivés : l'abondance des espèces tolérantes au stress (Strat\_S.1) et à stratégie de régénération saisonnière par voie végétative (RegStrat\_Sv.1) est plus grande dans l'horizon inférieur.

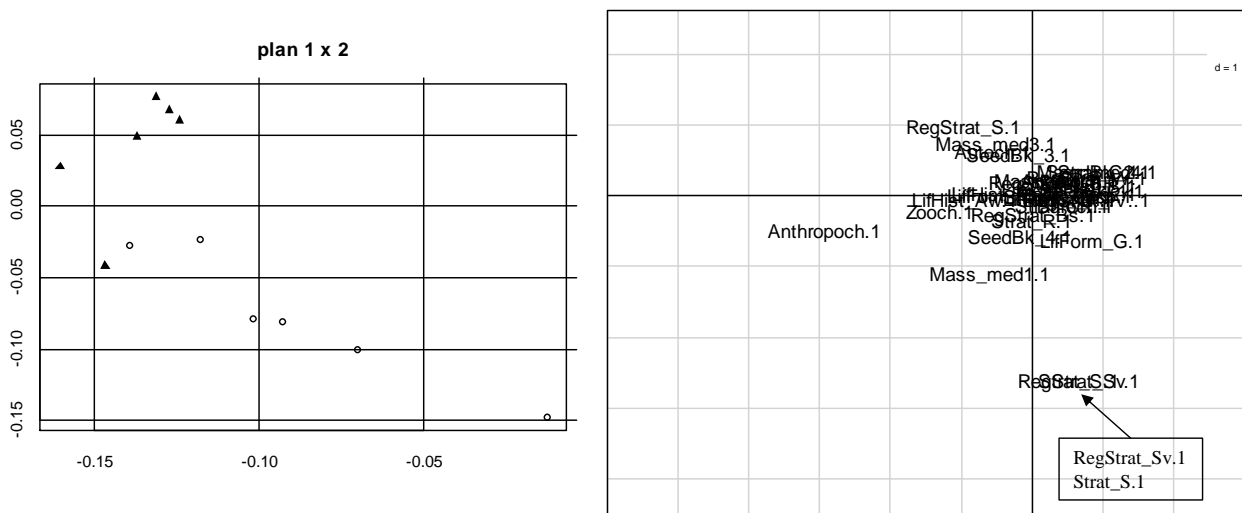


Figure 3. 15. Représentation graphique des résultats de la co-inertie en champs cultivés, ▲ : horizon supérieur ; O : horizon inférieur. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces.



## 2.2. Les comparaisons du stock semencier et de la végétation en place au centre des parcelles

Je compare dans cette partie les caractéristiques taxonomiques et fonctionnelles de la végétation en place et de l'ensemble du stock semencier - *i.e.* regroupement de l'horizon inférieur et de l'horizon supérieur - d'abord dans le cas des champs cultivés puis dans celui des prairies permanentes. La comparaison des deux compartiments en champs cultivés doit être considérée avec précautions puisque je n'ai pu conduire qu'une seule saison d'identification et de comptage des espèces présentes dans le stock semencier. Je fais donc l'hypothèse qu'il reste encore des semences viables dans mes échantillons (dans le fond des barquettes contenant le sol en particulier) et que par conséquent les valeurs que je traite sont inférieures aux valeurs réelles, notamment taxonomiques, de ce stock semencier. Cette comparaison est établie à partir de 10 plots en champs cultivés et de 61 plots en prairies permanentes.

### 2.2.1. Stock semencier et végétation en place en champs cultivés

#### 2.2.1.1. Comparaison taxonomique

La richesse spécifique est statistiquement plus élevée dans la végétation en place que dans le stock semencier ( $t = -3,23$  ;  $df = 9$  ;  $P = 0,01$  -Figure 3. 16). J'ai identifié en moyenne  $15,1 \pm 4,7$  espèces par plot dans le stock semencier contre  $23,9 \pm 7,4$  espèces dans la flore adventice en place dans les parcelles échantillonnées. Au total, j'ai recensé 37 espèces dans le stock semencier et 64 espèces dans la végétation en place. Parmi ces espèces, 30 sont communes aux deux compartiments. Les indices de Sørensen ( $SI_0 = 0,59$  et  $SI_{max} = 0,73$ ) confirment que la similitude entre les deux compartiments est relativement faible.

L'analyse qualitative des espèces identifiées dans les deux compartiments (Tableau 3. 6) montre que je n'ai identifié, dans le stock semencier, que sept espèces absentes de la végétation en

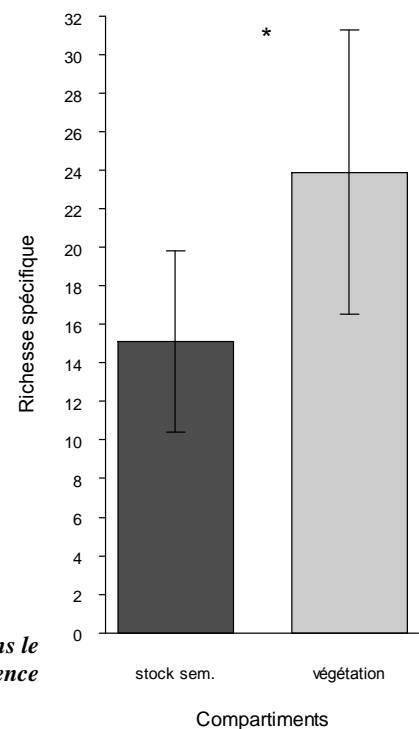


Figure 3. 16. Comparaison des richesses spécifiques moyennes par plot ( $\pm$  écart-type) dans le stock semencier et dans la flore adventice en place des champs cultivés. "\*" différence significative pour  $p < 0,01$  - test *t* Student.

place. Par contre, j'ai noté 34 espèces dans la flore adventice en place que je n'ai pas retrouvées dans le stock semencier. Ceci confirme les richesses spécifiques supérieures dans la végétation en place. De plus, les listes des espèces dominantes de ces deux compartiments indiquent quatre espèces communes (Tableau 3. 5).

**Tableau 3. 5. Liste des espèces les plus abondantes (en moyenne) dans la végétation en place des champs cultivés et dans leur stock semencier. Les valeurs relatives au stock semencier concernent le profil 0-25 cm.**

| Végétation en place                 |                          | Stock semencier                     |                          |
|-------------------------------------|--------------------------|-------------------------------------|--------------------------|
| Espèces                             | individus/m <sup>2</sup> | Espèces                             | plantules/m <sup>2</sup> |
| <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds. | 100.5                    | <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds. | 78131                    |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.      | 11.9                     | <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.   | 61630                    |
| <i>Poa trivialis</i> L.             | 4.25                     | <i>Poa trivialis</i> L.             | 36183                    |
| <i>Veronica arvensis</i> L.         | 4.2                      | <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.   | 12922                    |
| <i>Galium aparine</i> L.            | 3.9                      | <i>Veronica arvensis</i> L.         | 9343                     |
| <i>Matricaria recutita</i> L.       | 3.4                      | <i>Matricaria recutita</i> L.       | 8350                     |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.       | 3.3                      | <i>Sonchus arvensis</i> L.          | 5964                     |

**Tableau 3. 6. Listes des espèces identifiées dans le stock semencier et dans la flore adventice des champs cultivés.**

| Espèces identifiées dans les champs cultivés |   |                                    |
|--|---|------------------------------------|
| Communes aux deux compartiments (30)         | spécifiques à la végétation en place (34)             | spécifiques au stock semencier (7) |
| <i>Achillea millefolium</i> L.               | <i>Aphanes arvensis</i> L.                            | <i>Aethusa cynapium</i> L.         |
| <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.          | <i>Avena fatua</i> L.                                 | <i>Allium vineale</i> L.           |
| <i>Anagallis arvensis</i> L.                 | <i>Bromus hordeaceus</i> L.                           | <i>Carduus nutans</i> L.           |
| <i>Anagallis foemina</i> Mill.               | <i>Bromus secalinus</i> L.                            | <i>Chenopodium polyspermum</i> L.  |
| <i>Brassica napus</i> L.                     | <i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce              | <i>Hypochaeris radicata</i> L.     |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.            | <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.                     | <i>Portulaca oleracea</i> L.       |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.             | <i>Convolvulus arvensis</i> L.                        | <i>Sonchus arvensis</i> L.         |
| <i>Chenopodium album</i> L.                  | <i>Daucus carota</i> L.                               |                                    |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.                 | <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski          |                                    |
| <i>Epilobium roseum</i> Schreb.              | <i>Euphorbia exigua</i> L. subsp. <i>exigua</i>       |                                    |
| <i>Euphorbia stricta</i> L.                  | <i>Euphorbia helioscopia</i> L.                       |                                    |
| <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench           | <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.                    |                                    |
| <i>Geranium dissectum</i> L.                 | <i>Galium aparine</i> L.                              |                                    |
| <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.              | <i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.                   |                                    |
| <i>Lolium perenne</i> L.                     | <i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort.                    |                                    |
| <i>Matricaria recutita</i> L.                | <i>Lamium album</i> L.                                |                                    |
| <i>Plantago major</i> L.                     | <i>Lathyrus aphaca</i> L.                             |                                    |
| <i>Poa trivialis</i> L.                      | <i>Lathyrus nissolia</i> L.                           |                                    |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.                | <i>Medicago lupulina</i> L.                           |                                    |
| <i>Polygonum persicaria</i> L.               | <i>Medicago sativa</i> L.                             |                                    |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.                | <i>Mercurialis annua</i> L.                           |                                    |
| <i>Rumex crispus</i> L.                      | <i>Papaver rhoeas</i> L.                              |                                    |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.                 | <i>Phleum pratense</i> L.                             |                                    |
| <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill               | <i>Poa pratensis</i> L.                               |                                    |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.            | <i>Ranunculus arvensis</i> L.                         |                                    |
| <i>Taraxacum campyloides</i> G.E.Haglund     | <i>Ranunculus repens</i> L.                           |                                    |
| <i>Trifolium repens</i> L.                   | <i>Senecio vulgaris</i> L.                            |                                    |
| <i>Veronica arvensis</i> L.                  | <i>Trifolium pratense</i> L.                          |                                    |
| <i>Veronica persica</i> Poir.                | <i>Urtica dioica</i> L.                               |                                    |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.             | <i>Vicia faba</i> L.                                  |                                    |
|  | <i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray                        |                                    |
|  | <i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh. |                                    |
|  | <i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.                 |                                    |
|  | <i>Viola arvensis</i> Murray                          |                                    |

### 2.2.1.2. Comparaison fonctionnelle

#### 2.2.1.2.1. Richesse en attributs

Dans les champs cultivés testés, j'ai mis en évidence des différences significatives entre les moyennes par plot des richesses en attributs, en faveur de la végétation en place, pour cinq propriétés parmi les sept étudiées : le type de stock semencier, l'histoire de vie, la forme de vie, la stratégie d'établissement et la masse des semences (Figure 3. 17). Ces différences, bien que statistiquement significatives, sont faibles et ne dépassent jamais un attribut en moyenne. Pour les deux autres propriétés (le mode de dissémination des semences et la stratégie de régénération), même si la différence n'est pas significative, les richesses moyennes tendent aussi à être plus grandes dans la végétation adventice en place.

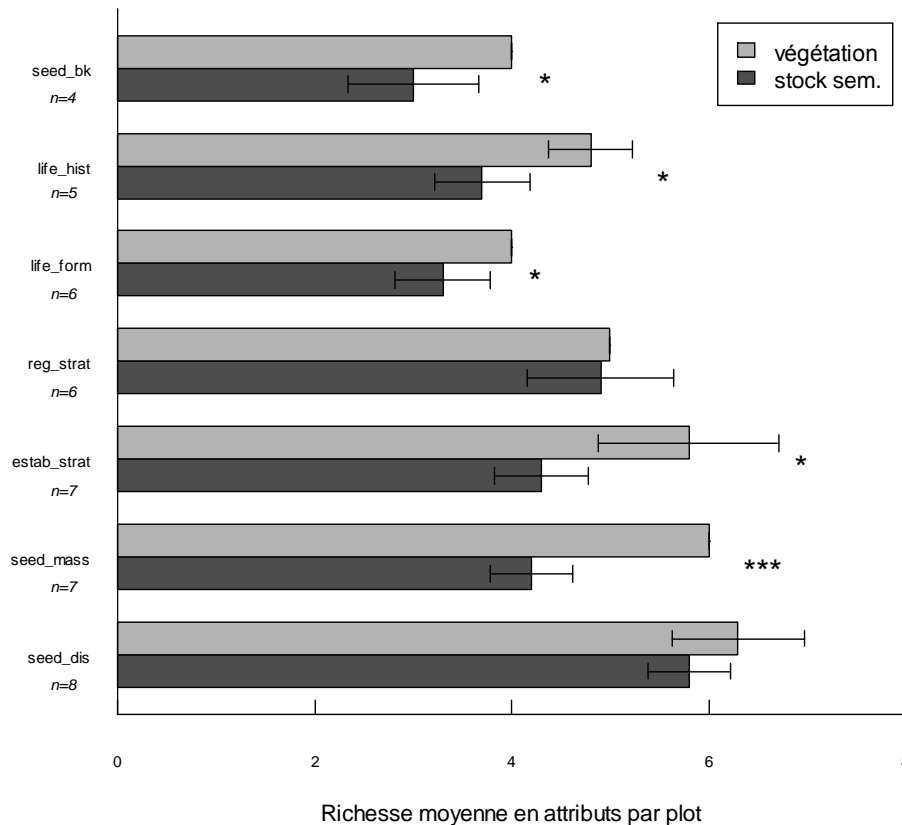


Figure 3. 17. Comparaison des moyennes ( $\pm$  écart-type) des richesses en attributs de la végétation en place et du stock semencier, au centre des champs cultivés, pour chacune des propriétés fonctionnelles : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_di* : mode de dispersion des semences. "\*" différence significative pour  $P < 0,01$  ; "\*\*\*" différence significative pour  $P < 0,001$  - test t de Student.

2.2.1.2.2. *Composition en attributs*

L'analyse de similitude montre que la communauté végétale du stock semencier et la flore adventice diffèrent significativement pour la stratégie d'établissement ( $P = 0,037$ ) et la masse des semences ( $P=0,002$ ) (Figure 3. 19).

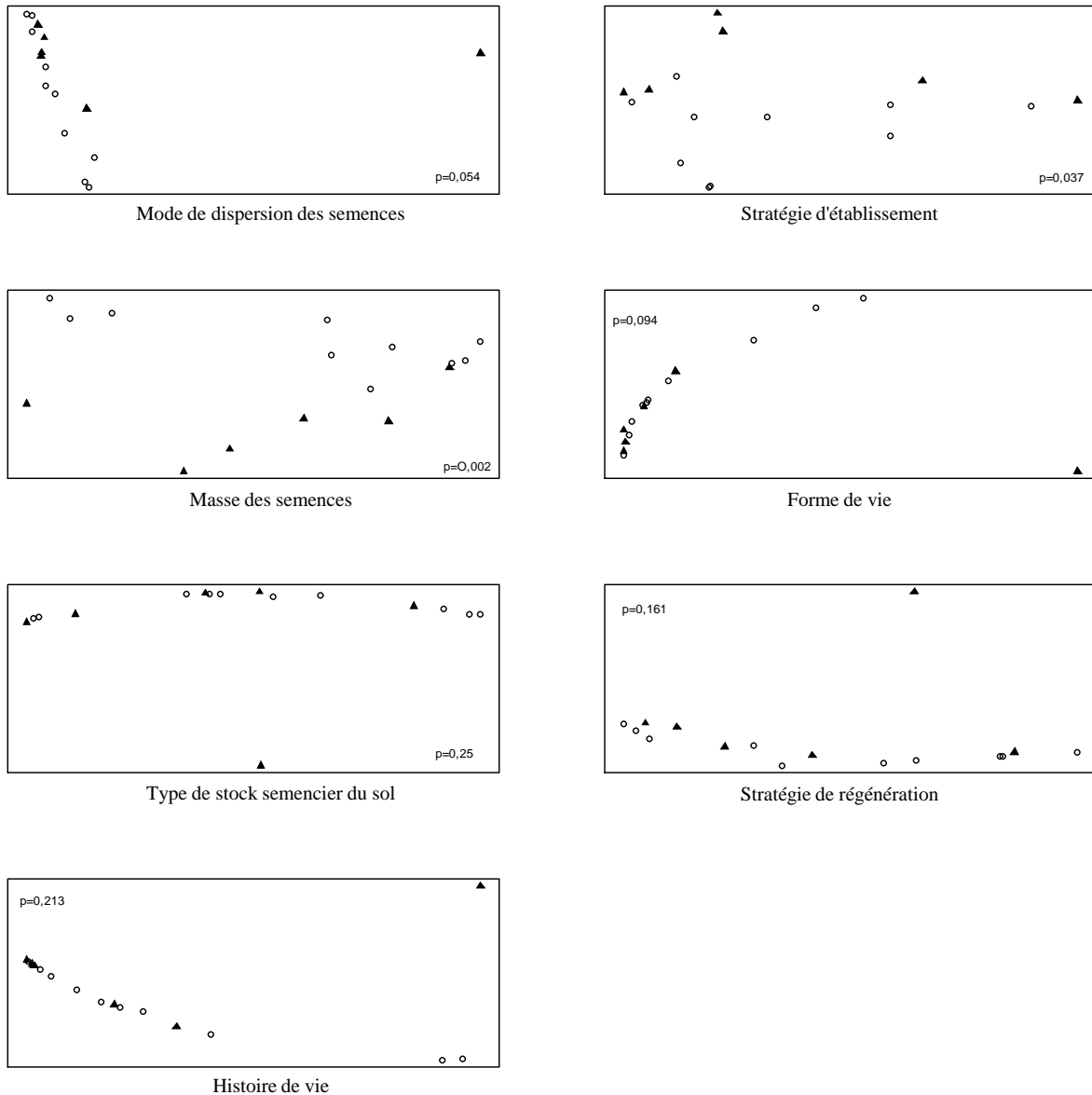


Figure 3. 18. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur la végétation en place et le stock semencier en champs cultivés. ▲ : stock semencier ( $n=10$ ) ; O : végétation en place ( $n=10$ ).

Compte-tenu de la dispersion des points sur les graphes, il existe une part importante des attributs, pour chacune des propriétés, qui est partagée entre les deux compartiments étudiés, et représentée dans des proportions relativement similaires dans les deux compartiments. Ceci laisse supposer des diversités fonctionnelles de Shannon similaires entre le stock semencier et la flore adventice. Cette

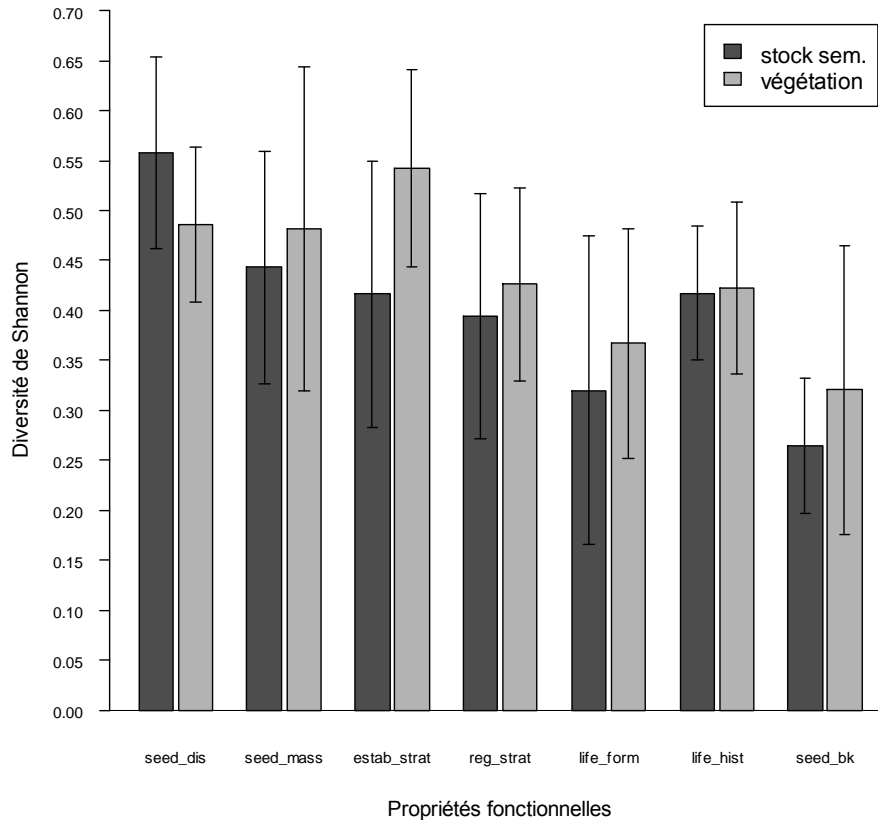


Figure 3. 19. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$  écart-type) dans les deux compartiments étudiés pour chacune des propriétés fonctionnelles : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences.

absence de différence de diversité de Shannon entre les deux compartiments, pour l'ensemble des sept propriétés fonctionnelles testées, est confirmée par leurs comparaisons (Figure 3. 18). Il n'y a donc pas d'attribut, quelle que soit la propriété considérée, qui est davantage représenté dans l'un des deux compartiments. Cependant, une tendance se dessine pour six des sept propriétés : la diversité de Shannon tend à être supérieure dans la végétation en place en comparaison du stock semencier, excepté pour le mode de dissémination des semences.

#### 2.2.1.2.3. Caractérisation fonctionnelle de la végétation des deux compartiments.

L'analyse de co-inertie confirme la forte similitude entre la composition fonctionnelle des semences présentes dans le stock semencier et celle de la végétation en place dans les parcelles. D'après cette analyse, je fais l'hypothèse que les différences potentielles entre la végétation des deux compartiments résident dans la stratégie de régénération, la forme de vie et la masse des semences. La végétation en place aurait des abondances supérieures en espèces géophytes (*LifForm\_G.1*), se régénérant par voie végétative (*RegStrat\_V..1* et *RegStrat\_Sv.1*) ou par des semences de masse élevée (*Mass\_high.1*) (Figure 3. 20).



## 2.2.2. Stock semencier et végétation en place dans les prairies permanentes

### 2.2.2.1. Comparaison taxonomique

La richesse spécifique moyenne par plot est significativement supérieure dans la végétation en place ( $t = -4,68$  ;  $df = 60$  ;  $P < 0,0001$ ). J'ai identifié, en moyenne,  $16,1 \pm 3,2$  espèces dans le stock semencier contre  $18,7 \pm 4,4$  espèces dans la végétation en place (Figure 3. 21). Au total, j'ai recensé 68 espèces dans le stock semencier, 77 dans la végétation en place, avec 45 espèces communes dans les deux compartiments (Tableau 3. 8). Il existe donc 23 espèces identifiées uniquement dans le stock semencier, dont 14 sont des espèces identifiées également dans la végétation adventice en place des champs cultivés : *A. arvensis*, *C. album*, *C. polyspermum*, *E. roseum*, *G. uliginosum*, *H. sphondylium*, *K. elatine*, *K. spuria*, *L. purpureum*, *L. arvense*, *P. rhoeas*, *P. aviculare*, *S. arvensis*, *S. asper*. L'espèce *O. corniculata* est une espèce qui a contaminé les échantillons de sol disposés sous les serres : les abords des serres et les autres essais en

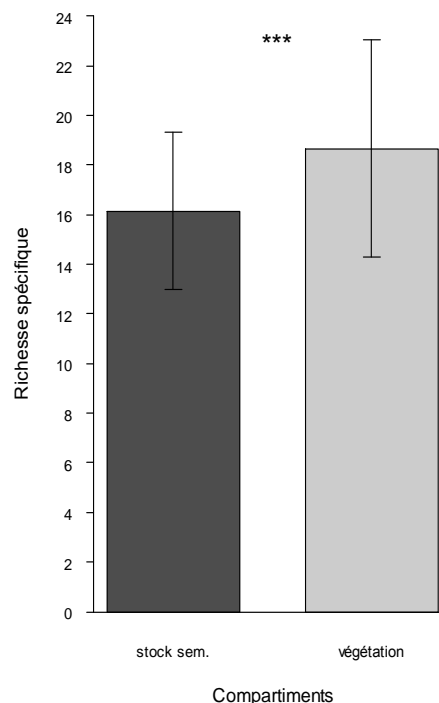


Figure 3. 21. Richesses spécifiques moyennes ( $\pm$  écart-type) dans les deux compartiments étudiés. "\*\*\*" différence significative pour  $P < 0,001$  - test *t* Student.

place dans ces structures étaient des sources majeures de semences. La similitude taxonomique entre le stock semencier et la végétation en place des prairies permanentes est moyenne, ce qui est confirmé par les indices de Sørensen :  $SI_0 = 0,62$  et  $SI_{max} = 0,94$ .

Les listes des espèces végétales dominantes, par leurs abondances, dans la végétation en place et dans le stock semencier diffèrent légèrement, mais sur les sept premières espèces, trois sont communes (Tableau 3. 7).

Tableau 3. 7. Listes des espèces dominantes (en moyenne par plot) identifiées dans la végétation en place et le stock semencier au centre des prairies permanentes.

| Végétation en place                 |                | Stock semencier                     |                          |
|-------------------------------------|----------------|-------------------------------------|--------------------------|
| Espèces                             | % recouvrement | Espèces                             | plantules/m <sup>2</sup> |
| <i>Trifolium repens</i> L.          | 19             | <i>Poa trivialis</i> L.             | 9045                     |
| <i>Lolium perenne</i> L.            | 18             | <i>Trifolium repens</i> L.          | 7388                     |
| <i>Cynosurus cristatus</i> L.       | 13             | <i>Veronica arvensis</i> L.         | 6879                     |
| <i>Agrostis capillaris</i> L.       | 12             | <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.   | 6624                     |
| <i>Ranunculus repens</i> L.         | 10             | <i>Veronica persica</i> Poir.       | 4204                     |
| <i>Poa trivialis</i> L.             | 9              | <i>Rumex obtusifolius</i> L.        | 4204                     |
| <i>Taraxacum campyloides</i> G.E.H. | 8              | <i>Taraxacum campyloides</i> G.E.H. | 4204                     |

Tableau 3. 8. Listes des espèces identifiées dans le stock semencier et dans la végétation du centre des prairies permanentes.

| Espèces identifiées dans les prairies permanentes |   |                                     |
|---|---|-------------------------------------|
| Communes aux deux compartiments (45)              | spécifiques à la végétation en place (32)                           | spécifiques au stock semencier (23) |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                    | <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.                            | <i>Anagallis arvensis</i> L.        |
| <i>Agrostis capillaris</i> L.                     | <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.B. ex J.P. & C.P.               | <i>Cardamine hirsuta</i> L.         |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.                    | <i>Bromus erectus</i> Huds.   | <i>Chenopodium album</i> L.         |
| <i>Allium vineale</i> L.                          | <i>Bromus hordeaceus</i> L.   | <i>Chenopodium polyspermum</i> L.   |
| <i>Alopecurus geniculatus</i> L.                  | <i>Bromus sterilis</i> L.   | <i>Epilobium hirsutum</i> L.        |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.                    | <i>Caltha palustris</i> L.  | <i>Epilobium roseum</i> Schreb.     |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.                   | <i>Cardamine pratensis</i> L.                                       | <i>Erophila verna</i> (L.) Chevall. |
| <i>Bellis perennis</i> L.                         | <i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>grandiflora</i> (Gaudin) S. & G.M. | <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.     |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.                 | <i>Cichorium intybus</i> L.   | <i>Heracleum sphondylium</i> L.     |
| <i>Centaurea thuilieri</i> (Dostál) J.D. & L.     | <i>Cynosurus cristatus</i> L.                                       | <i>Hypericum humifusum</i> L.       |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.                  | <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.                                  | <i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort. |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.                 | <i>Festuca pratensis</i> Huds.                                      | <i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort.  |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.                    | <i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P.Beauv.                              | <i>Lamium purpureum</i> L.          |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.                      | <i>Hordeum secalinum</i> Schreb.                                    | <i>Lithospermum arvense</i> L.      |
| <i>Daucus carota</i> L.                           | <i>Lathyrus pratensis</i> L.  | <i>Medicago sativa</i> L.           |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) D. ex N.             | <i>Leontodon autumnalis</i> L.                                      | <i>Oxalis corniculata</i> L.        |
| <i>Festuca rubra</i> L.                           | <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.                                    | <i>Papaver rhoeas</i> L.            |
| <i>Geranium dissectum</i> L.                      | <i>Lolium multiflorum</i> Lam.                                      | <i>Polygonum aviculare</i> L.       |
| <i>Holcus lanatus</i> L.                          | <i>Lotus pedunculatus</i> Cav.                                      | <i>Potentilla anserina</i> L.       |
| <i>Holcus mollis</i> L.                           | <i>Medicago lupulina</i> L.   | <i>Sonchus arvensis</i> L.          |
| <i>Hypochaeris radicata</i> L.                    | <i>Poa annua</i> L.   | <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill      |
| <i>Lolium perenne</i> L.                          | <i>Prunella vulgaris</i> L.   | <i>Veronica beccabunga</i> L.       |
| <i>Lotus corniculatus</i> L.                      | <i>Ranunculus acris</i> L.  | <i>Veronica officinalis</i> L.      |
| <i>Myosotis arvensis</i> Hill                     | <i>Ranunculus ficaria</i> L.  |                                     |
| <i>Phleum pratense</i> L.                         | <i>Rumex acetosa</i> L.   |                                     |
| <i>Plantago lanceolata</i> L.                     | <i>Senecio jacobaea</i> L.  |                                     |
| <i>Plantago major</i> L.                          | <i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz & Thell.                           |                                     |
| <i>Poa pratensis</i> L.                           | <i>Tragopogon pratensis</i> L.                                      |                                     |
| <i>Poa trivialis</i> L.                           | <i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv.                            |                                     |
| <i>Potentilla reptans</i> L.                      | <i>Veronica polita</i> Fr.  |                                     |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.                     | <i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray                                      |                                     |
| <i>Ranunculus repens</i> L.                       | <i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.               |                                     |
| <i>Rumex crispus</i> L.                           |   |                                     |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.                      |   |                                     |
| <i>Senecio vulgaris</i> L.                        |   |                                     |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.                 |   |                                     |
| <i>Taraxacum campyloides</i> G.E.Haglund          |   |                                     |
| <i>Trifolium dubium</i> Sibth.                    |   |                                     |
| <i>Trifolium pratense</i> L.                      |   |                                     |
| <i>Trifolium repens</i> L.                        |   |                                     |
| <i>Urtica dioica</i> L.                           |   |                                     |
| <i>Veronica arvensis</i> L.                       |   |                                     |
| <i>Veronica chamaedrys</i> L.                     |   |                                     |
| <i>Veronica persica</i> Poir.                     |   |                                     |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.                  |   |                                     |



### 2.2.2.2. Comparaison fonctionnelle

#### 2.2.2.2.1. Richesse en attributs

Les richesses en attributs sont significativement différentes entre les deux compartiments pour quatre propriétés fonctionnelles. Elle est supérieure dans la végétation en place pour la stratégie de régénération et la masse des semences alors que les valeurs sont supérieures dans le stock semencier pour l'histoire de vie et le mode de dissémination des semences (Figure 3. 22). Même si ces différences sont significatives d'un point de vue statistique, elles sont inférieures à un attribut, et les valeurs moyennes calculées sont fortes par rapport au nombre total d'attributs distingués par propriété. En ne considérant que la présence ou l'absence des espèces possédant ces attributs, je mets en évidence que les communautés végétales des deux compartiments possèdent en moyenne presque tous les attributs pour chaque propriété fonctionnelle.

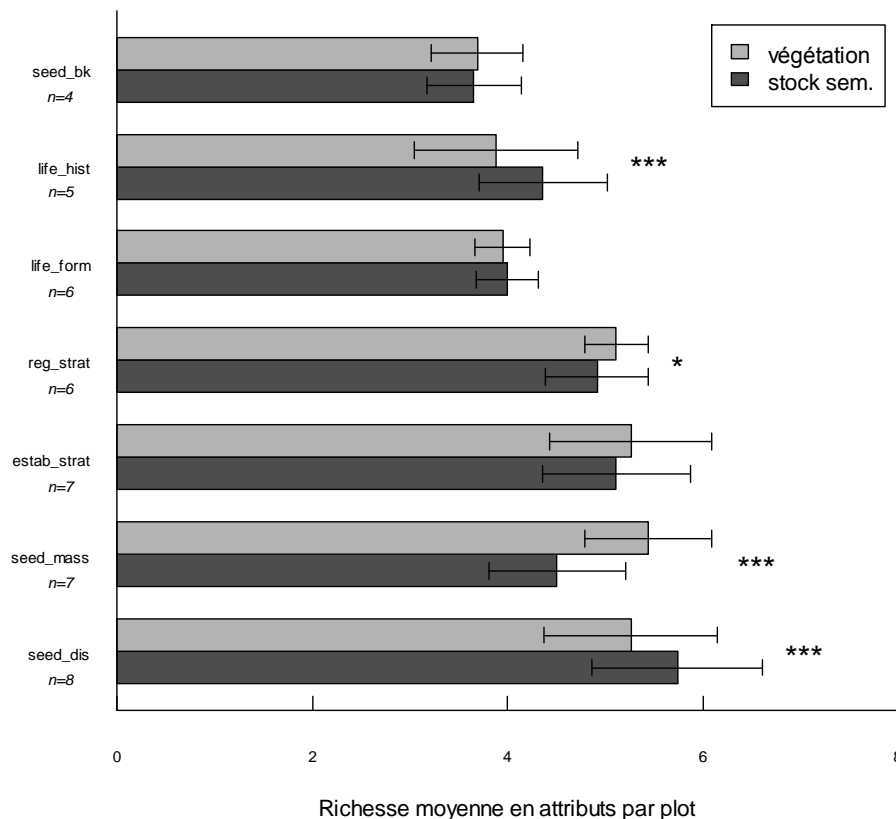


Figure 3. 22. Comparaison des moyennes ( $\pm$  écart-type) des richesses en attributs de la végétation en place et du stock semencier au centre des prairies permanentes pour chacune des propriétés fonctionnelles : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences. "\*\*\*" différence significative pour  $P < 0,01$  ; "\*\*\*\*" différence significative pour  $P < 0,001$  - test *t* de Student.

2.2.2.2.2. *Composition en attributs*

Les analyses de similitude effectuées à partir des proportions d'espèces possédant chaque attribut démontrent une différence très significative entre la composition en attributs du stock semencier et celle de la végétation en place, pour les sept propriétés fonctionnelles étudiées (Figure 3. 23). Les graphes ne montrent pas de distinction claire entre les deux nuages de points des deux compartiments testés (*i.e.* les deux nuages de points se chevauchent au moins partiellement). Ceci rend compte de la faible similitude fonctionnelle entre les deux communautés végétales associées. Elles partagent donc un certain nombre d'attributs, comme démontré par la comparaison

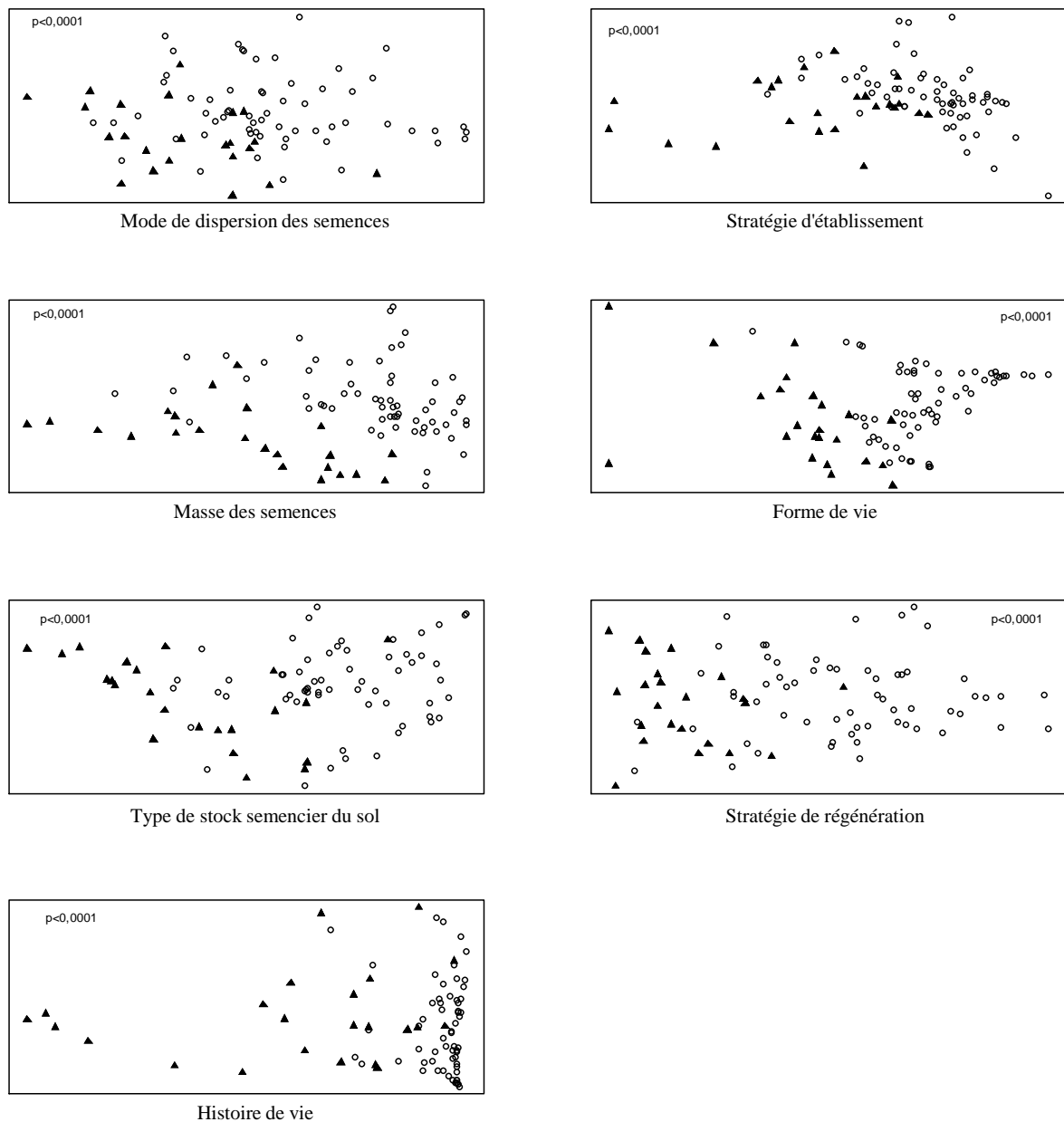
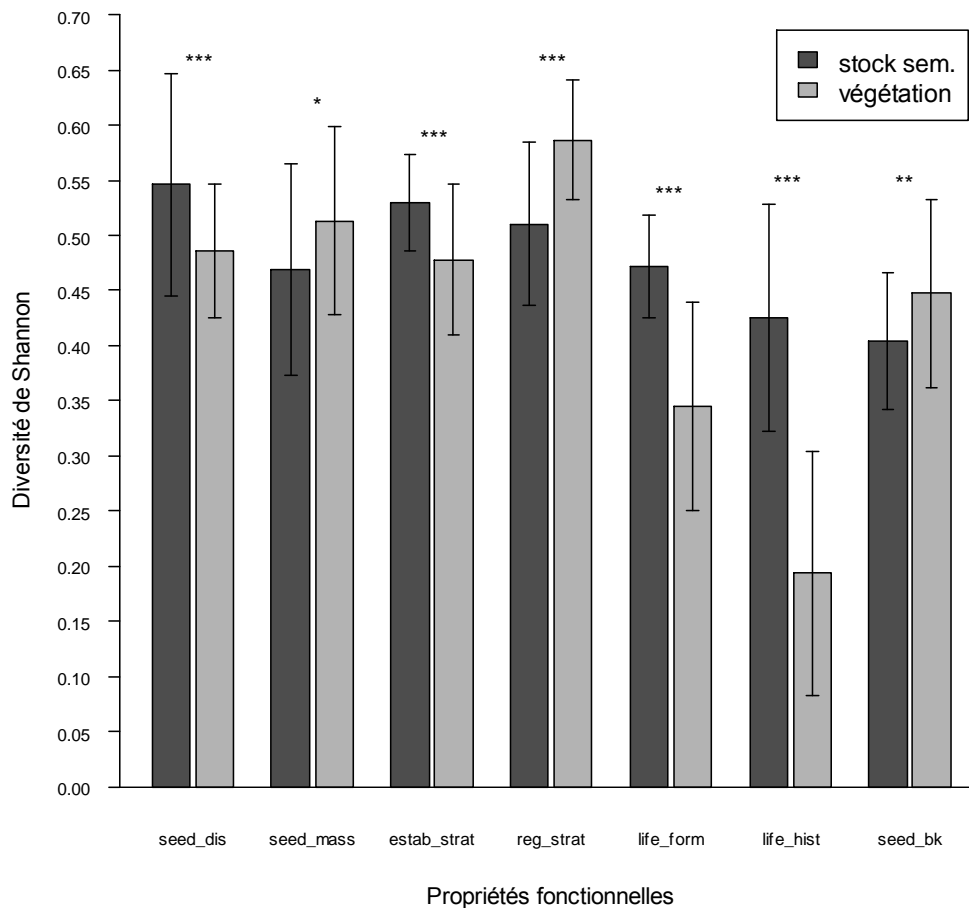


Figure 3. 23. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur la végétation en place et le stock semencier en prairies permanentes. ▲ : stock semencier ( $n=61$ ) ; ○ : végétation en place ( $n=61$ ).

de la richesse en attributs, avec des proportions équivalentes. Par contre, cette analyse de similitude laisse supposer que pour certains attributs communs aux deux communautés, les proportions sont nettement différentes. J'ai confirmé ce point par la comparaison des diversités fonctionnelles, calculées grâce à l'indice de Shannon (Figure 3. 24). Quelle que soit la propriété fonctionnelle considérée, la différence de diversité de Shannon moyenne par plot est toujours significative. Elle est supérieure dans le stock semencier pour le mode de dissémination des semences, la stratégie d'établissement, la forme de vie et l'histoire de vie. Pour les trois autres propriétés fonctionnelles, la différence est en faveur de la végétation en place. Une faible diversité de Shannon dans un compartiment, par rapport à l'autre, indique que ce compartiment présente des attributs peu représentés et d'autres très largement représentés et donc potentiellement caractéristiques de ce compartiment.



**Figure 3. 24. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$  écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux compartiments étudiés en prairies permanentes. *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences.**



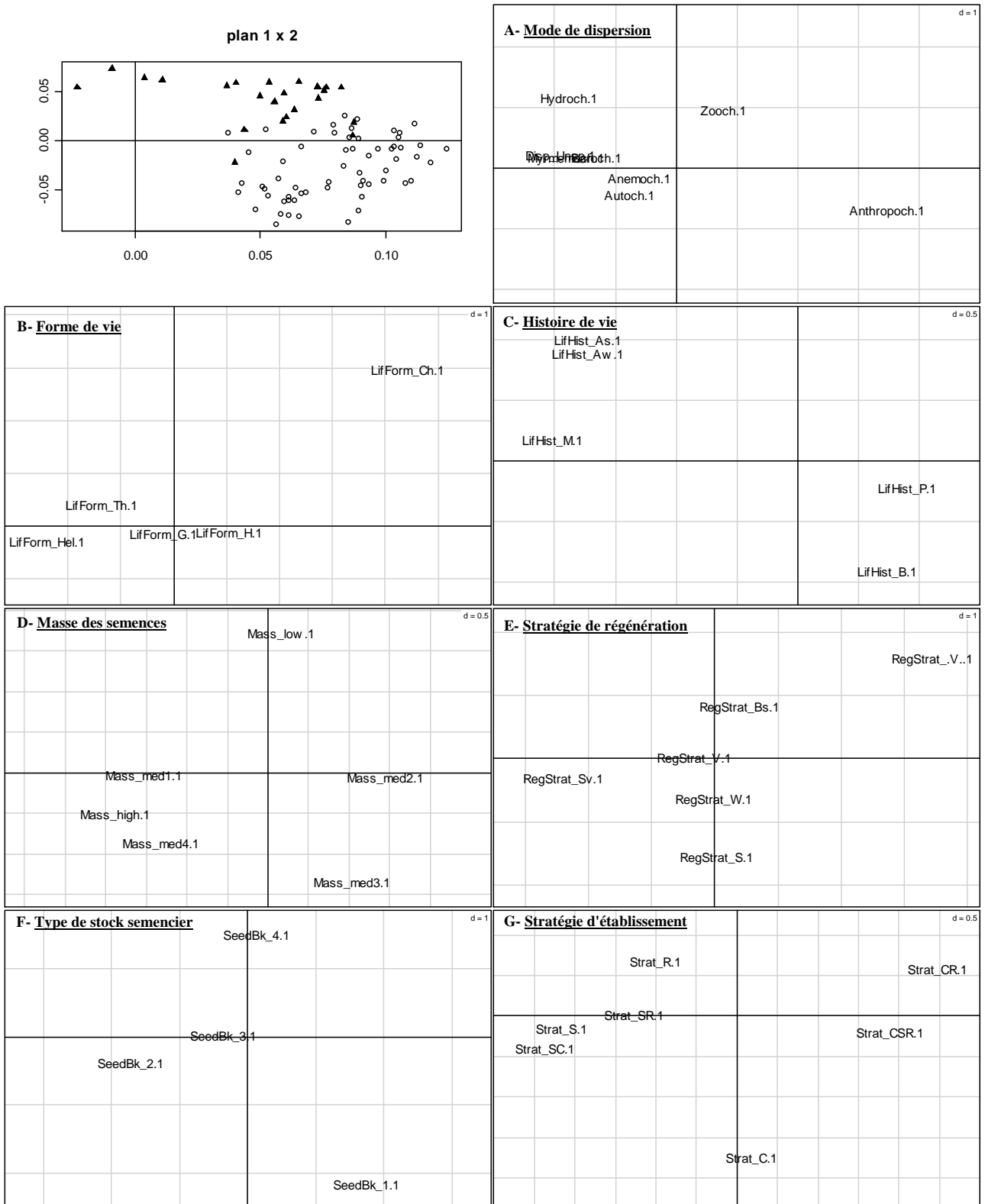


Figure 3. 26. Représentations graphiques des résultats de l'analyse de co-inertie en distinguant chaque propriété fonctionnelle. ▲ : stock semencier ; O : végétation en place. Le descriptif des dénominations se trouve dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations indique la possession de l'attribut par les espèces.

## **2.3. Discussion des résultats obtenus sur l'étude du stock semencier et de la végétation en place**

### **2.3.1. Le stock semencier dans les horizons de sol des parcelles agricoles**

Les travaux menés sur le rôle potentiel du stock semencier comme source d'espèces pour la végétation en place sur le sol concluent souvent sur un pouvoir très faible en champs cultivés (Albrecht and Pilgram, 1997), et un pouvoir fort en prairies permanentes (Lopez-Mariño et al., 2000; Milberg, 1993; Peco et al., 1998). Avant de vérifier ce pouvoir dans le cas particulier de l'IE de Mirecourt convertie à l'agriculture biologique depuis seulement 6 ans, j'ai étudié si les caractéristiques de ce stock semencier différaient selon la profondeur considérée. Je fais l'hypothèse que l'expression de cette source potentielle (germination des semences de nouvelles espèces contenues dans le sol) est favorisée par un travail du sol disposant les semences dans des conditions favorables à leur germination (Grundy et al., 2003). Ce travail du sol sera différent si l'agriculteur doit faire remonter des semences (de nouvelles espèces en comparaison de la végétation en place) profondément enfouies, ou bien s'il doit favoriser l'apport de lumière à des semences enfouies superficiellement.

#### 2.3.1.1. Différences taxonomiques et fonctionnelles entre les deux horizons testés

Les comparaisons taxonomiques et fonctionnelles des semences contenues dans les deux horizons de sol ont des conclusions distinctes en prairies permanentes et en champs cultivés. J'ai mis en évidence une similitude fonctionnelle forte en prairies permanentes et relativement faible en champs cultivés. À l'inverse, la similitude taxonomique est moyenne en prairies permanentes et relativement forte en champs cultivés.

Dans les deux types de parcelles, les variabilités des densités sont très élevées. Je pose l'hypothèse que ceci est dû à l'échantillonnage du sol dans les parcelles : pour une espèce donnée, la localisation des semences dans la parcelle est souvent ponctuelle, et non continue. Ceci a été bien montré dans le cas des champs cultivés (Albrecht and Forster, 1996; Dessaint, 1991; Dessaint et al., 1996; Dessaint et al., 1991; Dutoit et al., 1999).

#### 2.3.1.1.1. Cas des champs cultivés

En champs cultivés, la comparaison taxonomique indique une forte similitude entre les deux horizons de sol malgré quelques espèces spécifiques à l'horizon supérieur - 6 espèces - et à l'horizon inférieur - 8 espèces. Il faut noter que les 8 espèces identifiées uniquement dans l'horizon inférieur appartiennent, dans d'autres parcelles de l'exploitation étudiée, à la végétation en place. En ce qui concerne les espèces spécifiques de l'horizon supérieur (*Carduus nutans*, *Epilobium roseum*, *Papaver rhoeas*, *Rumex obtusifolius*, *Taraxacum campylodes* et *Veronica arvensis*), certaines possèdent des semences légères et/ou anémochores diminuant ainsi les probabilités de transfert vertical (*C. nutans*, *T. campylodes*, *V. arvensis*). Les densités indiquent également une similitude entre les deux horizons. Cependant, le volume de l'horizon inférieur est le double de celui de l'horizon supérieur. Il existe donc, par unité de volume, une différence entre les deux horizons. Cette différence peut être due à un travail du sol superficiel qui n'enfouit pas les semences à plus de 8 cm (Barberi and Lo Cascio, 2001; Conn, 2006), en synergie avec des labours périodiques qui facilitent davantage la remontée des semences que leur enfouissement dans les couches profondes du sol (Mohler et al., 2006).

La seule distinction fonctionnelle, entre les espèces contenues dans les deux horizons, décelée par l'analyse de co-inertie, est la plus forte abondance, dans l'horizon inférieur, d'espèces tolérantes aux stress et se régénérant surtout par voie végétative. Mais ces caractéristiques fonctionnelles ne correspondent pas aux espèces identifiées uniquement dans l'horizon inférieur. Je n'explique pas non plus que le stock semencier contienne des abondances relatives si fortes d'espèces se régénérant par voie végétative alors même que le stock semencier est par définition constitué de semences. L'un des deux attributs qui ressort nettement de l'analyse de co-inertie est bien cette stratégie de régénération, et non la stratégie mixte, semences et voie végétative. Il est possible qu'il y ait un biais dans mon jeu de données initiales puisque pour les champs cultivés, l'ensemble des semences n'ont pas pu germer lors de cette première campagne de germination. L'épaisseur de sol - environ 5 cm - ne permettait pas aux semences enfouies de germer. À titre comparatif, des travaux allemands ont dénombré jusqu'à 104 000 semences/m<sup>2</sup> (Albrecht and Forster, 1996) alors que je n'en dénombre pas plus de 5 410 en moyenne dans les 25 premiers centimètres de sol.

#### 2.3.1.1.2. Cas des prairies permanentes

La comparaison taxonomique montre une densité de semences et une richesse spécifique supérieures dans l'horizon supérieur. Ceci confirme les résultats obtenus dans un travail

mené dans les prairies riches du nord du Royaume-Uni (Smith et al., 2002). Je pose trois hypothèses pour expliquer ce résultat. Tout d'abord, la pluie de semences peut être l'une des causes de cette différence en apportant des quantités élevées de semences à la surface du sol (Jensen, 1998). Cette pluie de semences apporte principalement des semences issues de plantes à proximité du site d'étude, de l'ordre de quelques mètres. Ceci entraîne une très forte similitude de composition taxonomique entre la végétation en place et la pluie de semences qui parvient au sol (Jensen, 1998). Ma seconde hypothèse est le faible transfert de semences entre l'horizon supérieur (0-5 cm) et l'horizon inférieur (5-10 cm). Et enfin, la troisième est un taux élevé de dégénérescence des semences lorsqu'elles sont enfouies à plus de 5 cm dans le sol. Ainsi, même si le transfert vertical se produisait, la densité du stock semencier serait toujours plus faible dans l'horizon inférieur que dans l'horizon supérieur. Cependant, des travaux montrent que l'enfouissement de semences engendre le plus souvent l'accroissement de leur viabilité (Anderson, 2004; Colbach et al., 2006a; Colbach et al., 2000b; Critchley et al., 2006; Sagar and Mortimer, 1976). Cet enfouissement place les semences dans des conditions à la fois de manque de lumière inhibant ainsi la germination (Grundy et al., 2003) et de protection contre les prédateurs tels que les oiseaux ou les carabidae (Anderson, 2007; Holland, 2002; Holland et al., 2008).

Le faible taux de transfert vertical des semences peut être dû à l'absence de "moteurs" tels que les animaux fouisseurs comme les micro-mammifères (Spencer et al., 1985; Tilman, 1983). Il peut être dû aussi à des masses de semences trop faibles. La description fonctionnelle des espèces présentes uniquement dans l'horizon supérieur indique qu'il s'agit essentiellement d'espèces produisant des semences de masses faibles. Ceci corrobore cette hypothèse, au moins pour ces espèces que l'on ne retrouve pas dans l'horizon inférieur. De plus, ce sont des espèces qui constituent un stock semencier persistant. Ce dernier point peut aussi engendrer une accumulation des semences de ces espèces dans l'horizon supérieur et expliquer ainsi les différences taxonomiques mises en évidence dans mon travail.

Enfin, les espèces identifiées uniquement dans l'horizon inférieur produisent aussi des semences légères et persistantes, mais leur transfert depuis la surface du sol est soit facilité soit elles subissent de forts taux de prédation lorsqu'elles sont en surface.

Au point de vue fonctionnel, j'ai montré une forte similitude entre les deux horizons, à la fois pour les compositions fonctionnelles et les diversités fonctionnelles. Les deux seules différences identifiées concernent les richesses moyennes par plot d'attributs pour la masse des semences et le mode de dispersion des semences, plus élevées dans l'horizon supérieur. Ces résultats s'expliquent par l'absence de semences très légères dans certains horizons inférieurs testés d'une part. Et d'autre part, les espèces anémochores, généralement plus légères et présentant un



encombrement supérieur (à cause d'expansions (*e.g.* papus de *Taraxacum campylodes*) facilitant la prise au vent) sont peu représentées dans cet horizon inférieur dans les sites expérimentés.

#### 2.3.1.2. Les pratiques agricoles pourraient-elles modifier les caractéristiques des stocks semenciers identifiés dans les deux horizons de sol ?

Le travail du sol peut modifier les caractéristiques du stock semencier, dans les deux horizons. Cependant, la similitude taxonomique assez forte démontrée en champs cultivés laisse peu d'espoir de faire émerger dans l'horizon supérieur de nouvelles espèces depuis l'horizon inférieur. Par contre, un travail du sol profond peu modifier les caractéristiques fonctionnelles du stock semencier de l'horizon superficiel. Il peut également enfouir certaines semences, augmentant ainsi leur durée de viabilité (Anderson, 2004; Colbach et al., 2006a; Colbach et al., 2000b; Critchley et al., 2006; Sagar and Mortimer, 1976) ce qui peut être un risque s'il s'agit d'adventices très nuisibles à la production agricole.

En prairies permanentes, le transfert de semences dans l'horizon supérieur depuis l'horizon inférieur est plus problématique. En effet, le travail du sol doit minimiser la destruction du couvert végétal qui produit de la biomasse afin d'apporter le fourrage nécessaire à l'agriculteur. De plus, si le panel de matériel est très conséquent pour travailler le sol en champs cultivés, il est bien plus restreint en prairies permanentes. Cependant, certains outils à dents ou à disques droits permettent de fendre le sol sur les premiers centimètres. Ceci permet le passage de la lumière jusqu'au sol et le réchauffement plus rapide du sol, si le travail est réalisé dans des conditions favorables. La lumière et la température vont alors favoriser la germination et le développement des semences précédemment enfouies. L'expulsion de terre par les micro-mammifères fouisseurs (Spencer et al., 1985; Tilman, 1983) peut également faire émerger des semences enfouies dans les horizons profonds du sol.

### **2.3.2. Différences taxonomiques et fonctionnelles entre le stock semencier et la végétation en place**

#### 2.3.2.1. Cas des champs cultivés

L'étude comparative que j'ai menée entre la flore adventice en place et le stock semencier de dix champs cultivés (six parcelles différentes dont quatre dans lesquelles j'ai réalisé

des relevés floristiques deux années successives) montre des différences taxonomiques significatives. En revanche, les différences fonctionnelles sont moins marquées.

D'un point de vue taxonomique, le stock semencier semble pouvoir être une source pour seulement sept espèces : *A. cynapium*, *A. vineale*, *C. nutans*, *C. polyspermum*, *H. radicata*, *P. oleracea* et *S. arvensis*. Sachant que j'ai relevé quatre de ces sept espèces (*A. cynapium*, *A. vineal*, *C. nutans* et *C. polyspermum*) dans la végétation en place au centre d'autres parcelles de l'exploitation, ce résultat confirme le faible pouvoir de source d'espèces du stock semencier (Albrecht and Pilgram, 1997; Dutoit et al., 2003b). Ces sept espèces sont toutes compétitives et/ou rudérales, exceptée *C. polyspermum* pour laquelle je n'ai pas l'information. Ces caractéristiques fonctionnelles indiquent que ces espèces ont les capacités à se développer dans la végétation en place malgré les perturbations régulières opérées par les activités agricoles (Dutoit et al., 2003b; Roschewitz et al., 2005a). Seules les espèces bisannuelles ou pérennes - *A. vineale*, *C. nutans*, *H. radicata* et *S. arvensis* - seront *a priori* défavorisées par les cultures annuelles : elles ne pourront pas terminer leur cycle de végétation, sauf si l'itinéraire technique le permet (non travail du sol par exemple). Cependant, ces mêmes espèces adoptent surtout un mode de régénération par voie végétative qui leur permet alors de subsister au centre des parcelles dans la flore en place (Marshall, 2004).

J'ai mis en évidence une similitude relativement forte entre les espèces dominantes dans la végétation en place et les espèces dominantes dans le stock semencier : quatre espèces parmi les sept plus abondantes sont communes aux deux compartiments (*A. myosuroides*, *P. trivialis*, *V. arvensis*, *M. recutita*).

La comparaison des richesses en attributs indique des différences significatives pour cinq des sept propriétés. Je fais l'hypothèse que ce résultat est dû uniquement au fait que le nombre d'espèces identifiées dans la végétation en place est presque le double du nombre d'espèces identifiées dans le stock semencier (64 espèces contre 37 espèces respectivement). La composition en attributs est aussi distincte entre les deux compartiments pour la masse des semences et la stratégie d'établissement. L'analyse de co-inertie confirme une différence fonctionnelle quant à la masse des semences : la végétation en place contient des proportions plus fortes d'espèces produisant des semences lourdes (*i.e.* > 10 mg). En revanche, la stratégie d'établissement n'apparaît pas discriminante. Cette même analyse a fait ressortir également que la végétation en place contenait des proportions plus fortes que le stock semencier d'espèces géophytes, se régénérant par voie végétative. La présence de géophytes dans la végétation en place est peu fréquente dans les travaux publiés dans la littérature (Marshall, 2004). Je fais l'hypothèse qu'il s'agit d'un artefact de la méthodologie utilisée pour connaître le stock semencier du sol : elle ne me permettait pas de conserver les organes de régénération végétative dans les échantillons de sol (tamisage à 5 mm).

Ceci se traduit donc par une proportion très faible de ces espèces dans le stock semencier et une proportion plus élevée (d'où son identification dans l'analyse de co-inertie) dans la végétation en place. De la même façon, mes résultats vont à l'encontre des résultats de la littérature quant à la présence importante dans la végétation d'espèces produisant des semences lourdes. Les adventices des champs cultivés sont bien plus souvent des espèces qui produisent une grande quantité de petites semences (Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997), c'est-à-dire des espèces à stratégie de sélection *r* (MacArthur and Wilson, 1967). Cependant, l'analyse de co-inertie ne fait ressortir que les différences majeures entre les deux compartiments testés. Il faut donc relativiser ces résultats entre ces deux compartiments. De plus, la seule saison de germination opérée sur les prélèvements de sol ne m'a sans doute pas permis d'identifier l'ensemble des espèces et des individus contenus dans ces échantillons (en particulier lorsque les épaisseurs de sol dans mes échantillons déposés en serre était de 5-6 cm).

#### 2.3.2.2. Cas des prairies permanentes

J'ai mis en évidence des différences taxonomiques et fonctionnelles entre la végétation en place au centre des prairies permanentes et le stock semencier associé à ces plots. Les différences de richesses spécifiques moyennes par plot en faveur de la végétation en place peuvent être relativisées en regard des efforts d'échantillonnage dans ces deux compartiments : cet effort est théoriquement plus faible pour le stock semencier que pour la végétation en place (respectivement 50 % et 73 % du nombre total d'espèces potentiellement présentes). Cependant ces valeurs ne sont que théoriques, issues de la méthode d'estimation de Jackknife. J'ai montré notamment que ces valeurs étaient très nettement sous-estimées dans le cas de la végétation en place des prairies permanentes.

Les listes d'espèces identifiées dans la végétation en place et dans le stock semencier montrent que le stock semencier contient des semences de 23 espèces absentes du tapis végétal. Les comparaisons fonctionnelles montrent, de la même façon, que le stock semencier peut en théorie modifier la composition fonctionnelle de la végétation en augmentant ou en réduisant la proportion de tel ou tel attribut. J'ai également montré que la moitié des espèces contenues dans le stock semencier est commune avec la végétation en place. La présence de ces espèces dans les deux compartiments peut s'expliquer par l'alimentation du stock semencier par la végétation en place (Jensen, 1998), et/ou par le stock semencier qui sert de source de semences pour l'établissement d'espèces végétales dans la prairie. Un moyen de tester ces hypothèses serait de détruire la végétation en place sur des placettes et de relever sur la moitié d'entre-elles les espèces qui germent et sur l'autre moitié d'installer des

pièges captant la pluie de semences au niveau du sol. D'autres pièges situés au-dessus de la végétation devraient permettre d'identifier la partie de la pluie de semences en provenance du voisinage de la parcelle. Enfin, la présence, dans le stock semencier, d'espèces absentes de la végétation en place s'explique principalement par des apports de semences *via* la pluie de semences issues du voisinage de la parcelle (Jensen, 1998). Les apports de semences par les animaux peuvent également expliquer la présence de ces espèces puisque la flore du stock semencier est caractérisée par la zoochorie.

La majorité des travaux qui ont étudié le stock semencier et la végétation en place dans des prairies permanentes ont également montré une faible similitude de la végétation entre ces deux compartiments (Edwards and Crawley, 1999; Lopez-Mariño et al., 2000; Milberg, 1993; Peco et al., 1998). Par exemple, Lopez-Mariño et al. (2000) ont obtenu un indice de Sørensen de 0,43 ce qui est encore plus faible que dans le cas des prairies permanentes de Mirecourt ( $SI_0 = 0,62$ ). Cette différence de composition entre les deux compartiments peut être due à la faible proportion d'espèces prairiales pérennes dans le stock semencier. Ces espèces produisent peu de graines puisqu'elles alternent entre une régénération végétative et une régénération par semences qui forment un stock semencier éphémère (Thompson et al., 2003; Thompson and Grime, 1979). Ces semences germent ou dégènerent l'année de leur libération par la plante-mère. Ceci explique que je ne les ai pas retrouvées dans le stock semencier pour lequel les prélèvements de sol ont été effectués avant cette libération. La végétation en place des prairies permanentes est dominée par des espèces compétitives pour l'utilisation des ressources : la densité élevée de végétation induit la sélection des espèces capables de capter le maximum des ressources disponibles - eau, lumière, éléments minéraux - et de les utiliser efficacement. Cette densité de végétation constitue une pression de sélection favorisant donc les espèces les plus compétitives (Dumont et al., 2009). En revanche, cette pression de sélection ne s'opère pas sur le stock semencier. Celui-ci contient une large proportion d'espèces annuelles produisant beaucoup de petites semences pouvant survivre très longtemps dans le sol (Milberg, 1993). Il s'agit souvent d'espèces rudérales (Zimmergren, 1980) comme le montrent les 14 espèces adventices de champs cultivés identifiées dans ce stock semencier des prairies de Mirecourt. Ce résultat montre bien que dans les conditions agricoles et paysagères étudiées, les messicoles ne disparaissent pas du stock semencier lorsque les prairies sont vieilles de plus de dix ans - ce qui est le cas des prairies testées - comme le montraient Dutoit et al. (2003b). Ces auteurs ne trouvaient que deux espèces messicoles : *P. rhoeas* et *Galeopsis angustifolium*. Ces espèces ne sont pas suffisamment compétitives pour s'établir et survivre dans le couvert dense formé par la végétation prairiale excepté peut-être lors de la création de trouées dans cette végétation (King,

2007). Ces trouées, en diminuant la compétition avec les espèces déjà en place (Kotanen, 1997) notamment la compétition pour la lumière (Rook and Tallowin, 2003), facilitent le développement d'espèces végétales à partir du stock semencier (Grubb, 1977; Kalamees and Zobel, 2002; Lavorel et al., 1994; Thompson and Grime, 1979).

### **2.3.3. Stock semencier : source ou refuge d'espèces végétales pour les centres des parcelles ?**

#### **2.3.3.1. Cas des champs cultivés**

Le pouvoir de source potentielle d'espèces nouvelles du stock semencier pour le centre des champs cultivés est faible puisqu'il ne concerne que sept espèces (*A. cynapium*, *A. vineale*, *C. nutans*, *C. polyspermum*, *H. radicata*, *P. oleracea*, *S. arvensis*). Le développement trop important de ces sept espèces peut avoir des conséquences négatives sur le rendement de la culture. Elles ont un fort pouvoir compétitif pour les ressources, notamment l'eau et les éléments minéraux et aussi la lumière. Elles pourront donc nuire à la production agricole si leurs abondances sont trop élevées (Caussanel, 1989). Cependant, ces espèces se développent par ailleurs dans la végétation en place d'autres parcelles de l'exploitation. Ce rôle de source d'espèces est donc à minimiser (Dutoit et al., 2003b).

Parmi les 64 espèces identifiées dans la végétation en place, 30 sont communes avec le stock semencier. Ce dernier constitue donc un refuge pour ces espèces. La similitude entre les espèces dominantes des deux compartiments ré-affirme son caractère de refuge d'espèces. Ce pouvoir est augmenté du fait d'un faible taux de germination des semences contenues dans le sol à chaque travail du sol : seulement 1 à 10 % (e.g. Albrecht and Pilgram, 1997; Barralis and Chadoeuf, 1980; Debaeke, 1988a; Debaeke, 1988b; Roberts and Ricketts, 1979). La proportion d'espèces communes aux deux compartiments est inférieure à ce que relate la littérature (Albrecht and Pilgram, 1997; Dutoit et al., 2003b). Ceci peut provenir du fait que je n'ai pas encore déterminé l'ensemble des semences contenues dans mes échantillons. J'ai compté grâce à cette première saison de germination, et sur les 25 premiers centimètres de sol, en moyenne 5 410 semences/m<sup>2</sup>. D'autres valeurs, en Allemagne s'échelonnent de 200 à 104 000 semences/m<sup>2</sup> (Albrecht and Forster, 1996). Il est donc important de poursuivre la mise en germination de mes échantillons.

Enfin, d'un point de vue agro-écologique, le stock semencier par son rôle de source et de refuge constitue un levier d'action pour l'agriculteur désireux de concilier la diversité végétale et la production de ses champs cultivés. Il s'agit de gérer les populations d'adventices en limitant leurs

abondances en dessous d'un seuil de nuisibilité qui doit être défini par l'agriculteur selon ses priorités : sociales (temps de travail pour le désherbage mécanique), environnementales (préservation d'un patrimoine végétal et d'un fonctionnement écologique complexe de l'agrosystème) ou économiques (maximiser la production en limitant la concurrence entre les adventices et les espèces cultivées). Alors que certains agriculteurs mènent une lutte intensive contre les adventices, d'autres au contraire préfèrent économiser leur temps et leur budget alloués au désherbage (Coquil et al., 2009a; Gerber and Coquil, 2008).

### 2.3.3.2. Cas des prairies permanentes

Les comparaisons taxonomiques laissent supposer que le stock semencier peut être une source de 23 espèces nouvelles pour la végétation en place du centre des prairies permanentes, potentiel déjà mis en évidence dans d'autres travaux (Amiaud and Touzard, 2004; Edwards and Crawley, 1999; Smith and Haukos, 2002). Cependant, la comparaison et la caractérisation fonctionnelles des végétations des deux compartiments indiquent des incompatibilités fonctionnelles de ces espèces avec les conditions de stress et de perturbation existant dans la végétation en place (Gaujour et al., soumis-b).

Les pressions de sélection opérant dans cette végétation défavorisent les espèces les moins compétitives. Ces espèces, largement présentes dans le stock semencier, peuvent parfois s'établir au centre de la parcelle mais ne parviennent pas à survivre du fait d'une trop forte compétition pour les ressources, notamment la lumière. La faible lumière et la modification de sa qualité (rapport rouge/rouge lointain - [R]/[FR] ) - Kruk et al., 2006) parvenant au sol peuvent également limiter la germination des semences (Kruk et al., 2006) : par exemple, *Plantago major* L. et *Lolium multiflorum* Lam. voient la germination de leurs semences inhibée lorsque que le rapport [R]/[FR] est respectivement inférieur à 0,6 (Franckland & Poo, 1980 in Kruk et al., 2006) et compris entre 0,5 et 0,8 (Deregibus et al., 1994).

Le stock semencier des prairies permanentes ne semble donc pas avoir un fort rôle de source d'espèces végétales nouvelles pour la végétation en place. Cependant, du fait des nombreuses espèces communes entre les deux compartiments, le stock semencier peut avoir un rôle de refuge pour ces espèces : en cas de perturbations trop fortes dans la parcelle, ces espèces pourront disparaître de la végétation en place - en demeurant dans le stock semencier - puis se ré-établir lorsque les perturbations auront cessé grâce aux semences contenues dans le stock semencier. Ce ré-établissement des espèces dépend de la persistance des semences dans le sol (ter Heerdt et al., 1999), de leur profondeur d'enfouissement (Akinola et al., 1998a) et de leur abondance (Blackshaw

et al., 2005). J'ai montré que le stock semencier contenait des abondances élevées en espèces formant un stock semencier avec une forte persistance. Si le ré-établissement de ces espèces communes est faible, les freins proviennent soit de l'abondance des semences dans le sol, soit de leur profondeur d'enfouissement (Akinola et al., 1998b) mais pas de leur persistance. En moyenne par plot, j'ai compté environ 4 000 semences/m<sup>2</sup> sur les 10 premiers centimètres de sol. Un cas en prairies humides de l'ouest de la France (Amiaud and Touzard, 2004) présente une valeur moyenne beaucoup plus élevée sur une profondeur de 5 cm : 27 340 semences/m<sup>2</sup> avec la même méthode de détermination des plantules mais avec des espèces qui produisent de très nombreuses semences. L'abondance relativement faible des semences pourrait donc constituer un frein majeur au ré-établissement des espèces à partir du stock semencier du sol. De plus, j'ai identifié dans la végétation en place 32 espèces absentes du stock semencier. Le pouvoir de refuge du stock semencier pour la végétation prairiale est donc limité puisque près de 42 % des espèces de la végétation en place ne sont pas présentes dans le stock semencier. Ce faible pouvoir de refuge a déjà été mis en évidence par Akinola et al. (1998). Ces espèces, uniquement identifiées dans la végétation en place, sont pour plus de la moitié d'entre-elles - 24 espèces sur 32 - des espèces pérennes, qui ne nécessitent donc pas systématiquement d'être présentes dans le stock semencier pour survivre dans la végétation en place. Pour les autres espèces, annuelles ou bisannuelles, leur survie peut être assurée par la pluie de semences opérée naturellement ou bien *via* les machines agricoles souillées. Par exemple, les faucheuses peuvent transporter, sur des distances relativement longues selon la disposition des parcelles dans le territoire, plusieurs centaines de milliers de semences (Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997).

Le stock semencier et la végétation en place en prairies permanentes présentent donc de nombreuses différences, à la fois taxonomiques et fonctionnelles. Si les différences taxonomiques laissent penser que le stock semencier constitue une source potentielle d'espèces nouvelles pour la végétation en place au centre des prairies, les différences fonctionnelles montrent que les espèces potentiellement concernées n'ont pas les aptitudes biologiques pour s'établir et/ou survivre dans la végétation au centre des parcelles. Les perturbations - pâturage, fauche - et les compétitions pour les ressources en œuvre dans le tapis végétal empêchent le développement de ces espèces. Le stock semencier ne constitue donc pas une source potentielle d'espèces pour la végétation en place. Son rôle de refuge d'espèces est également limité à la part des espèces communes entre les deux compartiments, qui représente 58 % des espèces relevées dans la végétation en place. Pour ces espèces communes, je fais l'hypothèse que la végétation en place alimente en semences le stock semencier du sol, qui en retour permet la régénération de ces espèces lorsque des trouées se produisent dans la matrice végétale prairiale. Le stock semencier doit également être alimenté par la

pluie de semences, mais la littérature sur ce sujet est rare ce que déploraient déjà Bakker et al. il y a plus de dix ans (Bakker et al., 1996).



### 3. La végétation en place dans les interchamps

#### 3.1. Les comparaisons de la végétation en place des interchamps avec celle du centre des parcelles cultivées

##### 3.1.1. Comparaison taxonomique

La richesse spécifique dans les interchamps des champs cultivés est significativement plus faible que celle du centre des parcelles ( $t = -4,56$ ,  $ddl = 31$ ,  $P = 7,4.10^{-5}$ ; Figure 3. 27). La richesse spécifique est en moyenne de  $19,33 \pm 4,76$  espèces dans l'interchamp et de  $27,4 \pm 5,38$  espèces dans les centres des parcelles. J'ai identifié 78 espèces végétales dans les 18 interchamps échantillonnés, et 65 espèces dans les 15 centres de parcelles étudiés en 2008. Parmi les 91 espèces identifiées, 52 sont communes entre les deux compartiments (Tableau 3. 9).

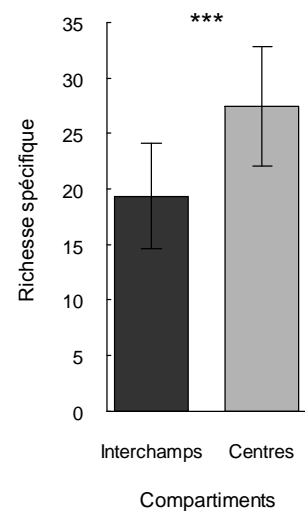


Figure 3. 27. Richesses spécifiques moyennes ( $\pm$  écart-type) dans les deux compartiments étudiés. "\*\*\*\*" différence significative pour  $P < 0,001$  - test  $t$  de Student.

J'obtiens les indices de Sørensen suivants :  $SI_0 = 0,72$  et  $SI_{max} = 0,90$ .

La faible différence entre les deux indices indique que les compositions spécifiques des communautés des deux compartiments étudiés présentent une similitude relativement élevée, ce que confirment les nombres d'espèces présentés ci-dessus.

##### 3.1.2. Comparaison fonctionnelle

###### 3.1.2.1. Richesse en attributs

La richesse en attributs est significativement supérieure pour les plots localisés au centre des parcelles, pour deux des propriétés fonctionnelles testées : l'histoire de vie et le mode de dissémination des semences (Figure 3. 28). De plus, même si la différence n'est pas significative pour les autres propriétés, la tendance est toujours en faveur des plots centraux.

Tableau 3. 9. Listes des espèces identifiées dans la végétation en place des interchamps et du centre des champs cultivés.

| Espèces communes (52)                          | Espèces uniquement au centre (26)                  | Espèces uniquement en interchamps (13)                          |
|--|--|---|
| <i>Achillea millefolium</i> L.                 | <i>Anagallis foemina</i> Mill.                     | <i>Agrostis capillaris</i> L.                                   |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.                 | <i>Aphanes arvensis</i> L.                         | <i>Allium vineale</i> L.  |
| <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.            | <i>Brassica oleracea</i> L.                        | <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.                 | <i>Bromus secalinus</i> L.                         | <i>Bromus erectus</i> Huds.                                     |
| <i>Anagallis arvensis</i> L.                   | <i>Carduus nutans</i> L.                           | <i>Carex</i> sp.  |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.                | <i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce           | <i>Cichorium intybus</i> L.                                     |
| <i>Bromus hordeaceus</i> L.                    | <i>Chaenorrhinum minus</i> (L.) Lange subsp. minus | <i>Cruciata laevipes</i> Opiz                                   |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.              | <i>Chenopodium album</i> L.                        | <i>Festuca pratensis</i> Huds.                                  |
| <i>Centaurea jacea</i> L.                      | <i>Cirsium dissectum</i> (L.) Hill                 | <i>Hypochaeris radicata</i> L.                                  |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.               | <i>Euphorbia helioscopia</i> L.                    | <i>Poa annua</i> L.   |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> L.              | <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench [nom. cons.]    | <i>Prunella vulgaris</i> L.                                     |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.              | <i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á.Löve            | <i>Rubus fruticosus</i> L.                                      |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.                 | <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.                    | <i>Tragopogon pratensis</i> L.                                  |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.                   | <i>Hieracium umbellatum</i> L.                     |   |
| <i>Daucus carota</i> L.                        | <i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.                |   |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski   | <i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort.                 |   |
| <i>Euphorbia stricta</i> L.                    | <i>Lathyrus aphaca</i> L.                          |   |
| <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.             | <i>Lathyrus latifolius</i> L.                      |   |
| <i>Festuca rubra</i> L.                        | <i>Lathyrus nissolia</i> L.                        |   |
| <i>Galium aparine</i> L.                       | <i>Lathyrus pratensis</i> L.                       |   |
| <i>Geranium dissectum</i> L.                   | <i>Lotus pedunculatus</i> Cav.                     |   |
| <i>Heracleum sphondylium</i> L.                | <i>Papaver rhoeas</i> L.                           |   |
| <i>Holcus lanatus</i> L.                       | <i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.                  |   |
| <i>Lolium multiflorum</i> Lam.                 | <i>Senecio vulgaris</i> L.                         |   |
| <i>Lolium perenne</i> L.                       | <i>Viola arvensis</i> Murray                       |   |
| <i>Lotus corniculatus</i> L.                   | <i>Viola tricolor</i> L.                           |   |
| <i>Matricaria recutita</i> L.                  |  |   |
| <i>Medicago lupulina</i> L.                    |  |   |
| <i>Medicago sativa</i> L.                      |  |   |
| <i>Phleum pratense</i> L.                      |  |   |
| <i>Plantago lanceolata</i> L.                  |  |   |
| <i>Plantago major</i> L.                       |  |   |
| <i>Poa pratensis</i> L.                        |  |   |
| <i>Poa trivialis</i> L.                        |  |   |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.                  |  |   |
| <i>Polygonum persicaria</i> L.                 |  |   |
| <i>Potentilla reptans</i> L.                   |  |   |
| <i>Ranunculus acris</i> L.                     |  |   |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.                  |  |   |
| <i>Rumex acetosa</i> L.                        |  |   |
| <i>Rumex crispus</i> L.                        |  |   |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.                   |  |   |
| <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill                 |  |   |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.              |  |   |
| <i>Taraxacum campyloides</i> G.E.Haglund       |  |   |
| <i>Trifolium pratense</i> L.                   |  |   |
| <i>Trifolium repens</i> L.                     |  |   |
| <i>Veronica arvensis</i> L.                    |  |   |
| <i>Veronica persica</i> Poir.                  |  |   |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.               |  |   |
| <i>Vicia sativa</i> L. subsp. nigra (L.) Ehrh. |  |   |
| <i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.          |  |   |

Globalement, les différences ne sont pas élevées ce qui montre que les deux communautés végétales étudiées partagent la plupart des attributs pour toutes les propriétés fonctionnelles. Cependant, il est important de préciser que ces comparaisons ne traitent que des données en présence/absence, et non des données d'abondances des espèces possédant les différents attributs. Ceci donne donc la même importance à un attribut très faiblement présent dans la communauté qu'à un autre attribut très représenté dans cette même communauté.

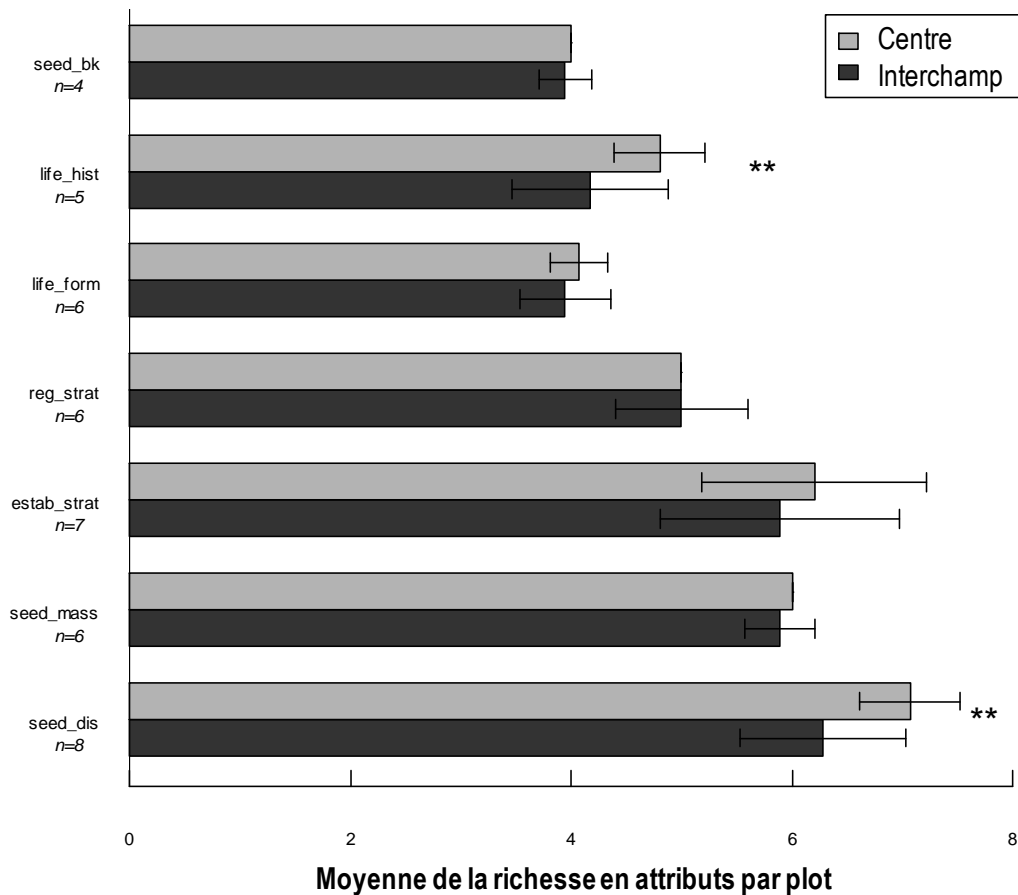


Figure 3. 28. Comparaison des moyennes ( $\pm$  écart-type) des richesses en attributs au centre et en interchamp des champs cultivés pour chacune des propriétés fonctionnelles : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences.

### 3.1.2.2. Composition en attributs

À partir des analyses de similitude basées sur les proportions d'espèces possédant un attribut donné, je montre une différence significative de la composition en attributs entre la végétation d'interchamp et la végétation de centre de parcelle pour les sept propriétés fonctionnelles (Figure 3. 29). Ces résultats confirment également qu'une part importante d'attributs est commune aux deux compartiments en particulier pour certaines propriétés fonctionnelles : la masse des

semences et la stratégie de régénération. Pour ces deux propriétés, les graphiques montrent une dispersion des points sur l'ensemble de la zone graphique, sans distinction nette entre les points correspondant aux plots des interchamps (triangles pleins) et les points des plots centraux (cercles). Pour les autres propriétés, cette distinction est beaucoup plus visible, ce qui laisse supposer des caractéristiques fonctionnelles particulières pour les communautés végétales des deux compartiments étudiés, *i.e.* attributs à la fois très représentés dans l'un des compartiments et absents ou très peu représentés dans l'autre.

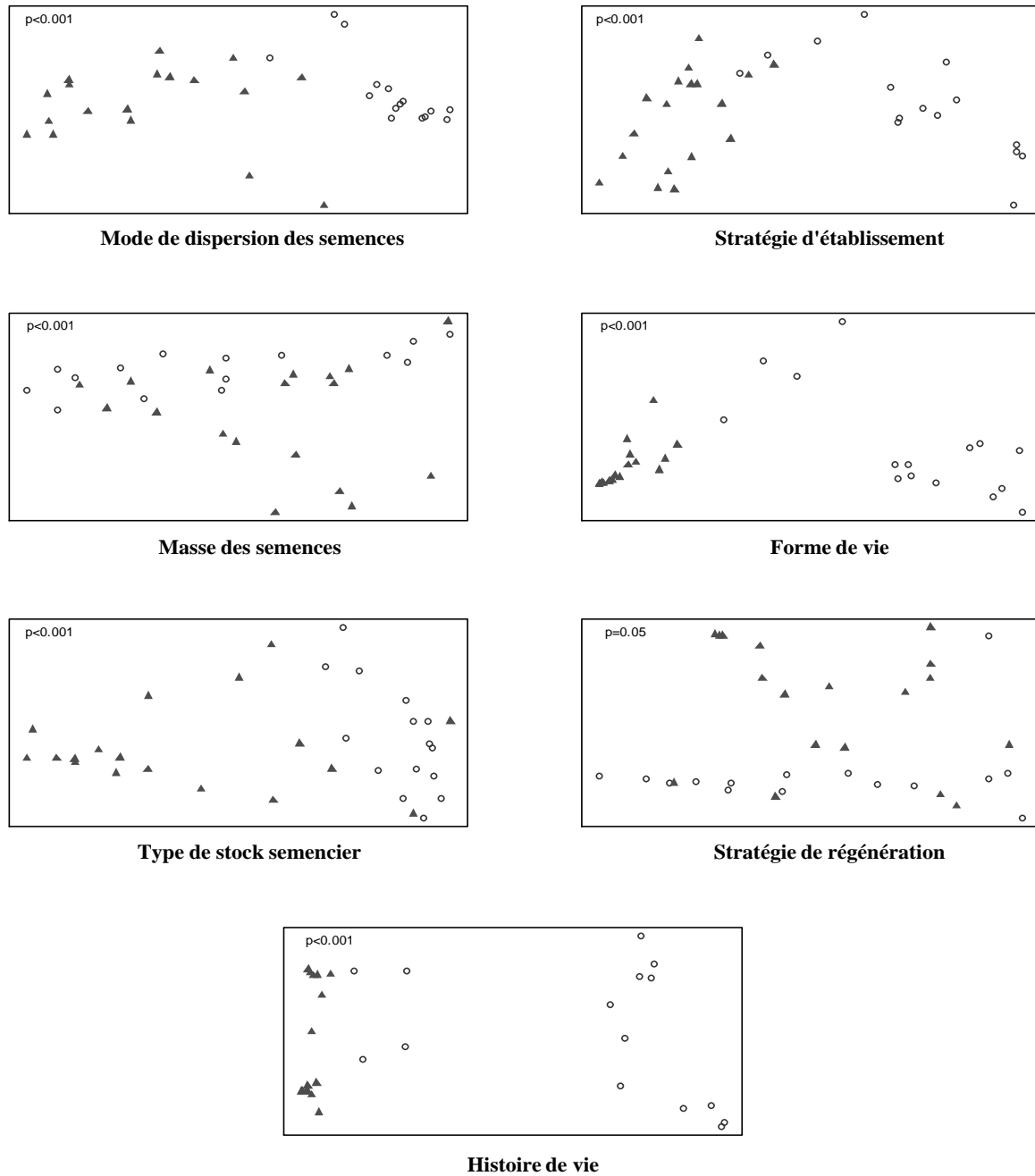
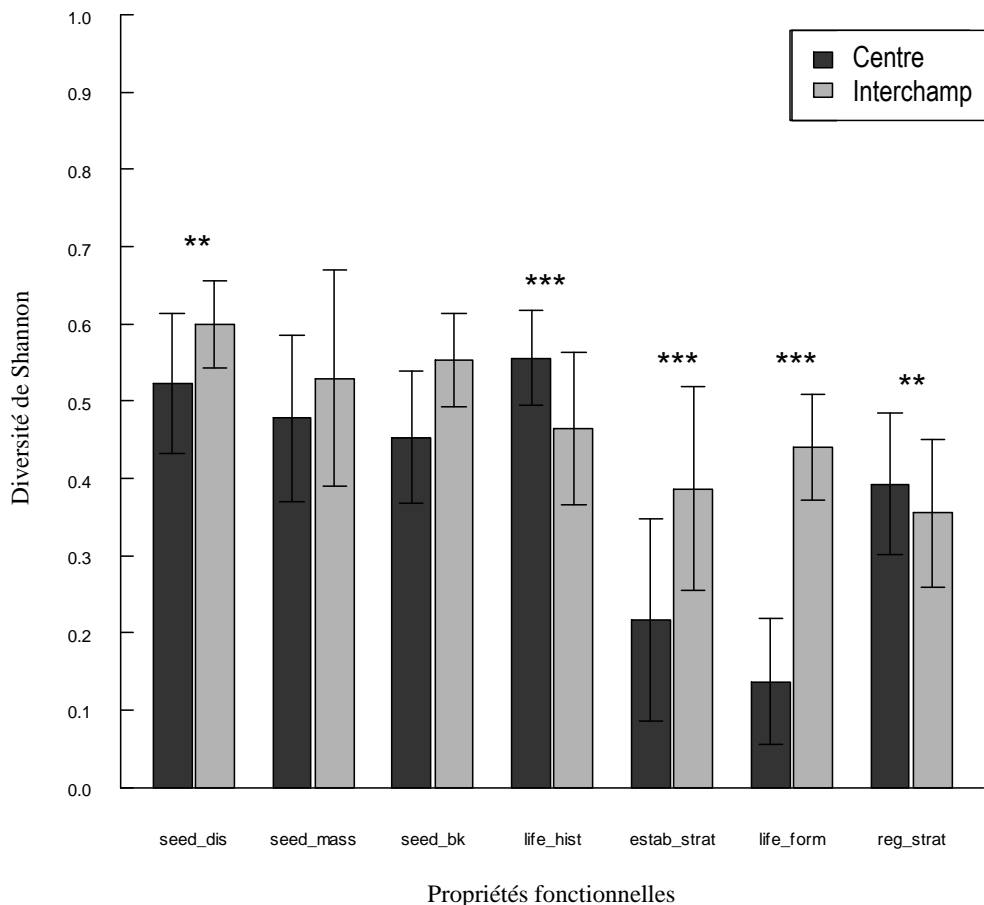


Figure 3. 29. Graphes issus de l'analyse Multidimensional scaling (avec la probabilité associée à la similitude) pour chaque propriété fonctionnelle en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur la végétation en place au centre et dans les interchamps des champs cultivés. ▲ : interchamps ; ○ : centres.

Ces graphes confirment également les résultats de comparaison des diversités de Shannon calculées à partir des proportions d'espèces possédant les différents attributs. Je montre une différence significative sur ces diversités de Shannon entre les compartiments étudiés pour cinq des sept propriétés fonctionnelles : le mode de dispersion des semences, la stratégie d'établissement et la forme de vie où la diversité est plus élevée en interchamps et l'histoire de vie et la stratégie de régénération où la diversité est plus faible en interchamps (Figure 3. 30). La diversité est d'autant plus faible que le nuage de points est resserré, sur les graphes de la Figure 3. 29, pour un compartiment donné. Ainsi je confirme les faibles diversités de Shannon pour les plots d'interchamps en ce qui concerne la stratégie d'établissement, la forme de vie et l'histoire de vie des espèces.



**Figure 3. 30. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$  écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les deux compartiments étudiés en champs cultivés. \*\* une différence significative de  $P < 0,01$ , \*\*\* une différence significative de  $P < 0,001$ . seed\_bank : type de stock semencier ; life\_hist : histoire de vie ; life\_form : forme de vie ; reg\_strat : stratégie de régénération ; estab\_strat : stratégie d'établissement ; seed\_mass : masse des semences ; seed\_dis : mode de dispersion des semences.**

### 3.1.2.3. Caractérisation fonctionnelle de la végétation dans les deux compartiments

Mes résultats montrent que les végétations, d'après leur caractérisation fonctionnelle par analyse de co-inertie, sont relativement bien distinctes (Figure 3. 31). Les 18 plots d'interchamp et les 15 plots centraux sont nettement séparés sur le premier plan factoriel : selon l'axe, il y a une séparation très nette par l'axe des ordonnées entre 11 plots centraux des 18 plots d'interchamps. Chacun des compartiments testés possède donc une végétation avec des attributs fonctionnels caractéristiques (Figure 3. 32.B). La végétation des interchamps est dominée par des espèces compétitives (Strat\_C.1 -Figure 3. 32.G), se disséminant par voie végétative (RegStrat\_V..1 - Figure 3. 32.E) et formant un stock semencier avec une très faible persistance (SeedBk\_1.1 - Figure 3. 32.F). Par contre, la végétation adventice au centre des champs cultivés est dominée par des espèces dont les semences sont anthropochores, voire zoochores (Anthropoch.1 et Zooch.1 - Figure 3. 32.A) et ayant une masse moyenne, de 1 à 2 mg (Mass\_med3.1 -Figure 3. 32.D). Ce sont des espèces annuelles (LifHist\_Aw/As - Figure 3. 32.C), thérophytes (LifForm\_Th.1 - Figure 3. 32.B) qui utilisent préférentiellement une dissémination par semences (RegStrat\_S.1 - Figure 3. 32.E) produites en grand nombre pour alimenter abondamment le stock semencier du sol avec une persistance variable dans celui-ci (SeedBk\_3.1 - Figure 3. 32.F).

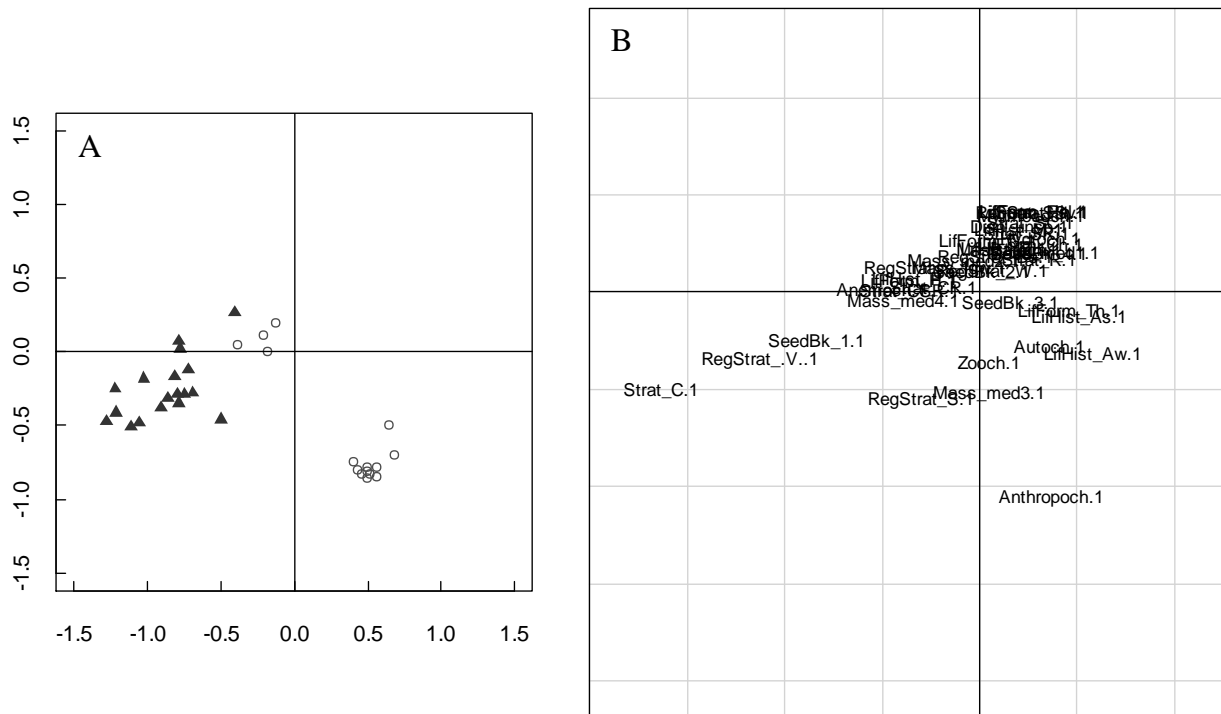


Figure 3. 31. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie réalisée sur les relevés de végétation en place au centre et dans les interchamps des champs cultivés. A représente les plots dans le premier plan factoriel de l'analyse, B représente les attributs fonctionnels sur ce même plan factoriel. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3. Le suffixe "1" indiqué sur les abréviations des attributs indique la possession de l'attribut par les espèces.

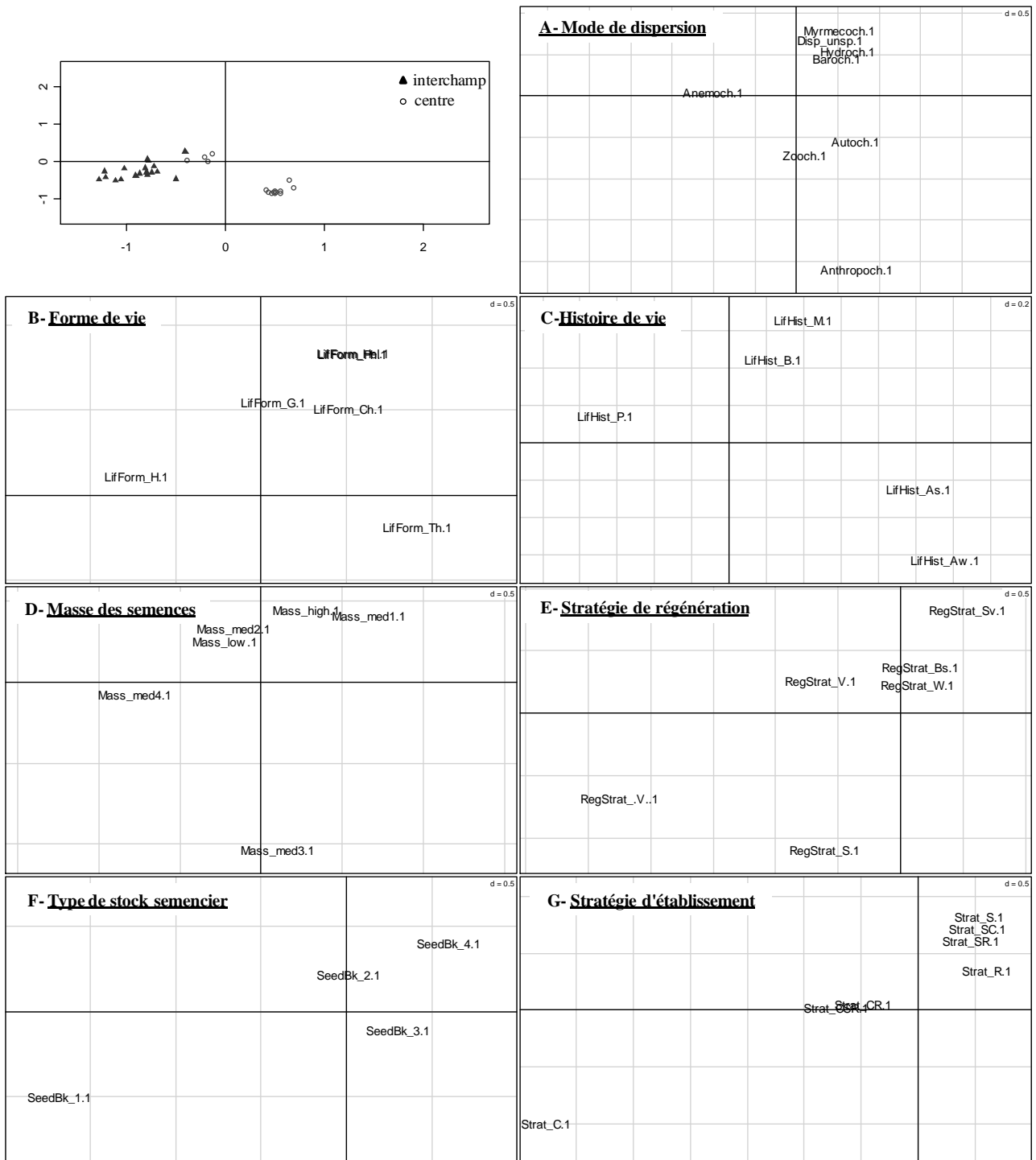


Figure 3. 32. Représentation des différents attributs sur le premier plan factoriel de l'analyse de co-inertie en distinguant les différentes propriétés fonctionnelles.





### **3.2. Les comparaisons de la végétation en place des interchamps avec celle du centre des prairies permanentes**

(Gaujour et al., soumis-a)

**Understanding the taxonomic and functional role of field boundaries for grassland plant species diversity**

*Etienne Gaujour, Bernard Amiaud, Sylvain Plantureux,*

*Soumis à la revue **Basic and Applied Ecology***



Title:

Understanding the taxonomic and functional role of field boundaries for grassland plant species diversity

Authors:

GAUJOUR Etienne  
INRA, UR55 ASTER Mirecourt, F-88500 Mirecourt, France  
gaujour@mirecourt.inra.fr

AMIAUD Bernard  
UMR1121 Agronomie-Environnement Nancy Université-INRA, 2 avenue de la forêt de Haye F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France  
bernard.amiaud@ensaia.inpl-nancy.fr

PLANTUREUX Sylvain  
UMR1121 Agronomie-Environnement Nancy Université-INRA, 2 avenue de la forêt de Haye F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France  
sylvain.plantureux@ensaia.inpl-nancy.fr

Corresponding author:

AMIAUD Bernard  
UMR1121 Agronomie-Environnement Nancy Université-INRA, 2 Avenue de la forêt de Haye F-54505 Vandoeuvre-lès-Nancy, France  
bernard.amiaud@ensaia.inpl-nancy.fr  
phone: 0033383595782 / fax: 0033383595799

Running title: Taxonomic and functional role of grassland boundaries

Word counts: Altogether: 4866 words, Title: 15 words, Abstract: 287 words

### **Abstract**

Field boundaries of permanent grasslands may be sources of plant species to restore plant diversity in field centres. Vegetation in the boundary of permanent grasslands is often taxonomically characterized, but it is rarely characterized from functional properties. We aimed to compare vegetation in field boundaries and field centres to verify that field boundaries are in fact potential sources.

We studied vegetation in grassland boundaries and centres by the quadrat method on 490 floristic relevés in an agricultural territory. We used taxonomic and functional approaches to characterize vegetation. Functional properties concerned ecological processes: dispersal, establishment and persistence.

We confirmed that grassland boundaries contain higher species richness and functional diversity than grassland centres. Taxonomic composition were weakly different. Functional compositions were significantly distinct for seed mass, seed dispersal, life form, life history, established and regenerative strategies. Grassland boundary vegetation was characterized by competitive species without long-distance dispersal abilities. Grassland centre vegetation mainly contained species with long-distance dispersal and effective establishment abilities. Boundary-specific species cannot be recruited in centres due to poorly adapted functional attributes.

Grassland boundaries are not efficient sources of species to enhance plant diversity in grassland centres. However, they are relevant landscape elements to preserve high levels of plant diversity. Particularly, boundaries could be useful to protect sensitive plant species against disturbances from farming practices occurring in grassland centres. Permanent grasslands with high levels of plant diversity are often seen as more sustainable than grasslands with lower richness. We showed that despite higher functional diversity and species richness in field boundaries than in field centres, species present in boundaries do not possess the functional abilities to establish and persist in field centres. However, this means that field boundaries are useful refuges for plant species in agricultural territory.

### **Key-words**

agricultural disturbances, assembly rules, co-inertia analysis, ecological filters, field margin, multidimensional scaling, plant community, plant dispersal, plant establishment, plant functional traits

## Introduction

Plant diversity in permanent grasslands provides three groups of services: patrimonial services, ecological services and agronomical services (Clergué, Amiaud, Pervanchon, Lasserre-Joulin, & Plantureux 2005). The main agronomical services of plant diversity in permanent grasslands concern sward stability (Tilman & Downing 1994; Loreau, Naeem, & Inchausti 2002), forage productivity (Tilman, Reich, Knops, Wedin, Mielke et al. 2001), weed control (Foster & Dickson 2004), soil recycling of organic residues (Paoletti, Pimentel, Stinner, & Stinner 1992) and feeding or health values of forages (Farrugia, Theau, Louault, & Dumont 2008). Favouring agronomical services is a way to decrease chemical fertilisers and thus to increase the independence and sustainability of agricultural production. Plant diversity has declined since several decades in farmlands (McLaughlin & Mineau 1995), and this decline must be stopped. In order to restore plant diversity in grasslands, there are two main natural sources of plant species: soil seed bank and seed rain (Bakker, Poschlod, Strykstra, Bekker, & Thompson 1996). Vegetation in field boundaries, as defined by Burel & Baudry (1999) (Fig. 1), is a source of seeds to supply the seed rain (Smart, Bunce, Firbank, & Coward 2002). Studies on grassland field boundaries have focused on seed dispersal into adjacent fields (de Cauwer, Reheul, Nijs, & Milbau 2008) or on species composition (Smart et al. 2002), but they have not considered plant functional abilities for dispersal processes. According to these abilities, diversity enhancement in field centre can be achieved with seed dispersal from a field boundary (and not necessarily from adjacent boundaries) into the grassland centre.

The objective of this study was to determine whether grassland boundaries are potential sources of plant species for grassland centres or efficient refuges for plant species. To achieve this aim, we compared the composition of permanent grassland vegetation between field centres and field boundaries using taxonomical and functional approaches in an agricultural territory. The taxonomical approach is based on species richness and composition. Selective pressures favour species with particular biological properties, and they eliminate species without these properties (Belyea 2004). Hence, we also used a functional approach, which takes into account these biological properties. This functional approach allows the comparison of vegetation in the two investigated compartments and elucidates the involved biological mechanisms. Many studies with a functional approach use the term "trait" to signify the biological properties cited above (*e.g.* Diaz, Cabido, & Casanoves 1998; Mayfield, Ackerly & Daily 2006). However, as discussed by Violle, Navas, Vile, Kazakou, Fortunel et al. (2007), this term is used in a wide range of research fields, inducing confusion about its significance. As advised by Violle et al. (2007), we will use the expression "functional property" to designate these features or processes. Based on Mayfield et al.

(2006), we define "functional diversity" as the attribute richness and attribute composition of individual properties in a plant community; "attribute richness" is the number of attributes for a single property in a plant community, and "attribute composition" is the identity and abundance of attributes from a property in a plant community.

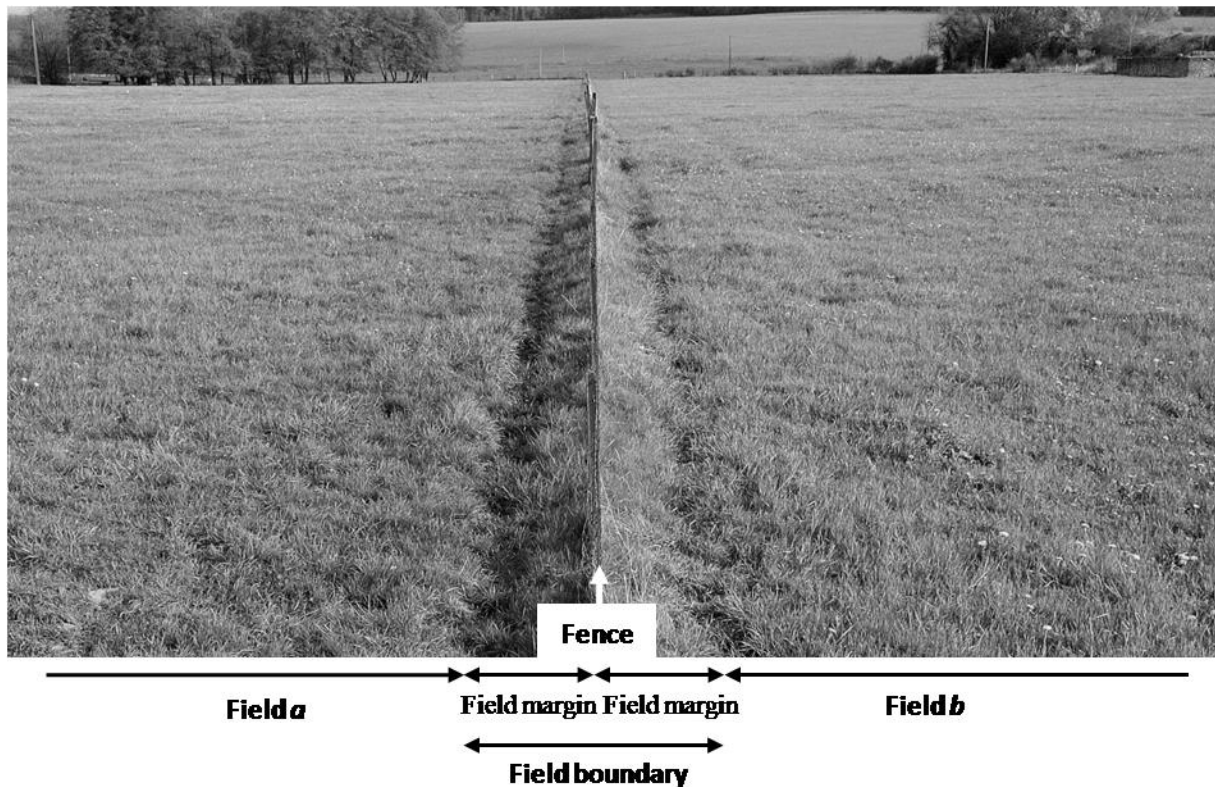


Figure 1. Illustration of the location of field margins of two adjacent permanent grasslands (Field a and Field b) separated by a fence, and the associated field boundary.

We focus on ecological processes: species dispersal ability, species establishment and species persistence (Weiher, van der Werf, Thompson, Roderick, Garnier et al. 1999). To account for these processes, we used seven functional properties: seed dispersal vector and seed mass to account for species dispersal ability; establishment and regenerative strategies from Grime, Hodgson, & Hunt (2007) to account for species establishment; life history, life form (Raunkiaer 1934) and seed bank type to account for species persistence (Table 1 - see Appendix S1 in Supporting Information).

The goal of this study was to understand the taxonomic and functional roles, as sources or refuges, of grassland boundaries for grassland centre vegetation. We compared vegetation in field boundaries to field centres using both taxonomical and functional approaches to answer three main questions: (i) Are species richness and attribute composition different in field boundaries than in

field centres? (ii) What are the main functional attributes involved in each compartments? (iii) What is the role of field boundaries for plant diversity maintenance in permanent grasslands?

Table 1. Description of attributes used for all studied functional properties - See Appendix S1 for details on the nomenclature of attributes.

| Seed dispersal <sup>1</sup> | Establishment strategy <sup>1</sup> | Seed mass <sup>1</sup> | Regenerative strategy <sup>1</sup> | Life form <sup>2</sup> | Life history <sup>1</sup> | Seed bank <sup>1</sup> |
|-----------------------------|-------------------------------------|------------------------|------------------------------------|------------------------|---------------------------|------------------------|
| Zoochorous                  | Strat_CSR                           | Mass_low               | RegStrat_V                         | Hemicryptophyte        | LifHist_P                 | SeedBk_1               |
| Anemochorous                | Strat_C                             | Mass_med1              | RegStrat_S                         | Therophyte             | LifHist_M                 | SeedBk_2               |
| Autochorous                 | Strat_S                             | Mass_med2              | RegStrat_Bs                        | Chamæphyte             | LifHist_Aw                | SeedBk_3               |
| Barochorous                 | Strat_R                             | Mass_med3              | RegStrat_Sv                        | Geophyte               | LifHist_As                | SeedBk_4               |
| Anthropochorous             | Strat_SC                            | Mass_med4              | RegStrat_(V)                       | Phanerophyte           | LifHist_B                 |                        |
| Hydrochorous                | Strat_SR                            | Mass_high              | RegStrat_W                         | Helophyte              |                           |                        |
| Myrmechorous                | Strat_CR                            |                        |                                    |                        |                           |                        |
| Unspecified                 |                                     |                        |                                    |                        |                           |                        |

<sup>1</sup> *sensu* Grime, Hodgson & Hunt (2007)

<sup>2</sup> *sensu* Raunkiaer (1934)

## Materials and Methods

### *Study site*

In spring 2006, we sampled herbaceous vegetation in permanent grasslands in the Vosges plains in North-eastern France (48,17°N - 6,6°E). The study area has a semi-continental climate and receives 850 mm of annual precipitation. Soil texture is from clay to silty with a range from 40 to 60 % clay. We studied permanent grasslands in a mixed crop breeding territory with a total area of 250 ha, with 130 ha of permanent grasslands grazed by dairy cows. The study of such a territory allows the consideration of the diversity of farming practices found in a mixed crop breeding territory.

### *Plot selection and vegetation sampling*

We selected all permanent grasslands in order to take into account the range of farming management. We based our field sampling on farming practices (livestock, mowing and nitrogen and manure supplies) which had been applied throughout the five years preceding sampling. Field boundaries were randomly chosen and included herbaceous fences, hedgerows and ditch hedges. Floristic information was obtained by identifying all herbaceous plant species from 230 relevés in field centre and 260 relevés in field boundaries. For all herbaceous species, we collected abundance

as the percent cover in the 490 quadrats (0.25 x 1m). The nomenclature of *Flora Europaea* (Tutin., Heywood, Burges, Valentine, Walters et al. 1964-1980) was used.

#### *Functional properties data*

We collected functional properties data for all 93 herbaceous plant species identified (see Appendix S2). We determined categorical attributes for all functional properties primarily from Grime, Hodgson & Hunt (2007), the LEDA database (Kleyer, Bekker, Knevel, Bakker, Thompson et al. 2008) and the Ecoflora database (Fitter & Peat 1994). Attributes for all studied functional properties are listed in Table 1. Species were allowed to have multiple attributes for a given property. For statistical analysis, we used a contingency table [species x attributes], with one column for each attribute.

#### *Statistical analysis*

All statistical analyses were performed with R software (R Development Core Team 2008). We used 3 different R-packages: *vegan* (Oksanen, Kindt, Legendre, O'Hara, Simpson et al. 2008), *ade4* (Dray & Dufour 2007) and *gplots* (Warnes 2006). We chose an  $\alpha$ -threshold of 5% for all analyses.

We compared the mean species richness per plot between compartments using an unpaired Student t-test. For this analysis, we pooled all results for all sampled permanent grasslands for each compartment.

To compare plant species composition between the two studied compartments with a taxonomical approach, we performed a Sørensen index (Eq. 1) (Looman & Campbell 1960).

$$SI_o = 2C / (A + B) \quad (\text{Equation 1})$$

where C is the number of common species between the two compartments and A and B are the number of species in each compartment.

To compare the functional diversity of plant communities in field boundaries and field centres, we considered the attribute richness, attribute composition and Shannon's diversity indices for each functional property. We used unpaired Student t-tests to compare the mean attribute richness in field boundaries and field centres for each functional property.

To determine whether attribute composition differed between the two studied compartments, we calculated the proportion of individuals based on species abundance with each attribute in each plot for each functional property. These abundance-based proportions were calculated as the number of individuals (*i.e.* sum of abundances) with an attribute divided by the total number of individuals in the plot. Species with multiple attributes for a given functional property were included multiple



times, so proportions may add to more than one. Then, using abundance-based proportions, we conducted analysis of similarity tests (*adonis* function from *vegan* R-package) based on Bray-Curtis similarity matrices (*vegdist* function from *vegan* R-package) for each property. The Bray-Curtis similarity index incorporates both attribute identity and abundance. Along with the *adonis* function, we performed multidimensional scaling (MDS) (*cmdscale* function from *vegan* R-package) to visually represent similarity indices for each property.

Additionally, we calculated Shannon's diversity indices (Eq. 2; Shannon & Weaver 1949) on each functional property in order to compare the share of attributes for each property between studied compartments.

$$H' = - \sum_i p_i \cdot \log(p_i) \quad (\text{Equation 2})$$

where  $p_i$  is the abundance-based proportion.

Finally, we used co-inertia analysis to characterize the functional attributes in each of the compartments. To achieve this aim, we used the *coinertia* function from the *ade4* R-package (Dray, Chessel & Thioulouse 2003). Coinertia analysis was run on the outputs of a scaled principal component analysis performed on the table [species x sampled plots] and on a multiple correspondence analysis performed on the table [species x functional attributes].

## Results

### *Taxonomical diversity*

Plant species richness was significantly higher in field boundaries than field centres ( $t = 4.78$ ,  $P < 0.0001$ ). Species richness per plot in field boundaries was  $26.2 \pm 6.9$  compared to  $18.7 \pm 3.7$  in field centre plots. Similarity between field centres and fields boundaries was high (0.78). We identified 64 plant species in field centre plots and 89 plant species in field boundary plots, and among them 60 species were in common (see Appendix S2). Plant species identified in field centre plots were almost all found in field boundary plots.

### *Functional diversity*

#### Functional attribute richness

Attribute richness was significantly higher in field boundaries than field centres for all properties except life form (Fig. 2). Attribute richness differences were generally weak between field boundaries and field centres (maximal difference of 1.01 attribute). Moreover, the mean number of attributes for each functional property was not far from the total number of attributes. The two compartments shared a large portion of the attributes for each functional property.

However, this comparison took into account the presence/absence of attributes and not the proportions of species possessing these attributes.

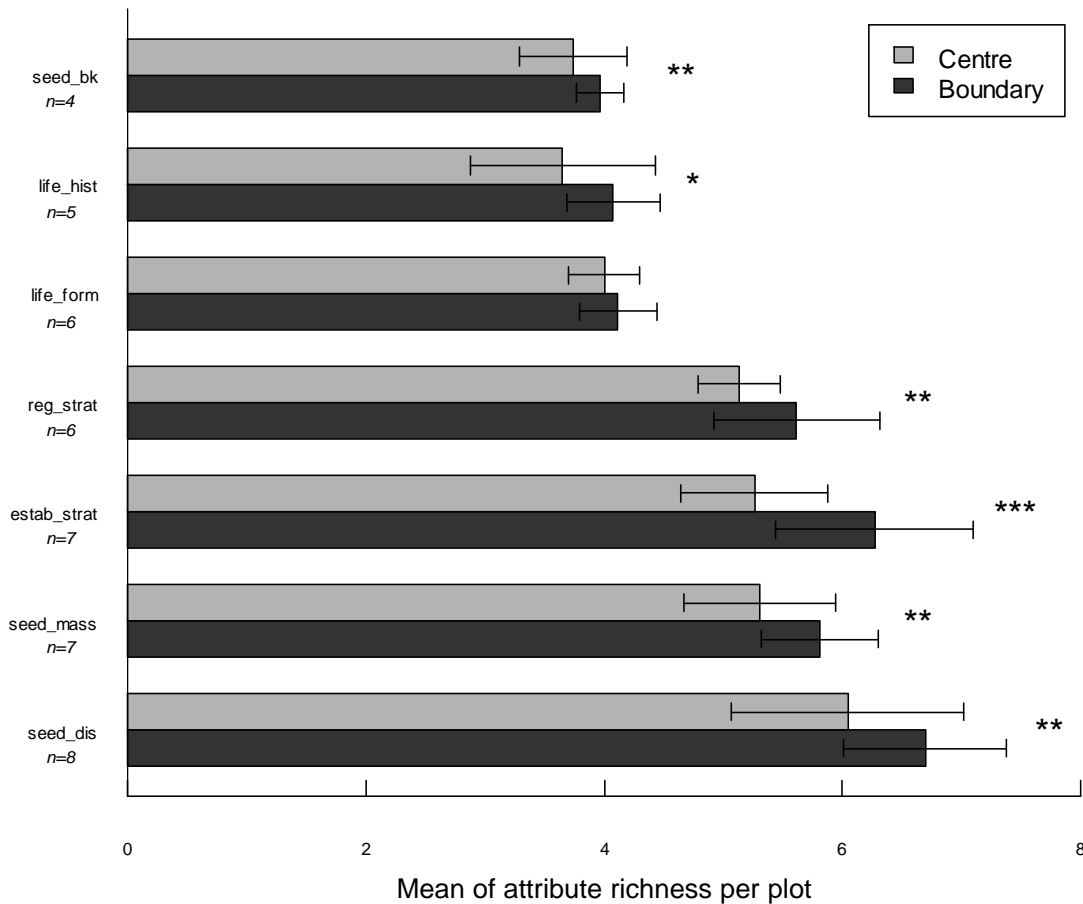


Figure 2. Attribute richness per plot (mean  $\pm$  sd) for each investigated functional property in each studied compartment. *n* is the total number of attributes for each property. \*\*\* A significant difference of  $P < 0.001$ , \*\* a significant difference of  $P < 0.01$  and \* a significant difference of  $P < 0.05$ . Significance was determined using an unpaired Student *t*-tests. *seed\_bk* is seed bank, *life\_hist* is life history, *life\_form* is life form, *reg\_strat* is regenerative strategy, *estab\_strat* is established strategy, *seed\_mass* is seed mass and *seed\_dis* is seed dispersal.

### Functional attribute composition

Based on analyses of similarity, attribute composition was significantly different between field boundaries and field centres for each property except seed bank (Fig. 3). These significant differences were weak because of a large number of shared attributes in each compartment. Moreover, the scattering of boundary plots (closed triangles) is larger than the scattering of centre plots (open circles) (Fig. 3). Firstly, these scattering differences indicate that vegetation contained higher attribute richness in field boundaries than field centres. Secondly, vegetation in field centres

contained more species with rare attributes (in terms of species abundances) than field boundaries. Shannon's diversity indices supported this last point: field boundary vegetation was more functionally diversified than field centre vegetation for 4 out of 7 tested properties (Fig. 4): seed mass, establish strategy, seed dispersal and life form.

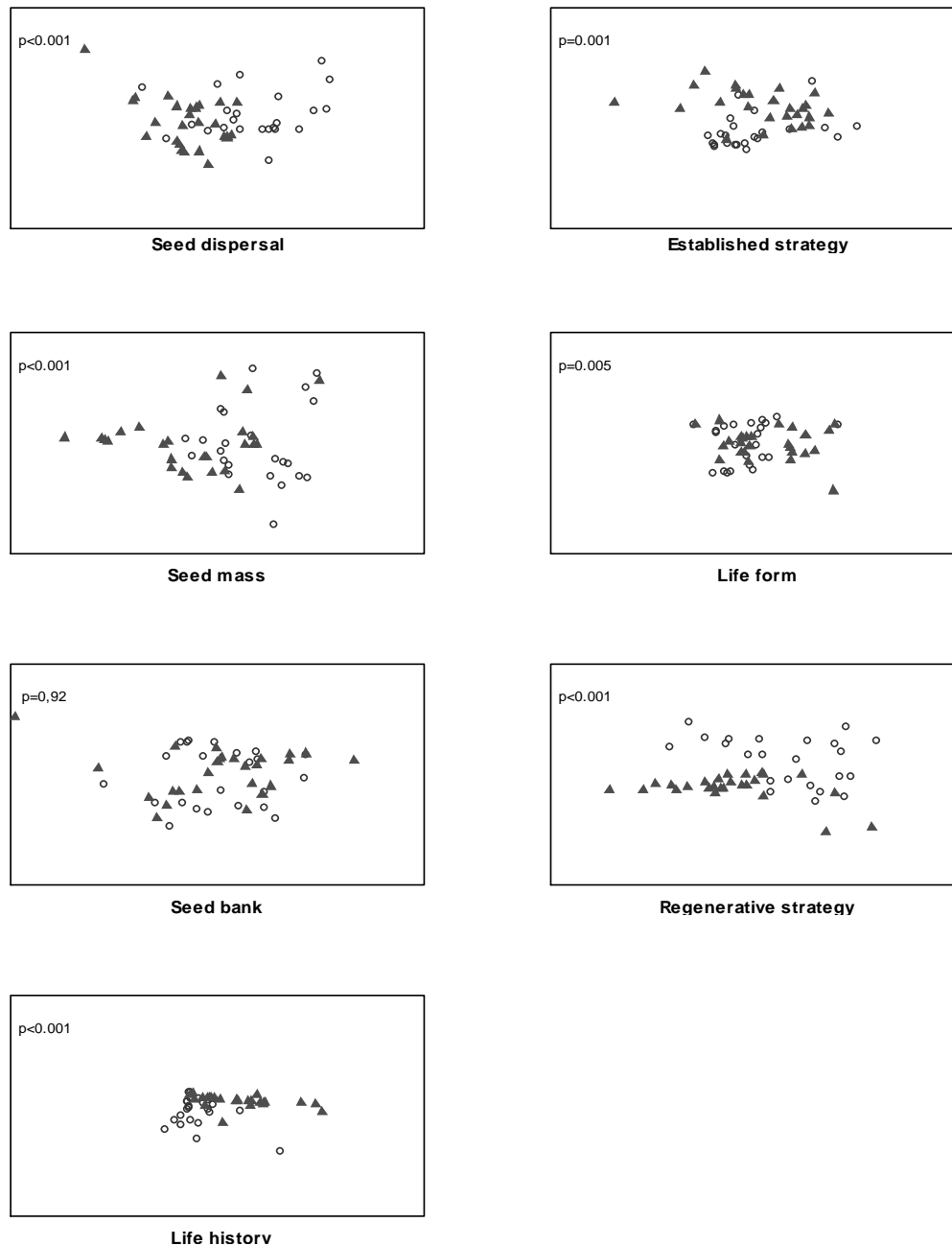


Figure 3. Multidimensional scaling (MDS) plots for each property using species abundance as the basis. MDS is based on the Bray-Curtis similarity indices. Closed triangles are boundary plots and open circles are centres plots. Probabilities from similarity tests are indicated

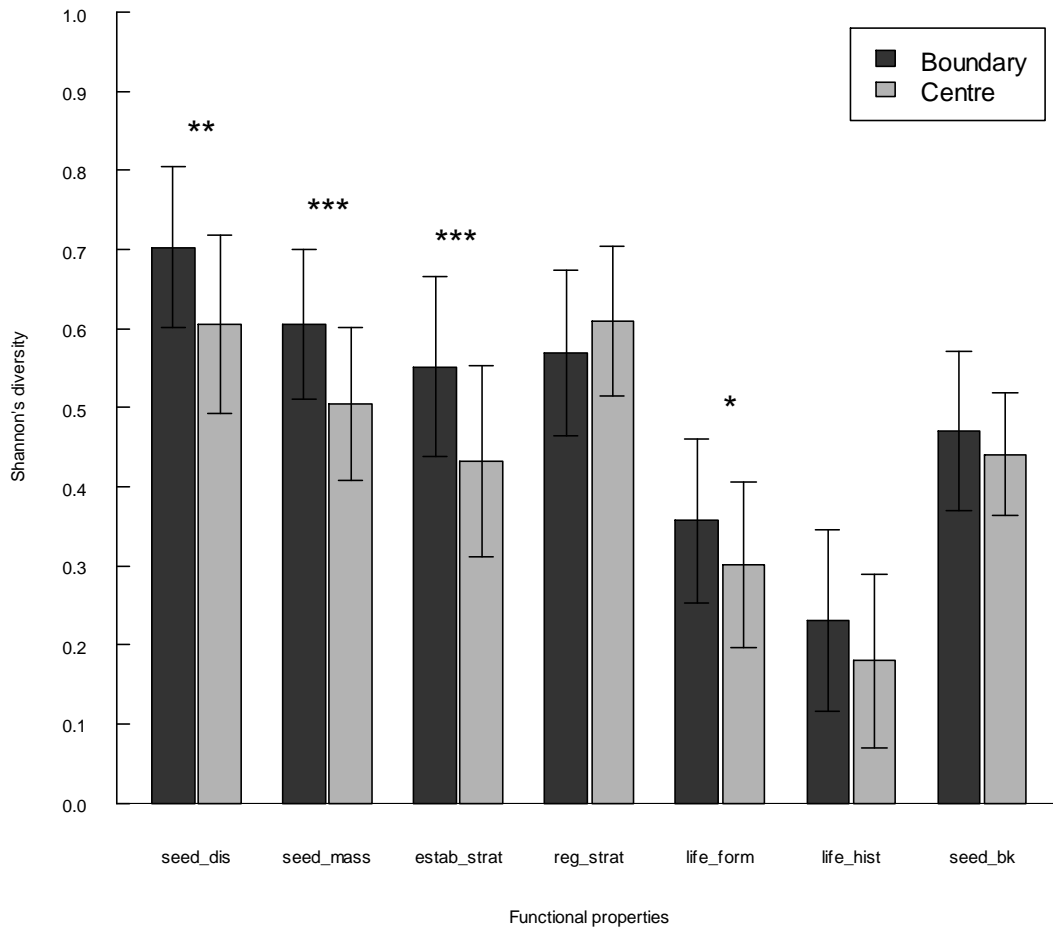


Figure 4. Shannon's diversity indices (mean  $\pm$  sd) for each functional property in each compartment. \*\*\* A significant difference of  $P < 0.001$ , \*\* a significant difference of  $P < 0.01$  and \* a significant difference of  $P < 0.05$ . Significance was determined using unpaired Student t-tests. seed\_dis is seed dispersal, seed\_mass is seed mass, estab\_strat is established strategy, reg\_strat is regenerative strategy, life\_form is life form, life\_hist is life history and seed\_bk is seed bank.

Functional attribute composition was not clearly distinct between field boundaries and field centres (Fig. 5.B). Apart from one field centre plot, all other field centre plots (open circles) are concentrated in the same part of the first factorial plan from the co-inertia analysis. Field boundary plots (closed triangles) are spread from the upper to the bottom of this factorial plan (Fig. 5.B). Target compartments had a lot of shared attributes (attributes agglomerated near the origin of the diagram Fig. 5.C).

The following attributes were clearly higher represented in field boundary plots than in field centre plots (Fig. 5.B): seed mass in the range 2.01 to 10.00 mg ("Mass\_med4.1"), regenerative strategy with a vegetative lateral spreading ("RegStrat\_V1") and a competitive establishment strategy ("Strat\_C 1") (Table 2). A high abundance of *Elytrigia repens*, which is a competitive species with a regenerative strategy primarily based on lateral vegetative spreading by rhizomes, observed in one field centre plot explained the distinction of this plot by co-inertia analysis. Coinertia analysis demonstrated that 2 attributes were more represented in field centre plots than in field boundary plots: seed bank in which most seeds germinate early after dispersal ("SeedBk1.1") and anthropogenic activities as the seed dispersal vector ("DiasDisp\_Anthropo.1") (Table 2).

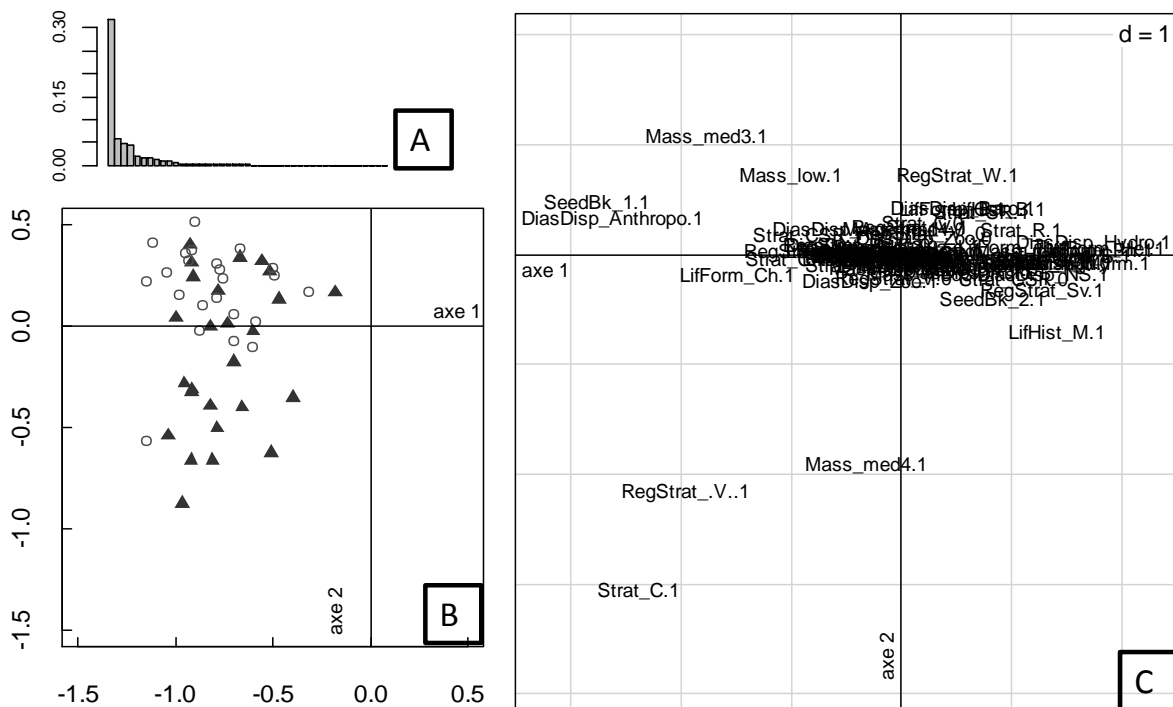


Figure 5. Results of co-inertia analysis: (A) eigenvalue diagram, (B) plots on the first factorial plan of the co-inertia analysis where closed triangles represent field boundary plots and open circles represent field centre plots; positions of attributes (C). See Appendix S1 for details of attribute nomenclature. The suffix “1” on an attribute denotes the possession of this attribute.

## Discussion

### Taxonomic and functional diversity

We confirmed plant species richness was higher in field boundaries than in field centres, a finding already observed in permanent grasslands (Smart et al. 2002). From a taxonomic point of view, field boundaries were potential sources of plant species to field centres for 29 plant species (see Appendix S2). Moreover, our study demonstrated that functional diversity was also higher in

field boundaries than in field centres. The vegetation differences between field boundaries and field centres could be due to differences in the magnitude of disturbances and to differences in soil nutrient fertility. These differences in species richness and species composition can be due to minor selective pressures on plant communities in boundaries than centres (Wagner & Edwards 2001). Fields boundaries in our study area are rarely cut or grazed. They receive only a small amount of fertilizers during spreading. In contrast, field centres are strongly disturbed according to grassland management such as grazing, fertilization or mowing (Bengtsson, Ahnström & Weibull 2005). These disturbances exert stronger selective pressures on plant species in field centres than in field boundaries. These pressures prevent the establishment of a number of plant species in field centres that are found in field boundaries. These pressures act as environmental constraints that select a habitat species pool from the total species pool. This species pool includes those species that can establish under the abiotic conditions at the target site (Zobel 1997; Belyea 2004). Environmental constraints lead to the selection of species with attributes or strategies adapted to periodic disturbance in field centres, like plants with a competitive-ruderal establishment strategy and a hemicryptophyte life form as shown in a previous study (Diaz et al. 1998).

Another explanation of the vegetation differences between field centres and field boundaries could be the difference in soil fertility, considered as the soil nutrient content, particularly nitrogen, and thus productivity in each compartment. The dynamic equilibrium model (DEM) (Huston 1999) predicts that diversity will be maximized at low-to-moderate productivity due to slow population dynamics and slow rates of exclusion, and that diversity should be lowest in productive habitats because of rapid population growth and exclusion. Compared to field boundaries, field centres are generally more productive, partly due to higher fertility induced by fertilization and faeces deposits. Thus, DEM could explain the higher species richness in field boundaries, which are less nutrient-rich and less productive than field centres. This interpretation was in accordance with the results of Smart et al (2002). They showed that while fields and boundaries were both negatively affected by increasing grassland productivity, field species richness decreased at a faster rate than boundary richness. Moreover, recruitment rates decrease with increasing fertility (Foster & Tilman 2003; Henry, Stevens, Bunker, Schnitzer, & Carson 2004) for a given habitat species pool. The role of habitat species pools in limiting local species colonization and species richness should be greatest in sites of moderate productivity but should decline in importance as productivity increases due to the increasing role of competitive exclusion (Foster, Dickson, Murphy, Karel, & Smith 2004). Thus, recruitment limitation is higher in field centres than in field boundaries where nutrient supply is weak. Recruitment is composed of three successive steps: seed dispersal from source to sink (Pulliam 1988), germinating of seeds and establishment of seedlings (Henry et al. 2004).

Recruitment limitation can be caused by limitation of one or several of these steps. In lowly productive sites, recruitment limitation is due to seed limitation (Foster & Tilman 2003). In moderately or highly productive sites, diversity is limited by establishment limitation (Henry et al. 2004). Thus, in our study, we believe that the low species richness in field centres was caused by establishment limitation due to periodic disturbances.

*Field boundaries are not efficient sources*

In our study, functional characterization of vegetation in field boundaries indicated that this compartment was not an efficient plant species source under usual farming practices. In field boundaries, vegetation is characterized by species with short-distance dispersal abilities (heavy seeds) and competitive abilities to prevail under the threat of competitive exclusion (lateral vegetative spread and competitive establishment strategy). Species with these attributes cannot be widely dispersed through field centres despite some anemochorous attributes. The few individuals which randomly reach the field centre cannot become established because there are no available regeneration niches *sensu* Thompson & Grime (1979), and they have not adapted attributes like ruderal species *sensu* Grime et al. (2007). Among the 29 species found only in field boundaries, 19 have at least one of the three boundary-specific attributes (competitive strategy, lateral vegetative spread and high seed mass). Thus, these species are not able to colonise field centres with the current farming management. These species persist in field boundaries because there is no or low disturbances. In this situation, the competitive abilities of species lead to their maintenance in the boundary vegetation and their dispersal abilities lead to the existence of a geographical species pool. A geographical species pool includes only species that can arrive at the target site by migration, dispersal, or release from a seed bank (Belyea 2004). Tall vegetation in field boundaries could be a partial barrier for anemochorous seeds, which could explain these patterns. Moreover, even if a large number of species shared the same resources in field boundaries, their competitive abilities are great enough to persist. Thus, even if field boundaries contained more species and more attributes than field centres, the formers were not really efficient sources of new plant species for field centres at the agricultural territory scale. In these two compartments, the overlap between geographical species pool and habitat species pool defined two different actual species pools despite the internal dynamics of the plant communities. The competitive abilities of plant species in field boundaries and the ruderal abilities to persist under disturbances in field centres were the main drivers of plant community composition in permanent grasslands.

*Field boundaries are potential refuges*

While field boundaries in permanent grasslands cannot act as sources of plant species to increase diversity in field centres, they can act as refuges (Smart et al. 2002). A refuge is a site where plant species can grow whereas the nearest environment is unfavourable to them. Just after a particularly disturbing event occurs on common species in centre and boundaries, field boundaries acting as refuges, could become plant sources. Field boundaries are useful as refuges in two cases: when sward in the field centre is destroyed (*e.g.* by wild boars) and when a global event (*e.g.* climate change) disturbs both field boundaries and field centres. In the first case, field boundaries can be a source for the field centre if regeneration niches are created by wild or domestic animals, such that plant species present in field boundaries can become established in field centres. The literature on gap regeneration in plant communities in relation to disturbance is extensive (Rapp & Rabinowitz 1985; Edwards & Crawley 1999). Many of these authors showed the importance of seeds bank and seed rain for the establishment of species when natural or human disturbances took place. Gaps can facilitate the development of species by lateral vegetative growth or facilitate the recruitment of new species from the seed bank and seed rain by limiting competition with established species (Kotanen 1997). If disturbances are more global and affect both compartments, the consequences to field boundary vegetation will be probably less lethal than in field centres. Indeed, a taxonomically and functionally diversified community is more resistant to disturbance (Tilman & Downing 1994; Loreau et al. 2002). Thus, species could disappear in field centres but not in boundaries. Then, field boundaries would be able to feed centres with seeds or by lateral vegetative spread. The processes governing the functional composition of the two plant communities are distinct: ecological filtering operates in grassland centres, while ecological differentiation operates in grassland boundaries (Webb, Ackerly, McPeck, & Donoghue 2002; Mayfield, Boni, Daily, & Ackerly 2005).

According to our results, field margins of permanent grasslands can act as a refuge for plant species. They can act as source only after strong disturbances in centres. However, they play an important role in agricultural territory by preserving plant diversity and thus associated biodiversity. Restoration, preservation and extensive management of these landscape elements are key processes to preserve biodiversity in agricultural territories. This study highlighted the opportunities to manage the field boundaries with low-agricultural practices in order to preserve a species pool in case of climatic or animal disturbances. Because vegetation creates habitat for many species of animals, preservation of plant diversity on field boundaries will also probably favour animal species in farmlands.



### Acknowledgments

We thank the regional council of Lorraine and the research department INRA-SAD for their financial support.

### References

- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M., & Thompson, K. (1996). Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45, 461-490.
- Belyea, L.R. (2004). Beyond ecological filters: feedback networks in the assembly and restoration of community structure. In: V.M. Temperton, R. Hobbs, T. Nuttle & S. Halle (Eds), *Assembly Rules and Restoration Ecology. Briding the Gap between Theory and Practice* (pp. 115-131). Washington: Island Press.
- Bengtsson, A., Ahnström, J., & Weibull, A-C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 42, 261-269.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage - Concepts, méthodes et applications*. (1st ed.). Paris: Tec&Doc.
- Clergué, B., Amiaud, B., Pervanchon, F., Lasserre-Joulin, F., & Plantureux, S. (2005). Biodiversity: function and assessment in agricultural areas. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 25, 1-15.
- de Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I., & Milbau, A. (2008). Management of newly established field margins on nutrient-rich soil to reduce weed spread and seed rain into adjacent crops. *Weed Research*, 48, 102-112.
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113-122.
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84, 3078-3089.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-20.
- Edwards, G.R. & Crawley, M.J. (1999). Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*, 87, 423-435.
- Farrugia, A., Theau, J.-P., Louault, F., & Dumont, B. (2008). Comparaison d'outils de caractérisation de la flore pour diagnostiquer l'effet des modes de gestion sur les dynamiques de végétation des prairies permanentes. *Fourrages*, 195, 301-314.
- Fitter, A.H. & Peat, H.J. (1994). The ecological flora database. *Journal of Ecology*, 82, 415-425.

- Foster, B.L. & Dickson, T.L. (2004). Grassland diversity and productivity: The interplay of resource availability and propagule pools. *Ecology*, 85, 1541-1547.
- Foster, B.L., Dickson, T.L., Murphy, C.A., Karel, I.S., & Smith, V.H. (2004). Propagule pools mediate community assembly and diversity-ecosystem regulation along a grassland productivity gradient. *Journal of Ecology*, 92, 435-449.
- Foster, B.L. & Tilman, D. (2003). Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology*, 91, 999-1007.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., & Hunt, R. (2007). *Comparative plant ecology - A functional approach to common British species*. (2<sup>nd</sup> ed.). Ipswich, Suffolk: Chapman & Hall.
- Henry, M., Stevens, H., Bunker, D.E., Schnitzer, S.A., & Carson, W.P. (2004). Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology*, 92, 339-347.
- Huston, M.A. (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 86, 393-401.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Groenendaal, J.M.v., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., & Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266-1274.
- Kotanen, P.M. (1997). Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies. *Canadian Journal of Botany*, 75, 352-361.
- Looman, J. & Campbell, J.B. (1960). Adaptation of Sorensen's K (1948) for estimating unit affinities in prairie vegetation. *Ecology*, 41, 409-416.
- Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. (2002). *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. (1<sup>st</sup> ed.). Oxford: Oxford University Press.
- Mayfield, M.M., Ackerly, D., & Daily, G.C. (2006). The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of Ecology*, 94, 522-536.
- Mayfield, M.M., Boni, M.F., Daily, G.C., & Ackerly, D. (2005). Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. *Ecology*, 86, 2365-2372.
- McLaughlin, A. & Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 55, 201-212.

- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H. (2008). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.15-0.
- Paoletti, M.G., Pimentel, D., Stinner, B.R., & Stinner, D. (1992). Agroecosystem biodiversity - Matching production and conservation biology. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 40, 3-23.
- Pulliam, H.R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132, 652-661.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: Austria.
- Rapp, J.K. & Rabinowitz, D. (1985). Colonisation and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. I. Dynamics of forb and graminoid seedlings and shoots. *American Journal of Botany*, 72, 1618-1628.
- Raunkiaer, C. (1934). *Life forms of plants and statistical plants geography*. (1<sup>st</sup> ed.). Oxford: Clarendon.
- Shannon, C. & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana, Illinois: University of Illinois Press.
- Smart, S.M., Bunce, R.G.H., Firbank, L.G., & Coward, P. (2002). Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscape in Britain? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 91, 73-87.
- Thompson, K. & Grime, J.P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67, 893-921.
- Tilman, D. & Downing, J.A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843-845.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., & Webb, D.A. (1964-1980). *Flora Europaea*. (1<sup>st</sup> ed.). Cambridge, London, New-York, Melbourne: Press C.U.S..
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, H., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116, 882-892.
- Wagner, H.H., & Edwards (2001). Quantifying habitat specificity to assess the contribution of a patch to species richness at a landscape scale. *Landscape Ecology*, 16, 121-131.
- Warnes, G. R. (2006). Includes R source code and/or documentation contributed by Ben Bolker and Thomas Lumley. *gplots: Various R programming tools for plotting data*. R package version 2.6.0.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505.

Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999). Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, *10*, 609-620.

Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, *12*, 266-269.

## Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1. Description of the functional attributes used to characterize vegetation.

**Appendix S1: Description of the different attributes used to characterize vegetation in field boundaries and in field centres of permanent grasslands.**

| Seed dispersal <sup>1</sup> | Establishment strategy <sup>1</sup> | Seed mass <sup>1</sup> | Regenerative strategy <sup>1</sup> | Life form <sup>2</sup> | Life history <sup>1</sup> | Seed bank <sup>1</sup> |
|-----------------------------|-------------------------------------|------------------------|------------------------------------|------------------------|---------------------------|------------------------|
| Zoocorous                   | Strat_C                             | Mass_low               | RegStrat_V                         | Hemicryptophyte        | LifHist_Aw                | SeedBk_1               |
| Anemochorous                | Strat_S                             | Mass_med1              | RegStrat_S                         | Therophyte             | LifHist_As                | SeedBk_2               |
| Autochorous                 | Strat_R                             | Mass_med2              | RegStrat_Bs                        | Chamæphyte             | LifHist_B                 | SeedBk_3               |
| Barochorous                 | Strat_SC                            | Mass_med3              | RegStrat_Sv                        | Geophyte               | LifHist_M                 | SeedBk_4               |
| Anthropochorous             | Strat_SR                            | Mass_med4              | RegStrat_(V)                       | Phanerophyte           | LifHist_P                 |                        |
| Hydrochorous                | Strat_CR                            | Mass_high              | RegStrat_W                         | Helophyte              |                           |                        |
| Myrmechorous                | Strat_CSR                           |                        |                                    |                        |                           |                        |
| Unspecified                 |                                     |                        |                                    |                        |                           |                        |

<sup>1</sup> *sensu* Grime et al. (2007)

<sup>2</sup> *sensu* Raunkiaer (1934)

### Establishment strategy

Strat\_C = Competitor  
 Strat\_S = Stress-tolerator  
 Strat\_R = Ruderal  
 Strat\_SC = Stress-tolerant competitor  
 Strat\_SR = Stress-tolerant ruderal  
 Strat\_CR = Competitive-ruderal  
 Strat\_CSR = C-S-R strategist

### Seed mass

Mass\_low = 0.2 mg  
 Mass\_med1 = 0.21-0.5 mg  
 Mass\_med2 = 0.51-1.00 mg  
 Mass\_med3 = 1.01-2.00 mg  
 Mass\_med4 = 2.01-10.0 mg  
 Mass\_high = 10.00 mg

### Regenerative strategy

RegStrat\_V = Lateral vegetative spread  
 RegStrat\_S = Seasonal regeneration by seed  
 RegStrat\_Bs = A persistent bank of buried seeds or spores  
 RegStrat\_Sv = Seasonal regeneration by vegetative means  
 RegStrat\_(V) = Denotes instances where the period of attachment is intermediate between those of Sv and V  
 RegStrat\_W = Regeneration involving numerous widely-dispersed seeds or spores

### Life history

LifHist\_As = Summer annual  
 LifHist\_Aw = Winter annual  
 LifHist\_B = Usually biennial  
 LifHist\_M = Monocarpic perennial (of duration 2 years or, usually, more)  
 LifHist\_P = Polycarpic perennial

### Seed bank

SeedBk\_1 = Most of seed germinating shortly after being shed  
 SeedBk\_2 = Most seed persistent only until start of next growing season  
 SeedBk\_3 = A small amount of seed persists in the soil but concentrations of seed in the soil are only high after seed has just been shed  
 SeedBk\_4 = There is a large bank of persistent seeds in the soil throughout the year

## Appendix S2. Plant species sampled in this study.

**Appendix S2: List of plant species identified in field boundaries, in field centres and species common in the two investigated compartments.**

| Common species                             | Field boundary species                   | Field centre species             |
|--|--|----------------------------------|
| <i>Achillea millefolium</i> L.             | <i>Agrimonia eupatoria</i> L.            | <i>Centaurea jacea</i> L.        |
| <i>Agrostis capillaris</i> L.              | <i>Ajuga reptans</i> L.                  | <i>Hordeum secalinum</i> Schreb. |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.             | <i>Arctium lappa</i> L.                  | <i>Tragopogon pratensis</i> L.   |
| <i>Allium vineale</i> L.                   | <i>Carduus nutans</i> L.                 | <i>Veronica polita</i> Fr.       |
| <i>Alopecurus geniculatus</i> L.           | <i>Cruciata laevipes</i> Opiz            |                                  |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.             | <i>Equisetum arvense</i> L.              |                                  |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.            | <i>Erophila verna</i> (L.) Chevall.      |                                  |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.   | <i>Fragaria vesca</i> L.                 |                                  |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. | <i>Galium aparine</i> L.                 |                                  |
| <i>Bellis perennis</i> L.                  | <i>Galium saxatile</i> L.                |                                  |
| <i>Bromus erectus</i> Huds.                | <i>Galium uliginosum</i> L.              |                                  |
| <i>Bromus hordeaceus</i> L.                | <i>Geum urbanum</i> L.                   |                                  |
| <i>Bromus sterilis</i> L.                  | <i>Glechoma hederacea</i> L.             |                                  |
| <i>Caltha palustris</i> L.                 | <i>Heracleum sphondylium</i> L.          |                                  |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik. | <i>Lathyrus aphaca</i> L.                |                                  |
| <i>Carex</i> sp.                           | <i>Lathyrus latifolius</i> L.            |                                  |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.           | <i>Lathyrus tuberosus</i> L.             |                                  |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.          | <i>Leontodon hispidus</i> L.             |                                  |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.             | <i>Lepidium campestre</i> (L.) R.Br.     |                                  |
| <i>Cynosurus cristatus</i> L.              | <i>Lysimachia nummularia</i> L.          |                                  |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.               | <i>Potentilla anserina</i> L.            |                                  |
| <i>Elymus repens</i> (L.) Gould            | <i>Primula veris</i> L.                  |                                  |
| <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.         | <i>Ranunculus ficaria</i> L.             |                                  |
| <i>Festuca pratensis</i> Huds.             | <i>Rubus fruticosus</i> L.               |                                  |
| <i>Festuca rubra</i> L.                    | <i>Stellaria graminea</i> L.             |                                  |
| <i>Geranium dissectum</i> L.               | <i>Stellaria holostea</i> L.             |                                  |
| <i>Holcus lanatus</i> L.                   | <i>Thlaspi arvense</i> L.                |                                  |
| <i>Holcus mollis</i> L.                    | <i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv. |                                  |
| <i>Hypochoeris radicata</i> L.             | <i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray           |                                  |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.           |  |                                  |
| <i>Lolium multiflorum</i> Lam.             |  |                                  |
| <i>Lolium perenne</i> L.                   |  |                                  |
| <i>Lotus corniculatus</i> L.               |  |                                  |
| <i>Lotus pedunculatus</i> Cav.             |  |                                  |
| <i>Medicago lupulina</i> L.                |  |                                  |
| <i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill         |  |                                  |
| <i>Phleum pratense</i> L.                  |  |                                  |
| <i>Plantago lanceolata</i> L.              |  |                                  |
| <i>Plantago major</i> L.                   |  |                                  |
| <i>Poa annua</i> L.                        |  |                                  |
| <i>Poa pratensis</i> L.                    |  |                                  |
| <i>Poa trivialis</i> L.                    |  |                                  |
| <i>Potentilla reptans</i> L.               |  |                                  |
| <i>Ranunculus acris</i> L.                 |  |                                  |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.              |  |                                  |
| <i>Rumex acetosa</i> L.                    |  |                                  |
| <i>Rumex crispus</i> L.                    |  |                                  |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.               |  |                                  |
| <i>Senecio vulgaris</i> L.                 |  |                                  |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.          |  |                                  |
| <i>Taraxacum officinale</i> Weber          |  |                                  |
| <i>Trifolium dubium</i> Sibth.             |  |                                  |
| <i>Trifolium pratense</i> L.               |  |                                  |
| <i>Trifolium repens</i> L.                 |  |                                  |
| <i>Urtica dioica</i> L.                    |  |                                  |
| <i>Veronica arvensis</i> L.                |  |                                  |
| <i>Veronica chamaedrys</i> L.              |  |                                  |
| <i>Veronica persica</i> Poir.              |  |                                  |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.           |  |                                  |
| <i>Vicia sativa</i> L.                     |  |                                  |

### 3.3. Les comparaisons des végétations en place dans les interchamps et aux centres des parcelles, à l'échelle de l'exploitation

L'objectif de cette partie est d'identifier si la flore des interchamps est plus proche de la flore prairiale (Kleijn and Verbeek, 2000) ou bien de la flore adventice des champs cultivés en me basant sur les caractéristiques taxonomiques et fonctionnelles des communautés végétales relevées dans ces trois compartiments. Je considère toujours l'échelle de l'exploitation agricole en analysant l'ensemble de mes relevés effectués :

- dans les différents types d'interchamps;
- dans les prairies permanentes soumises à une large diversité de pratiques;
- dans les champs cultivés présentant une forte diversité de cultures implantées.

J'utilise pour les analyses l'ensemble des relevés que j'ai effectués en 2006, en 2007 et en 2008 (Tableau 3. 10).

Tableau 3. 10. Effectifs des plots pris en compte dans cette partie, selon le compartiment et l'année.

| Compartiment                | Années de réalisation des relevés |      |      |       |
|-----------------------------|-----------------------------------|------|------|-------|
|                             | 2006                              | 2007 | 2008 | total |
| interchamps                 | 26                                | 18   | -    | 44    |
| centre prairies permanentes | 23                                | 15   | 23   | 61    |
| centre champs cultivés      | -                                 | 20   | 19   | 39    |

J'opère les mêmes comparaisons et analyses que dans les deux parties précédentes à l'exception des comparaisons de moyennes que je fais ici par des analyses de variances suivies d'un test de Tukey *a posteriori*.

#### 3.3.1. Comparaison taxonomique

La richesse spécifique moyenne par plot est significativement plus faible dans le centre des prairies permanentes en comparaison des deux autres compartiments.

Par contre, il n'y a aucune différence significative entre la richesse spécifique moyenne des interchamps et celle des

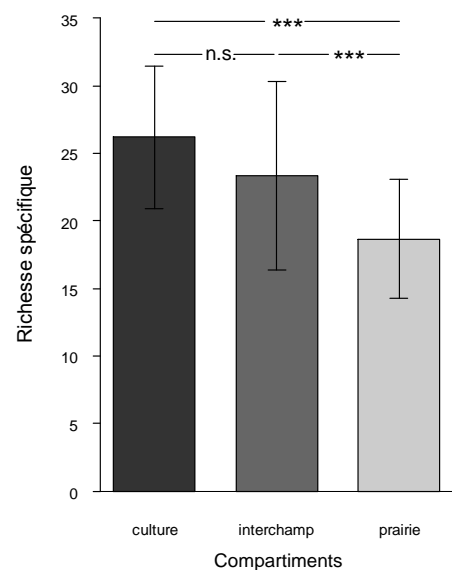


Figure 3. 33. Richesses spécifiques moyennes par plot ( $\pm$  écart-type) dans les trois compartiments testés.

champs cultivés (Figure 3. 33). J'ai identifié en moyenne par plot  $26,2 \pm 5,2$  espèces dans les centres des champs cultivés,  $23,3 \pm 7,0$  espèces dans les interchamps et seulement  $18,7 \pm 4,4$  espèces dans les centres des prairies permanentes. Au total, j'ai identifié 109 espèces dans les centres des champs cultivés, 104 dans les interchamps et 77 dans le centre des prairies permanentes (Tableau 3. 12 - à la fin de cette partie). Les indices de Sørensen calculés montrent la similitude la plus importante entre la composition en espèces des prairies et celle des interchamps même si le nombre d'espèces communes est plus grand pour le couple champs cultivés - interchamps (Tableau 3. 11).

Tableau 3. 11. Nombre d'espèces communes entre les différents compartiments et indices de Sørensen correspondants,  $SI_0$  et  $SI_{max}$

|                            | champs cultivés<br>109 espèces |      | interchamps<br>104 espèces           |            |
|----------------------------|--------------------------------|------|--------------------------------------|------------|
| interchamps<br>109 espèces | 0,65                           | 0,97 | <i>nb espèces communes</i><br>$SI_0$ | $SI_{max}$ |
| prairies<br>77 espèces     | 0,57                           | 0,77 | 0,74                                 | 0,80       |

### 3.3.2. Comparaison fonctionnelle

#### 3.3.2.1. Richesse en attributs

La richesse moyenne en attributs fonctionnels montre une différence significative entre les trois compartiments pour six des sept propriétés fonctionnelles testées (exception : la forme de vie) (Figure 3. 34). Les différences ne dépassent cependant jamais un attribut ce qui montre que les trois compartiments ont des végétations qui possèdent beaucoup d'attributs communs.

#### 3.3.2.2. Composition en attributs

J'ai montré, à partir des analyses de similitude, une différence significative entre les compositions fonctionnelles des trois compartiments, et cela pour la totalité des sept propriétés fonctionnelles que j'ai testées (Figure 3. 35). Pour l'ensemble des propriétés fonctionnelles, excepté pour la masse des semences et la stratégie de régénération, les graphes montrent que les centres des champs cultivés présentent une végétation dont la composition fonctionnelle est relativement bien distincte de la végétation relevée dans les interchamps et dans les centres des prairies permanentes. Les compositions fonctionnelles de la végétation des interchamps et des centres des prairies présentent, sur ces graphes, une similitude importante. Seules deux propriétés, la stratégie de



régénération et l'histoire de vie, montrent une distinction possible entre les compositions fonctionnelles de ces deux types de communautés végétales. Pour la stratégie de régénération, les plots des interchamps sont pour la plupart disposés vers le bas et à gauche du graphe, alors que les plots des prairies sont localisés au centre, à droite et en haut de ce graphe. Pour l'histoire de vie, les plots des interchamps sont situés en bas et forment un nuage de points se dirigeant vers le nuage des plots des champs cultivés, alors que les plots des prairies demeurent à l'extrême gauche du graphe.

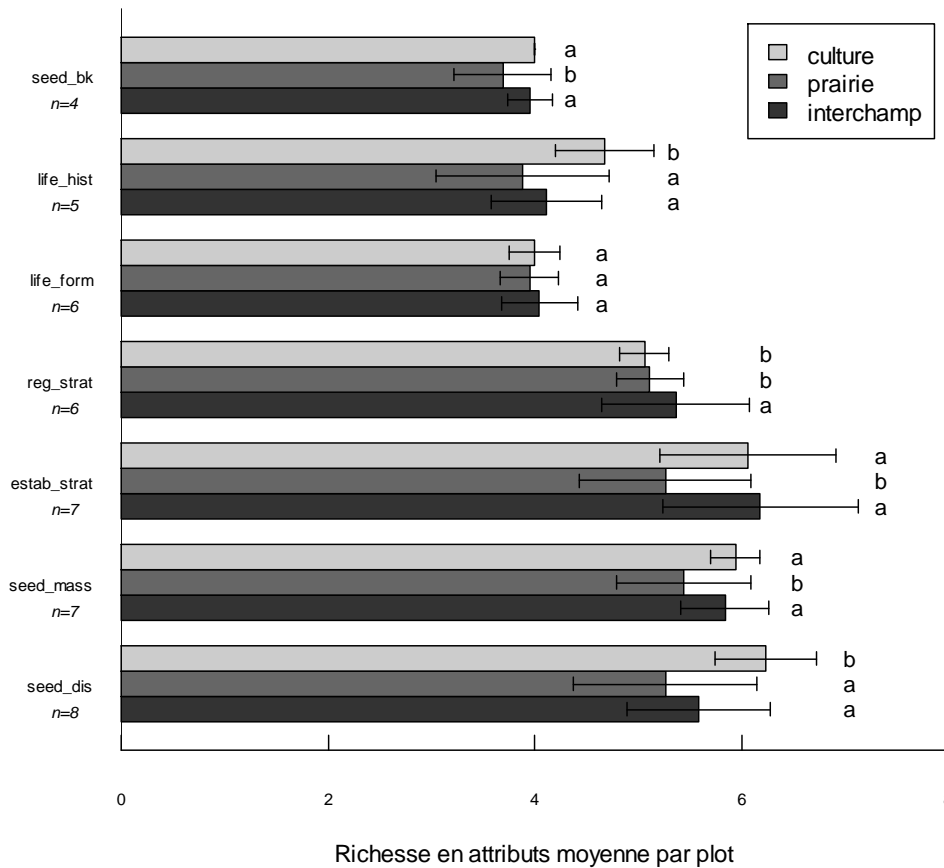
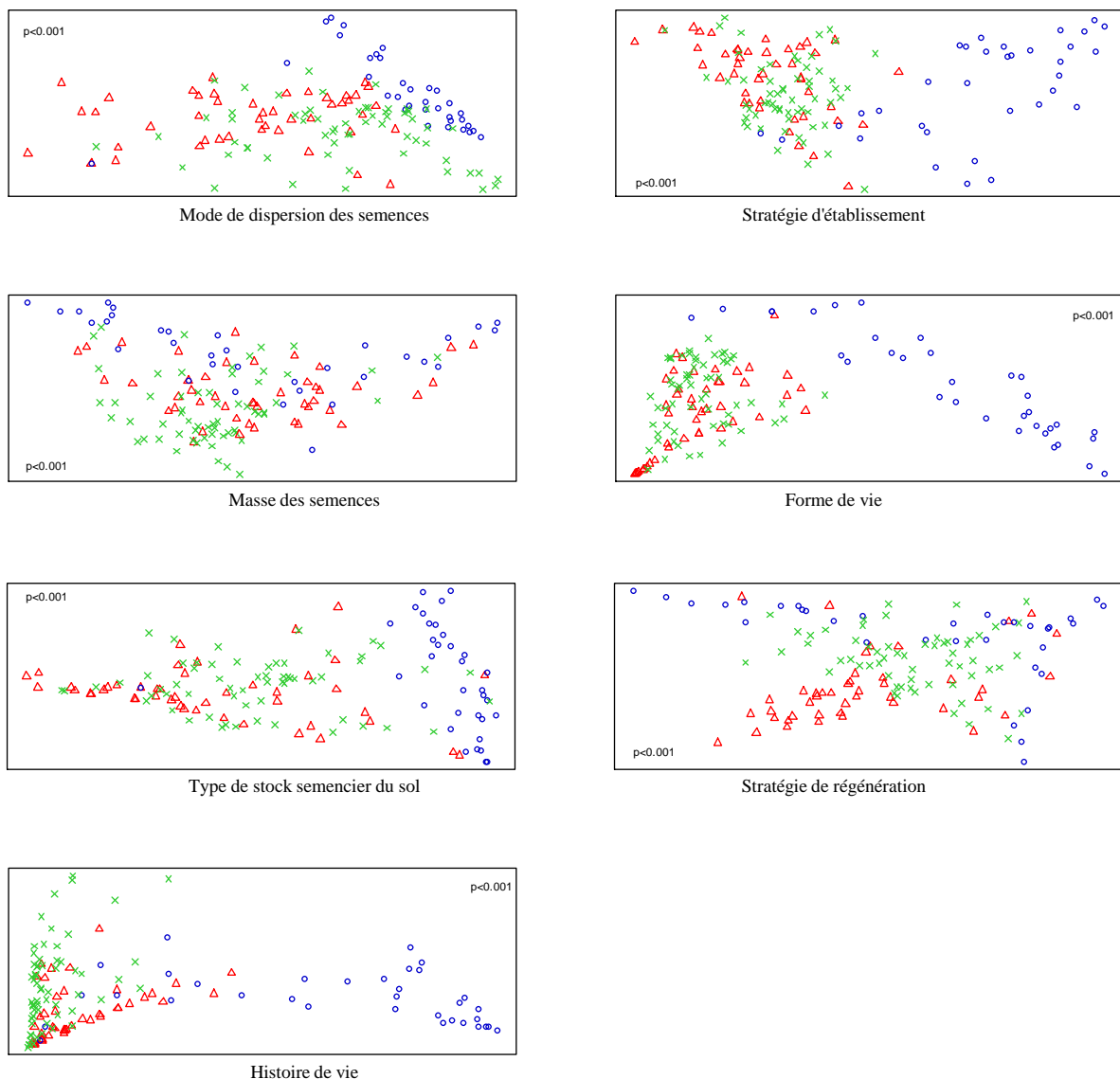


Figure 3. 34. Comparaison des moyennes des richesses en attributs ( $\pm$  écart-type) des trois compartiments pour chacune des propriétés fonctionnelles : *seed\_bank* : type de stock semencier ; *life\_hist* : histoire de vie ; *life\_form* : forme de vie ; *reg\_strat* : stratégie de régénération ; *estab\_strat* : stratégie d'établissement ; *seed\_mass* : masse des semences ; *seed\_dis* : mode de dispersion des semences. Une lettre différente pour une même propriété indique une différence significative mise en évidence par un test a posteriori de Tukey.

La comparaison des diversités fonctionnelles de Shannon confirme la similitude entre la végétation des interchamps et celle des centres des prairies permanentes (Figure 3. 36). Je montre que la diversité fonctionnelle n'est jamais significativement différente, excepté pour la forme de vie, entre la végétation du centre des prairies permanentes et celle des interchamps. Les valeurs relatives, par propriété fonctionnelle, entre les 3 compartiments confirment également l'étendue des nuages de points obtenus dans l'analyse de similitude : plus un nuage de points est concentré et plus la diversité fonctionnelle associée est faible, en comparaison des autres nuages de points. Le cas de

l'histoire de vie en est une parfaite illustration : le nuage de points des champs cultivés est étiré sur quasiment toute la largeur du graphique (Figure 3. 35) alors que les deux autres nuages de points sont très concentrés. Ceci se traduit par un indice de diversité de Shannon élevé pour les champs cultivés et des indices faibles pour les deux autres compartiments (Figure 3. 36).

L'analyse de co-inertie confirme cette forte similitude de composition fonctionnelle entre la végétation des centres des prairies permanentes et celle des interchamps, en comparaison avec la végétation adventice des champs cultivés (Figure 3. 37 et Figure 3. 38). Les nuages de points formés par les centres des prairies et par les interchamps sont quasiment confondus et séparés du nuage de points formé par les centres des champs cultivés.



**Figure 3. 35. Graphes issus de l'analyse de similitude et de la Multidimensional Scaling (avec la probabilité associée) pour chaque propriété fonctionnelle, en utilisant les proportions d'espèces possédant chaque attribut. Cette analyse est basée sur la matrice des indices de similitude de Bray-Curtis calculés sur l'ensemble des relevés de végétation en place. Δ: interchamps ; ○ : centres des champs cultivés ; × : centres des prairies permanentes.**

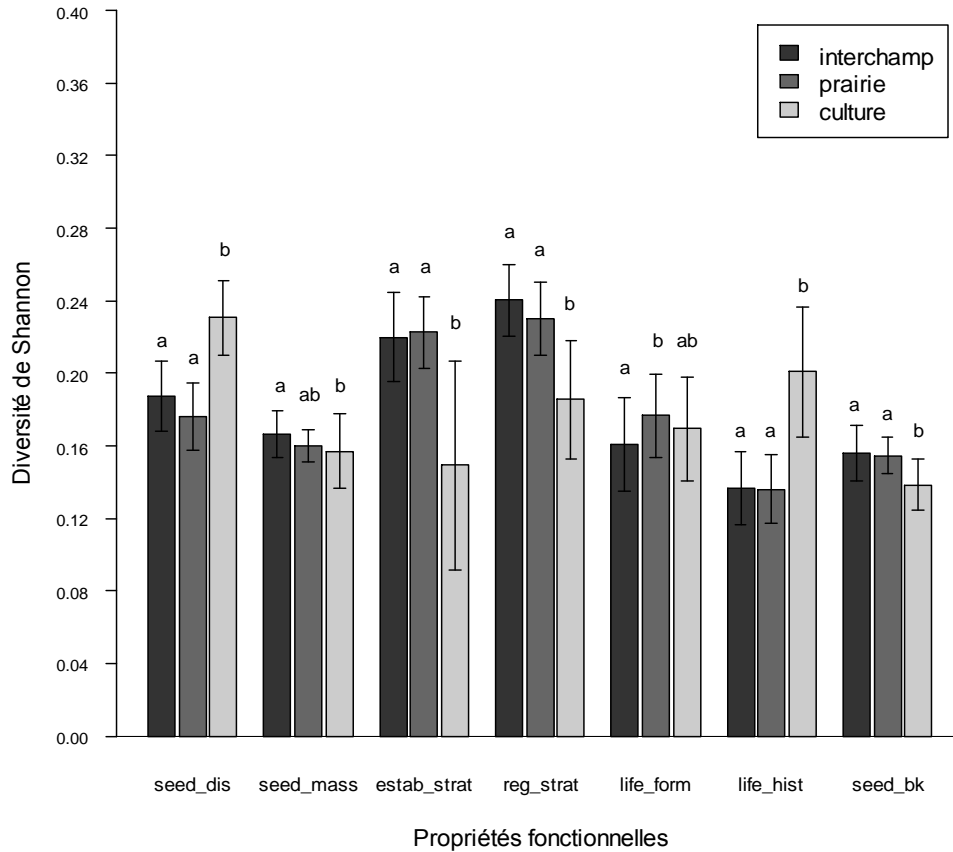


Figure 3. 36. Indices de diversité de Shannon ( $\pm$  écart-type) pour chacune des propriétés fonctionnelles dans les trois compartiments étudiés. \*\* une différence significative de  $P < 0,01$ , \*\*\* une différence significative de  $P < 0,001$ . seed\_bank : type de stock semencier ; life\_hist : histoire de vie ; life\_form : forme de vie ; reg\_strat : stratégie de régénération ; estab\_strat : stratégie d'établissement ; seed\_mass : masse des semences ; seed\_dis : mode de dispersion des semences.

Le premier plan factoriel de l'analyse de co-inertie rend bien compte de la distinction fonctionnelle entre d'une part les prairies et les interchamps et d'autre part les champs cultivés (Figure 3. 38). La description des différences, en attributs caractéristiques, entre les trois compartiments est plus

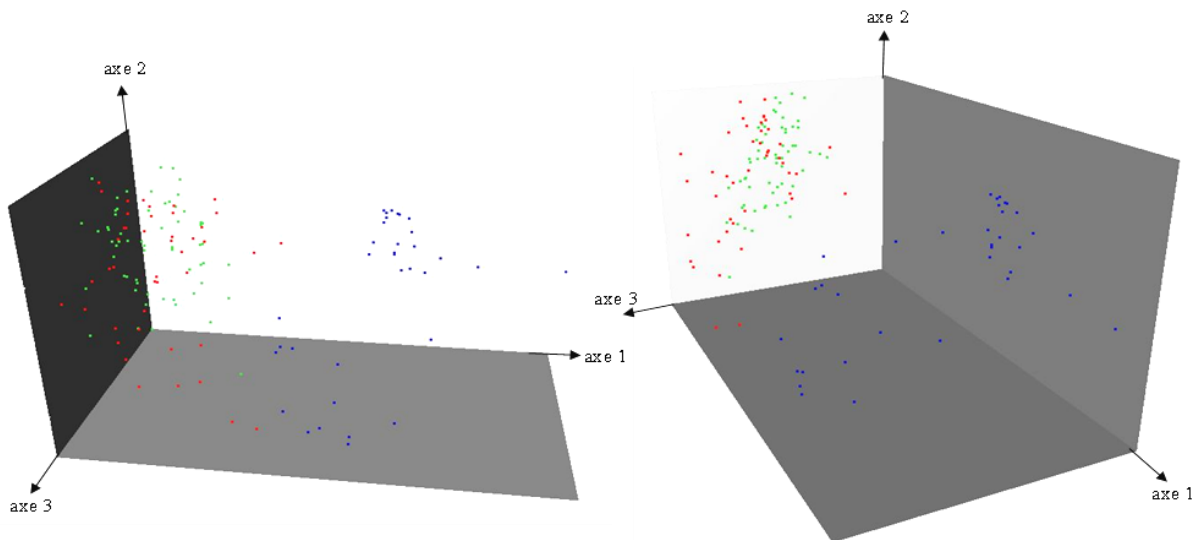


Figure 3. 37. Position des plots selon les 3 premiers axes factoriels de l'analyse de co-inertie. ● : centres des champs cultivés; ● : interchamps; ● : centres des prairies permanentes.

facilement faisable en éclatant les résultats de la co-inertie par propriété (Figure 3. 39). Les plots des prairies et des interchamps se distinguent des plots des champs cultivés par une plus forte abondance en espèces pérennes (LifHist\_P.1) compétitives (Strat\_C.1), à stock semencier très peu persistant (SeedBk\_1.1), avec une stratégie de régénération par voie végétative (RegStrat\_V..1 et RegStrat\_V.1), hémicryptophytes ou chamaephytes (LifForm\_H.1 et LifForm\_Ch.1). Cette végétation contient une part importante d'espèces produisant de très légères semences (Mass\_Low.1) (Figure 3. 39 et Figure 3. 38). Par contre, la végétation des champs cultivés, dont le nuage de points est étiré vers les valeurs négatives du second axe factoriel, se distingue par des abondances élevées en espèces annuelles (LifHist\_As.1 et LifHist\_Aw.1) thérophytes (LifForm\_TH.1) se régénérant en dispersant de nombreuses semences (RegStrat\_S.1), relativement lourdes (Mass\_med3.1) et disséminées par les activités humaines (Anthropoch.1). Il s'agit surtout d'espèces tolérantes au stress et d'espèces rudérales (Strat\_S.1, Strat\_R.1, Strat\_SR.1) (Figure 3. 38 et Figure 3. 39).

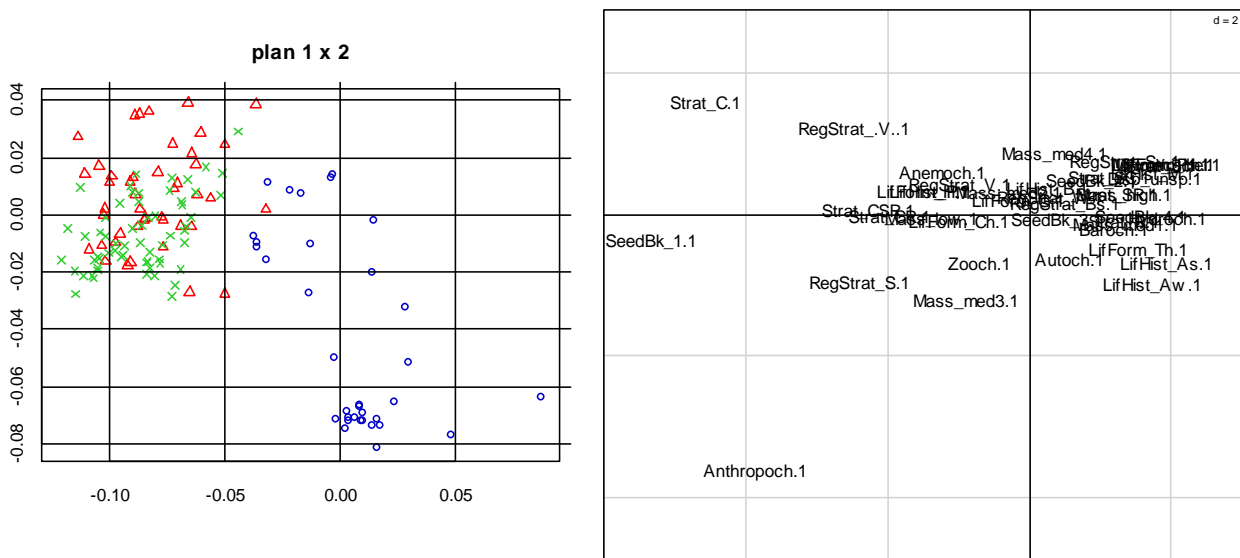


Figure 3. 38. Représentation graphique des résultats de l'analyse de co-inertie effectuée sur l'ensemble de mes relevés de végétation en place. Le graphique de gauche présente la position des différents plots sur le premier plan factoriel de la co-inertie.  $\Delta$  : interchamps ;  $\circ$  : centres des champs cultivés ;  $\times$  : centres des prairies permanentes. Le second graphe présente les attributs sur le même plan factoriel. Le descriptif des dénominations figure dans le tableau 2.3, et le suffixe "1" indique la possession de l'attribut.

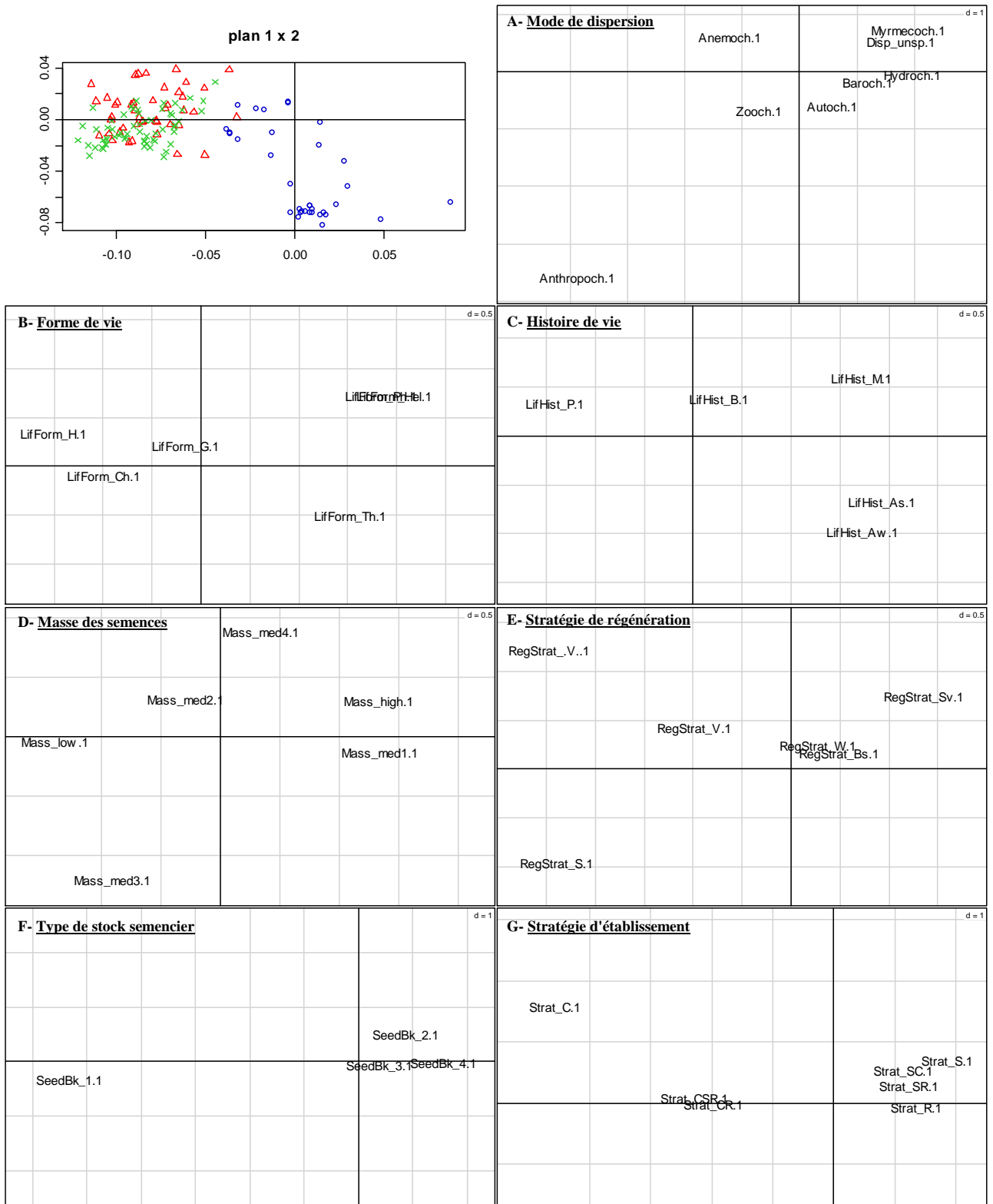


Figure 3. 39. Représentation des différents attributs sur le premier plan factoriel de l'analyse de co-inertie en distinguant les différentes propriétés fonctionnelles.  $\Delta$  : interchamps ;  $\circ$  : centres des champs cultivés ;  $\times$  : centres des prairies permanentes.



### **3.4. Discussion des résultats obtenus sur l'étude de la végétation des interchamps et celle du centre des parcelles**

#### **3.4.1. Différences taxonomiques et fonctionnelles de la végétation entre les deux compartiments étudiés**

##### 3.4.1.1. Cas des champs cultivés

J'ai montré que, contrairement à mon hypothèse initiale et aux résultats d'autres travaux (Aude et al., 2003; Marshall and Arnold, 1995; Marshall and Smith, 1987), la richesse spécifique est plus grande dans le centre des champs cultivés que dans leurs interchamps : 19,3 espèces en interchamps contre 27,4 au centre, en moyenne par plot. Ces différences entre les interchamps et les centres des champs cultivés peuvent s'expliquer par quatre raisons.

La première est la conversion de l'ensemble des parcelles du domaine à un mode de production extensif (conversion à l'agriculture biologique). L'arrêt des épandages de fertilisants et d'herbicides manufacturés au centre des parcelles a inévitablement induit un bouleversement dans les communautés végétales en place entraînant une augmentation importante des abondances et du nombre d'espèces en place dans ces parcelles (Albrecht, 2005; Albrecht and Mattheis, 1998; Boutin et al., 2008; Hald, 1999; Hiltbrunner et al., 2008; Moreby et al., 1994; Romero et al., 2008). Les perturbations ont par contre été peu modifiées dans les interchamps à l'occasion de la conversion à l'agriculture biologique. J'ai effectué ces relevés floristiques 4 ans seulement après le début de conversion. Je fais l'hypothèse que cette durée correspond à la durée durant laquelle les variables taxonomiques augmentent beaucoup suite à une modification du régime de perturbations. Cette augmentation des variables taxonomiques et sa durée ont été mises en évidence sur le recouvrement des adventices et sur l'abondance des semences dans le stock semencier (Albrecht, 2005). Dans ce travail d'Albrecht (2005), les variables ont augmenté pendant les 3 années qui ont suivi la conversion puis elles se sont rétablies au bout des 4 années suivantes à un niveau plus faible, en restant toutefois supérieures au niveau initial avant conversion.

La seconde raison concerne la diversité des perturbations que l'agriculteur met en œuvre sur ses parcelles par rapport aux perturbations infligées aux interchamps. La conversion à l'agriculture biologique engendre des modifications importantes dans la gestion des adventices notamment : allongement des rotations, diversification des cultures constituant ces rotations (Coquil et al., 2009b), diversification des techniques de désherbage mécanique *etc.* Cette diversification des

pratiques, qui n'existe pas dans les interchamps, engendre des richesses spécifiques importantes (Hiltbrunner et al., 2008; Palmer and Maurer, 1997; Tomasoni et al., 2003). Cette seconde raison peut aussi expliquer la plus grande richesse en attributs pour deux propriétés fonctionnelles dans le centre des parcelles.

La troisième explication possible est la diversité des cultures implantées dans les différentes parcelles l'année des relevés (blé d'hiver, triticale d'hiver, triticale de printemps, avoine + féverole d'hiver, Triticale + pois de printemps, seigle d'hiver, épeautre, orge de printemps, orge d'hiver) alors que la diversité des interchamps était relativement réduite. Il existe une spécificité plus ou moins grande de la flore adventice avec la culture implantée (Cimalova and Lososova, 2009; Fried et al., 2008; Lososova and Cimalova, 2009; Marshall, 2009; Mas and Verdu, 2003). Cette diversité de cultures peut engendrer une plus grande richesse spécifique dans les relevés réalisés au centre que dans ceux effectués dans les interchamps. J'ai testé cette hypothèse en effectuant une analyse en composantes principales sur le tableau [plots × espèces] en distinguant les différentes cultures (Figure 3. 40). Les résultats montrent que la composition de la flore adventice diffère entre les différentes cultures, alors que des parcelles recouvertes par une même culture ont des flores relativement similaires (*e.g.* blé d'hiver). J'ai réitéré cette analyse en retirant deux parcelles (cf

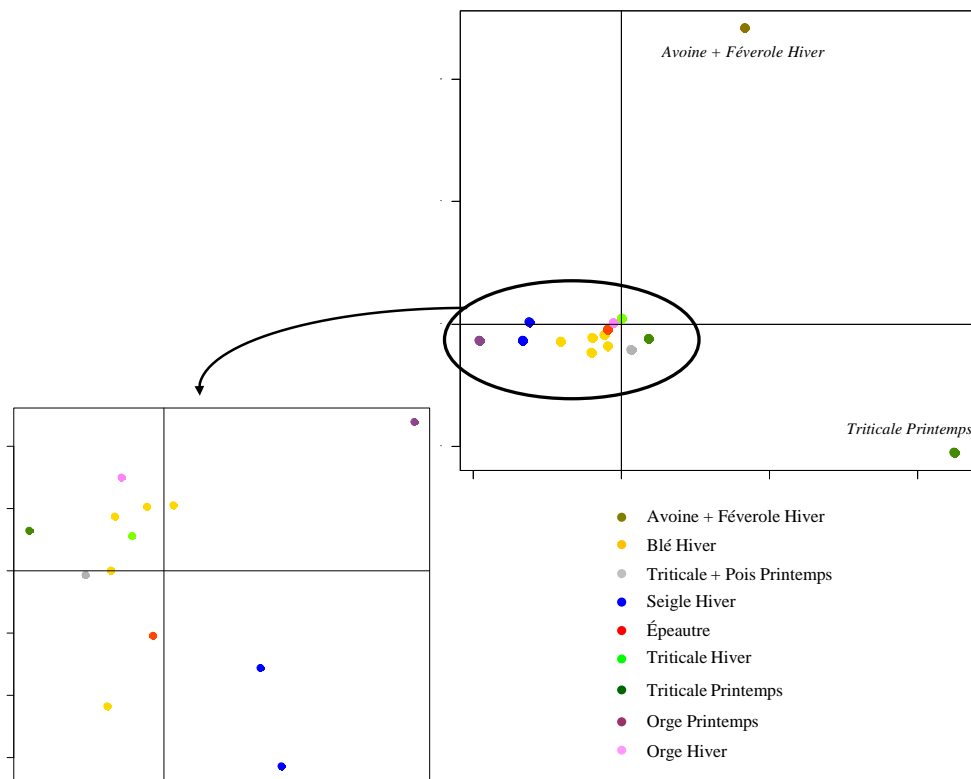


Figure 3. 40. Position des plots de relevés centraux, en champs cultivés effectués en 2008, sur le premier plan factoriel d'une analyse en composantes principales, en distinguant les différentes cultures. En haut, tous les plots sont analysés, et en bas, le graphe montre une nouvelle ACP réalisée sans les deux parcelles isolées précédemment.



Figure 3. 40) pour vérifier si les autres parcelles possédaient également des flores adventices distinctes selon la culture en place. On retrouve cette spécificité dans une moindre mesure (*e.g.* blé d'hiver).

Enfin, la dernière explication à la richesse spécifique supérieure dans les parcelles par rapport aux interchamps est l'apport de semences dans ce compartiment avec les engins agricoles, *e.g.* moissonneuse-batteuse (Blanco-Moreno et al., 2004), outils de travail du sol, tracteurs ou faucheuses (Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997) lorsque la parcelle est en prairie temporaire. La caractérisation fonctionnelle appuie cette hypothèse puisque la végétation au centre des parcelles est caractérisée par un mode de dissémination anthropochore qui comprend toutes les activités humaines comme vecteurs potentiels de semences.

Les différences de richesse en attributs pour les deux propriétés fonctionnelles, mode de dispersion des semences et histoire de vie, en faveur des centres de parcelles, peuvent également provenir des quatre hypothèses indiquées précédemment.

#### 3.4.1.2. Cas des prairies permanentes

Voir Gaujour et al., soumis-a

#### 3.4.1.3. Cas de l'ensemble des interchamps et de l'ensemble des centres de parcelles, à l'échelle de l'exploitation

Les comparaisons taxonomiques et fonctionnelles de la végétation des trois compartiments étudiés - centres des prairies permanentes, centres des champs cultivés et interchamps - montrent que la végétation des interchamps est beaucoup plus similaire à la végétation prairiale qu'à la flore adventice des champs cultivés. Ceci confirme les résultats observables dans la littérature (*e.g.* Kleijn and Snoeijs, 1997; Kleijn and Verbeek, 2000). Cette similitude est plus grande lorsque je considère les caractéristiques fonctionnelles, par rapport aux caractéristiques taxonomiques. Il existe un nombre relativement élevé d'espèces qui sont spécifiques du centre des prairies (12 espèces sur 77 espèces identifiées en prairies soit 15,6 % -Tableau 3. 12). Cependant, les analyses de similitude et l'analyse de co-inertie réalisées avec les relevés des trois compartiments montrent bien que lorsque je considère d'une part les caractéristiques fonctionnelles de la végétation, et d'autre part les abondances relatives des espèces possédant les différents attributs, la similitude entre la végétation des prairies et celle des interchamps est élevée.

D'après l'analyse de co-inertie, la végétation des prairies et des interchamps est dominée par des hémicryptophytes, c'est-à-dire des plantes adaptées pour résister aux stress relativement fréquents (Diaz et al., 1998). Ce sont surtout des espèces compétitives qui sont donc capables d'utiliser efficacement les ressources disponibles - eau, éléments minéraux - même si la concurrence est importante entre les espèces présentes voire même entre individus de la même espèce. Ce sont également des espèces qui produisent des semences formant un stock semencier transitoire. Les prairies et les interchamps ne subissent que peu de perturbations du sol, en comparaison avec des sols de champs cultivés, ce qui limite drastiquement le recrutement de nouvelles semences contenues dans le sol (Akinola et al., 1998a). La régénération par libération d'un grand nombre de semences, de faible masse permet à ces espèces d'accroître considérablement leurs chances de colonisation de niches écologiques vacantes. Leur compétitivité leur permet également de s'établir y compris dans des niches écologiques quasiment saturées.

En revanche, les perturbations destructrices qui sont opérées plusieurs fois par an dans les parcelles cultivées - travail du sol, désherbage - ne permettent pas à ces espèces de survivre, voire même de s'établir dans les champs cultivés. La flore adventice de ces parcelles est majoritairement composée d'espèces résistant à ces forts niveaux de stress et de perturbations, c'est-à-dire des espèces annuelles rudérales ou tolérantes aux stress (Dutoit et al., 2003b; Marshall, 2004), avec ainsi un faible pouvoir compétitif. De plus, du fait des nombreuses pratiques agricoles mises en œuvre dans ces parcelles, beaucoup de ces espèces adventices ont été sélectionnées pour leur aptitude à se disséminer grâce aux activités humaines : espèces anthropochores. Enfin, ce sont des espèces qui se régénèrent par la production d'un grand nombre de petites semences (Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997).

### **3.4.2. Les interchamps : sources, puits ou refuges ?**

#### **3.4.2.1. Cas des champs cultivés**

Au total, j'ai identifié 91 espèces dans les deux compartiments, dont 52 sont communes aux deux compartiments et 13 sont spécifiques aux interchamps. La comparaison des compositions en attributs fonctionnels montre une différence nette entre les communautés végétales des interchamps et des centres des parcelles (Figure 3. 41). Ainsi, il apparaît peu probable que les interchamps soient de potentielles sources d'espèces végétales pour le centre des parcelles. Les communautés végétales identifiées dans les interchamps sont composées d'espèces compétitives, souvent identifiées en prairies, ce qui confirme les travaux de Kleijn et Verbeek (2000). Par contre,

ces espèces ne sont pas ou peu rudérales, ce qui limite leur établissement et leur survie dans le centre des parcelles où les perturbations sont très fréquentes (Dutoit et al., 2003b; Roschewitz et al., 2005b). De plus, leur survie dans les parcelles est également limitée par la faible quantité de semences produites et leur faible persistance de leur semences dans le stock semencier du sol contrairement aux espèces adventices du centre qui produisent de nombreuses semences (Tuesca et al., 2001; Zanin et al., 1997) dont certaines peuvent rester viables plusieurs années en étant enfouies dans le sol (Gabriel et al., 2005; Lososova et al., 2006; Marshall, 2004).

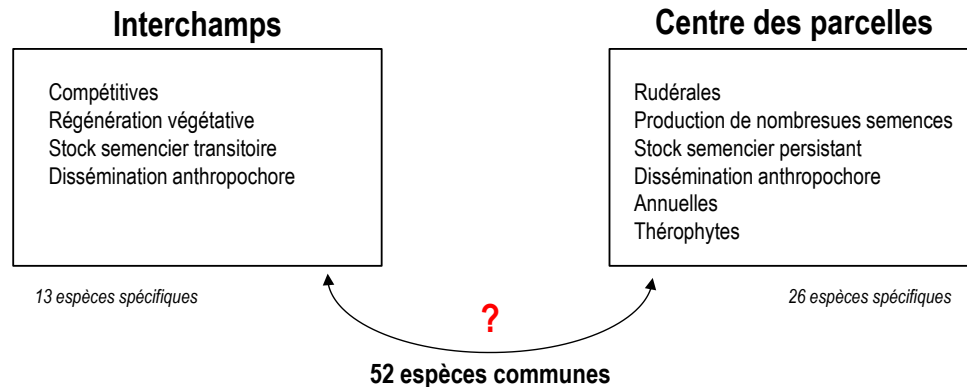


Figure 3. 41. Résumé des caractéristiques fonctionnelles de la végétation en place des interchamps et du centre des champs cultivés, issues de l'analyse de co-inertie.

Les interchamps étudiés peuvent, en théorie, être des sources pour 13 espèces (Tableau 3. 13). En examinant plus en détail les attributs fonctionnels des 13 espèces qui sont présentes dans les interchamps et absentes des centres, une seule, *Poa annua*, me semble être capable de se développer durablement dans les parcelles. Six d'entre-elles ne possèdent aucun des attributs fonctionnels caractérisant la végétation centrale (dissémination anthropochore ou zoochore, thérophytes, annuelle, régénération par production abondante de semences). Quatre possèdent des attributs incompatibles avec leur établissement ou leur survie au centre de la parcelle. Et enfin, parmi les deux espèces restantes, *Rubus fruticosus* L. est identifiable uniquement dans des stades avancés de succession végétale et *Cichorium intybus* L. est présente majoritairement sur des sols peu perturbés et très compactés (Ducerf and Thiry, 2003) ce qui n'est pas le cas des champs cultivés que j'ai étudiés.

J'ai identifié 52 espèces communes entre les deux compartiments. Ce nombre important d'espèces communes peut s'expliquer par deux phénomènes : soit les interchamps ont été des sources d'espèces infectant le centre de la parcelle cultivée, soit c'est le centre des parcelles qui alimente les interchamps (Figure 3. 41). L'examen des abondances des 52 espèces communes suggère plutôt que ce sont les centres des parcelles qui alimentent les interchamps (Tableau 3. 14). En effet, les espèces adventices dont l'abondance est supérieure ou égale à un individu par plot en moyenne au centre,

sont des espèces très peu représentées dans les interchamps. De plus, parmi ces mêmes espèces, celles qui ont un pourcentage de recouvrement dans les interchamps supérieurs à 5 % - et ayant ainsi un pouvoir "invasif" plus fort - sont toutes des espèces dont la principale stratégie de régénération se fait par voie végétative, notamment *Elymus repens* (L.) Gould. Ce type de régénération ne permet pas d'atteindre rapidement le centre des parcelles de façon naturelle. Je fais donc l'hypothèse que la dissémination de ces espèces à régénération végétative, si elle a lieu, est assurée par les matériels agricoles, notamment les outils de travail du sol comme cela a été supposé pour la dissémination d'*E. repens* (Marshall, 1989).

Ce grand nombre d'espèces communes entre les deux compartiments indique aussi que les interchamps peuvent constituer, *a priori*, des refuges pour les espèces adventices. Si les pratiques mises en œuvre dans les parcelles venaient à compromettre l'établissement ou la survie de certaines espèces végétales au centre de la parcelles (parmi les espèces communes), ces espèces pourraient tout de même ré-investir la parcelle à partir des interchamps lorsque les pratiques ne seront plus aussi contraignantes. Ceci n'est vrai que si les interchamps ne sont pas des puits - au sens de la théorie source-puits (Pulliam, 1988) - pour ces espèces communes aux deux compartiments. En effet, du fait de la très faible abondance de ces espèces dans les interchamps (Tableau 3. 14), je fais l'hypothèse que leur présence dans ce compartiment n'est permise que par l'alimentation des interchamps en semences ou autre organe de dissémination, *e.g.* rhizome ou stolon, à partir du centre de la parcelle. Sous cette hypothèse, ce serait donc le compartiment central qui serait la source, et non les interchamps. Selon la théorie source-puits (Pulliam, 1988), le puits - ici l'interchamp - ne peut présenter certaines espèces que si, et seulement si, des organes de régénération, des semences le plus souvent, sont apportés régulièrement (intervalle de temps inférieur ou égal à l'année en général). Si les interchamps sont de véritables puits, alors leur rôle de refuge d'espèces végétales est faible et s'amenuise avec l'allongement de la durée durant laquelle les pratiques mises en œuvre au centre de la parcelle contraignent le recrutement de ces espèces.

D'après ces résultats obtenus sur les données recueillies en 2008, il apparaît peu probable que les interchamps des champs cultivés soient, pour l'IE de Mirecourt, des sources d'espèces pour le centre des parcelles. Les interchamps contiennent moins d'espèces que les centres des parcelles, les espèces communes aux deux compartiments y sont peu représentées et les espèces spécifiques aux interchamps ont des caractéristiques fonctionnelles incompatibles avec les régimes de perturbation qui règnent au centre de la parcelle (excepté *Poa annua*).

De plus, les interchamps ne semblent pas constituer des refuges pour les espèces communes aux deux compartiments du fait des faibles abondances de ces espèces dans les interchamps. À partir de

mes résultats, je fais l'hypothèse que la dissémination se fait depuis le centre vers l'interchamp pour la plupart de ces espèces communes. Seules certaines espèces à stolons ou à rhizome sont susceptibles de se propager dans les bords de champs par la mécanisation notamment. C'est sans doute le cas de certaines espèces à régénération végétative telles que *E. repens*, *A. stolonifera* et *T. repens*).

**Tableau 3. 13. Listes des espèces identifiées dans les interchamps et les centres des parcelles cultivées en 2008.**

| <b>Espèces communes (52)</b>                   | <b>Espèces uniquement au centre (26)</b>           | <b>Espèces uniquement en interchamps (13)</b>                   |
|--|--|---|
| <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.            | <i>Anagallis foemina</i> Mill.                     | <i>Agrostis capillaris</i> L.                                   |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.                 | <i>Aphanes arvensis</i> L.                         | <i>Allium vineale</i> L.  |
| <i>Trifolium repens</i> L.                     | <i>Brassica oleracea</i> L.                        | <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl |
| <i>Poa trivialis</i> L.                        | <i>Bromus secalinus</i> L.                         | <i>Bromus erectus</i> Huds.                                     |
| <i>Galium aparine</i> L.                       | <i>Carduus nutans</i> L.                           | <i>Carex</i> sp.  |
| <i>Plantago major</i> L.                       | <i>Centaureum pulchellum</i> (Sw.) Druce           | <i>Cichorium intybus</i> L.                                     |
| <i>Taraxacum campylodes</i> G.E.Haglund        | <i>Chaenorrhinum minus</i> (L.) Lange subsp. minus | <i>Cruciata laevipes</i> Opiz                                   |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.              | <i>Chenopodium album</i> L.                        | <i>Festuca pratensis</i> Huds.                                  |
| <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill                 | <i>Cirsium dissectum</i> (L.) Hill                 | <i>Hypochaeris radicata</i> L.                                  |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.                  | <i>Euphorbia helioscopia</i> L.                    | <i>Poa annua</i> L.   |
| <i>Anagallis arvensis</i> L.                   | <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench [nom. cons.]    | <i>Prunella vulgaris</i> L.                                     |
| <i>Veronica arvensis</i> L.                    | <i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á.Löve            | <i>Rubus fruticosus</i> L.                                      |
| <i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.          | <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.                    | <i>Tragopogon pratensis</i> L.                                  |
| <i>Polygonum persicaria</i> L.                 | <i>Hieracium umbellatum</i> L.                     |   |
| <i>Matricaria recutita</i> L.                  | <i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.                |   |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.              | <i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort.                 |   |
| <i>Trifolium pratense</i> L.                   | <i>Lathyrus aphaca</i> L.                          |   |
| <i>Daucus carota</i> L.                        | <i>Lathyrus latifolius</i> L.                      |   |
| <i>Rumex crispus</i> L.                        | <i>Lathyrus nissolia</i> L.                        |   |
| <i>Geranium dissectum</i> L.                   | <i>Lathyrus pratensis</i> L.                       |   |
| <i>Veronica persica</i> Poir.                  | <i>Lotus pedunculatus</i> Cav.                     |   |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.               | <i>Papaver rhoeas</i> L.                           |   |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.              | <i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.                  |   |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.                | <i>Senecio vulgaris</i> L.                         |   |
| <i>Medicago sativa</i> L.                      | <i>Viola arvensis</i> Murray                       |   |
| <i>Euphorbia stricta</i> L.                    | <i>Viola tricolor</i> L.                           |   |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.                 |  |   |
| <i>Ranunculus acris</i> L.                     |  |   |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski   |  |   |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.               |  |   |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> L.              |  |   |
| <i>Medicago lupulina</i> L.                    |  |   |
| <i>Vicia sativa</i> L. subsp. nigra (L.) Ehrh. |  |   |
| <i>Lolium multiflorum</i> Lam.                 |  |   |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.                   |  |   |
| <i>Rumex acetosa</i> L.                        |  |   |
| <i>Phleum pratense</i> L.                      |  |   |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.                   |  |   |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.                  |  |   |
| <i>Heracleum sphondylium</i> L.                |  |   |
| <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.             |  |   |
| <i>Potentilla reptans</i> L.                   |  |   |
| <i>Centaurea jacea</i> L.                      |  |   |
| <i>Lolium perenne</i> L.                       |  |   |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                 |  |   |
| <i>Plantago lanceolata</i> L.                  |  |   |
| <i>Holcus lanatus</i> L.                       |  |   |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.                 |  |   |
| <i>Bromus hordeaceus</i> L.                    |  |   |
| <i>Festuca rubra</i> L.                        |  |   |
| <i>Lotus corniculatus</i> L.                   |  |   |
| <i>Poa pratensis</i> L.                        |  |   |

Tableau 3. 14. Liste des espèces communes aux centres et aux interchamps des parcelles cultivées, selon les relevés 2008, avec les abondances respectives.

| Espèces communes aux interchamps et centres de parcelles | Abondances moyennes par plot |                |
|--|------------------------------|----------------|
|  | centre (Nb ind.)             | interchamp (%) |
| <i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.                      | 1622,73                      | 0,02           |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L.                           | 205,27                       | 1,07           |
| <i>Trifolium repens</i> L.                               | 99,07                        | 5,66           |
| <i>Poa trivialis</i> L.                                  | 95,07                        | 0,88           |
| <i>Galium aparine</i> L.                                 | 94,67                        | 0,09           |
| <i>Plantago major</i> L.                                 | 92,8                         | 0,4            |
| <i>Taraxacum officinale</i> G.E.Haglund                  | 92,07                        | 2,04           |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.                        | 91,07                        | 0,01           |
| <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill                           | 58,67                        | 0,01           |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.                            | 38,93                        | 0,08           |
| <i>Anagallis arvensis</i> L.                             | 37,6                         | 0,01           |
| <i>Veronica arvensis</i> L.                              | 32,27                        | 0,01           |
| <i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.                    | 24                           | 0,17           |
| <i>Polygonum persicaria</i> L.                           | 23,07                        | 0,01           |
| <i>Matricaria recutita</i> L.                            | 19,8                         | 0,01           |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.                        | 17,53                        | 1,17           |
| <i>Trifolium pratense</i> L.                             | 17,53                        | 0,07           |
| <i>Daucus carota</i> L.                                  | 14,13                        | 0,66           |
| <i>Rumex crispus</i> L.                                  | 11,4                         | 0,06           |
| <i>Geranium dissectum</i> L.                             | 11,13                        | 0,38           |
| <i>Veronica persica</i> Poir.                            | 10,73                        | 0,03           |
| <i>Cerastium fontanum</i> Baumg.                         | 8,47                         | 0,1            |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> L.                        | 7,07                         | 0,01           |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.                          | 5,27                         | 0,02           |
| <i>Medicago sativa</i> L.                                | 4,47                         | 1,14           |
| <i>Euphorbia stricta</i> L.                              | 3,8                          | 0,01           |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L.                           | 3,47                         | 5,53           |
| <i>Ranunculus acris</i> L.                               | 3,47                         | 0,07           |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski             | 3,4                          | 9,44           |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.                         | 2,27                         | 0,03           |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> L.                        | 1,93                         | 0,01           |
| <i>Medicago lupulina</i> L.                              | 1,87                         | 0,02           |
| <i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.    | 1,73                         | 0,09           |
| <i>Lolium multiflorum</i> Lam.                           | 1,2                          | 0,91           |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L.                             | 1,13                         | 0,04           |
| <i>Rumex acetosa</i> L.                                  | 1,07                         | 0,07           |
| <i>Phleum pratense</i> L.                                | 1                            | 0,31           |
| <hr style="border-top: 1px dashed black;"/>              |                              |                |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.                             | 0,93                         | 6,49           |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> L.                            | 0,93                         | 0,55           |
| <i>Heraclium sphondylium</i> L.                          | 0,67                         | 0,01           |
| <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.                       | 0,4                          | 15,39          |
| <i>Potentilla reptans</i> L.                             | 0,4                          | 0,03           |
| <i>Centaurea jacea</i> L.                                | 0,33                         | 0,08           |
| <i>Lolium perenne</i> L.                                 | 0,33                         | 6,55           |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                           | 0,27                         | 0,04           |
| <i>Plantago lanceolata</i> L.                            | 0,2                          | 0,06           |
| <i>Holcus lanatus</i> L.                                 | 0,13                         | 1,17           |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.                           | 0,07                         | 0,19           |
| <i>Bromus hordeaceus</i> L.                              | 0,07                         | 0,04           |
| <i>Festuca rubra</i> L.                                  | 0,07                         | 3,25           |
| <i>Lotus corniculatus</i> L.                             | 0,07                         | 0,03           |
| <i>Poa pratensis</i> L.                                  | 0,07                         | 0,09           |

3.4.2.2. Cas des prairies permanentes

Cf Gaujour et al., soumis-a

#### 3.4.2.3. Cas de l'ensemble des interchamps et de l'ensemble des centres de parcelles

Dans ces comparaisons, j'ai replacé l'ensemble des parcelles de l'exploitation dans leur territoire. J'ai mis en évidence que les interchamps ne constituent pas des sources potentielles d'espèces végétales pour le centre des parcelles (prairies permanentes ou champs cultivés), malgré des différences taxonomiques et en particulier malgré la présence d'espèces spécifiques. Les caractéristiques fonctionnelles de ces espèces spécifiques ne leur permettent pas de s'installer et de survivre dans le centre des parcelles. Cependant, ils peuvent être d'excellents refuges pour les espèces communes aux interchamps et à la végétation centrale des parcelles, en particulier les prairies permanentes. Le cas des champs cultivés est plus complexe. Je fais l'hypothèse, à partir de mes résultats que les interchamps sont alimentés en espèces (les espèces communes entre les interchamps et le centre) par le centre de la parcelle. Ils seraient des puits d'espèces et non des sources (Pulliam, 1988). Ces comparaisons indiquent aussi que ce rôle de refuge est bien plus fort pour les prairies permanentes que pour les champs cultivés du fait d'une plus grande similitude entre les végétations de ces deux compartiments.

### **3.5. Discussion du chapitre**

L'objectif principal de ce chapitre était de vérifier si la végétation en place dans les interchamps et le stock semencier constituent des sources potentielles d'espèces pour le centre des parcelles. J'ai montré que malgré des différences de richesse spécifique, les interchamps et le stock semencier ne constituent pas, au sein de l'exploitation agricole de l'Inra ASTER Mirecourt, une source potentielle fiable d'espèces nouvelles pour le centre des parcelles, qu'il s'agisse de champs cultivés ou de prairies permanentes (Gaujour et al., soumis-a).

Les espèces que j'ai identifiées dans ces deux compartiments, stock semencier et interchamps, sans les avoir recensées dans les centres des parcelles, ne disposent généralement pas des attributs fonctionnels, et donc des caractéristiques biologiques et/ou physiologiques, pour s'établir au centre des parcelles où les perturbations et les stress sont diversifiés et fréquents : pâturage, fauche, travail du sol, désherbage, fertilisation (Gaujour et al., soumis-b). En revanche, les interchamps et le stock semencier de ces parcelles, du fait des nombreuses espèces qui sont communes avec la végétation en place, sont des refuges d'espèces. Les interchamps sont essentiellement des refuges pour les espèces du centre des prairies permanentes puisqu'ils contiennent principalement des espèces prairiales. En revanche, le stock semencier du sol constitue un refuge d'espèces prairiales et d'adventices en prairies permanentes et un refuge possible d'adventices dans les champs cultivés.

Dans ce dernier type de parcelle, je fais l'hypothèse que ces interchamps sont des puits (Pulliam, 1988) pour ces espèces. Elles ne subsistent dans ce compartiment que grâce à l'apport régulier d'éléments de régénération (semences ou rhizomes ou stolons) en provenance du centre de la parcelle, ou grâce au stock semencier. Il s'agit là d'une hypothèse qui pourrait être vérifiée d'une part en étudiant la composition du stock semencier de l'interchamp et sa dynamique, et d'autre part en déterminant le rôle de la pluie de semences pour alimenter ce stock semencier. Cette détermination peut être réalisée soit en isolant des portions d'interchamps de la pluie de semences, soit en mettant en place un dispositif de capture des semences contenues dans la pluie de semences. Sur ces 52 espèces, j'en ai recensé 41 dans le stock semencier des interchamps des prairies permanentes. Je suppose qu'elles sont donc aussi présentes dans les autres interchamps du territoire y compris ceux qui bordent les champs cultivés.

Ces résultats ne peuvent cependant pas être généralisés à l'ensemble des systèmes de production quel qu'en soit le degré d'intensification. En effet, l'exploitation sur laquelle a porté mon travail de thèse est en agriculture biologique depuis octobre 2004, avec des pratiques extensives. Le même travail de recherche dans une exploitation conventionnelle intensive aboutirait sans doute à des résultats différents. Dans une exploitation conventionnelle intensive, l'intensité des pratiques, en particulier l'utilisation massive de produits herbicides et d'engrais minéraux de synthèse, réduit la richesse spécifique dans la végétation des parcelles, en champs cultivés (*e.g.* Bengtsson et al., 2005; Hole et al., 2005; Poudel et al., 2002; van Elsen, 2000) comme en prairies permanentes (*e.g.* Gough et al., 2000; Jacquemyn et al., 2003; Rajaniemi, 2002). Cette réduction accroît la différence du nombre d'espèces végétales entre le centre des prairies et les interchamps.

Dans le cas des champs cultivés, la littérature montre que contrairement à mes résultats, la différence de richesse spécifique entre le centre et l'interchamp est en faveur des interchamps (Aude et al., 2003; Kleijn and Snoeiijing, 1997; Kleijn and Verbeek, 2000; Petersen et al., 2006). Les conséquences de cette plus faible richesse spécifique dans les centres des parcelles cultivées auraient pu conduire à valider un rôle de source d'espèces plus grand pour le compartiment bordant les parcelles. Dans une telle exploitation, les caractéristiques fonctionnelles des populations d'adventices auraient sans doute été différentes : les pratiques conventionnelles intensives conduisent à une flore adventice très peu diversifiée et avec des densités souvent faibles. Ce sont les espèces les plus compétitives et les moins sensibles aux herbicides qui constituent cette flore (Hyvönen et al., 2003; van Elsen, 2000). La composition du stock semencier est également différente sous pratiques intensives : les densités de semences sont plus faibles et les compositions spécifiques et fonctionnelles sont différentes (Albrecht, 2005; Albrecht and Auerswald, 2009).



Dans le cas des prairies permanentes recevant d'importantes quantités d'engrais minéral de synthèse, la différence de richesse spécifique entre la végétation au centre et celle des interchamps est plus importante que dans mon cas d'étude, favorisant ainsi le rôle source des interchamps. De plus, comme pour les parcelles cultivées, les pratiques intensives sélectionnent un cortège d'espèces végétales dont les caractéristiques fonctionnelles peuvent être différentes que celles que j'ai mises en évidence dans mon travail de thèse, modifiant ainsi le pouvoir de source d'espèces des interchamps et du stock semencier.

Afin de vérifier le rôle de source potentielle des interchamps à l'échelle de l'exploitation agricole, j'ai considéré dans ce chapitre un ensemble d'interchamps sans tenir compte de leur type : haie, clôture barbelés, bande herbeuse, ... Comme cela a été montré dans l'ouest de la France dans le cas particulier des haies ayant différentes structures (hauteur, largeur, présence d'arbres, de trouée, ...) (Le Coeur et al., 2002), il serait intéressant d'identifier dans le cas d'étude de l'installation expérimentale de Mirecourt - et toujours à l'échelle de l'exploitation agricole - si le rôle de source est dépendant du type d'interchamp. Il s'agirait d'accroître le nombre d'interchamps échantillonnés. Dans le cas des haies, peu nombreuses sur le territoire de l'installation expérimentale, il faudra tenir compte de l'orientation des interchamps du fait de la différence de lumière de part et d'autre de la haie, cette différence influençant les populations végétales recensées : le côté recevant le moins de lumière favorisera les espèces sciaphiles, ces mêmes espèces étant contre-sélectionnées de l'autre côté (Le Coeur et al., 2002). Le type de culture implantée dans la parcelle adjacente devra aussi être pris en compte puisqu'il modifie la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales des interchamps (Kleijn and Verbeek, 2000; Le Coeur et al., 2002).

La conversion à l'agriculture biologique de l'ensemble des parcelles de l'installation expérimentale (excepté une parcelle sous dérogation) a eu lieu en octobre 2004. D'après les agents techniques qui ont travaillé sur les parcelles avant la conversion, le nombre d'espèces dans les parcelles, particulièrement dans les champs cultivés, était bien moins élevé. Il y a donc eu de nouvelles espèces qui se sont développées. Sous l'hypothèse que j'ai indiquée dans ce chapitre (les interchamps sont des puits d'espèces adventices), ce ne sont donc pas les interchamps qui ont fourni les semences de ces nouvelles espèces. Je formule l'hypothèse que ces espèces ont pu provenir du stock semencier ou de la pluie de semences (anthropique ou "naturelle").

L'une des sources a pu être le stock semencier du sol. J'ai montré qu'il existe une large proportion d'espèces communes avec la végétation adventice actuelle. Du fait de la conversion et des changements de pratiques qu'elle a induit, ces semences ont pu s'établir et persister jusqu'à grenaison dans les parcelles. L'alimentation du stock semencier a pu se faire par la pluie de

semences. J'ai identifié dans le stock semencier des prairies permanentes 14 espèces adventices des champs cultivés. Je suppose donc que la pluie de semences s'est déversée de la même façon dans les champs cultivés du territoire. Les sources possibles seraient donc des parcelles cultivées présentes dans le territoire étudié, soit des parcelles exploitées par l'Inra soit des parcelles voisines. Ceci tend à donner un rôle non négligeable à l'hétérogénéité du paysage sur la richesse spécifique des adventices dans les parcelles (Baessler and Klotz, 2006; Gabriel et al., 2005; Roschewitz et al., 2005a; Zobel, 1997). Il faudrait identifier la composition de la pluie de semences dans les parcelles pour confirmer qu'elle est bien l'une des principales sources de semences d'adventices. Ceci infirmerait le travail de Roschewitz et al. (2005a). Dans cette étude, le nombre de bacs utilisés pour piéger les semences tombant au sol était faible, et les bacs avaient une taille réduite en regard de l'hétérogénéité de la distribution des adventices dans les parcelles cultivées (Chauvel et al., 1989; Pollnac et al., 2008; Rew and Cousens, 2001). La méthodologie ne permettait sans doute pas d'identifier l'ensemble des espèces parvenues dans la parcelle *via* la pluie de semences. De plus, cette méthodologie n'a pas pris en compte les apports de semences par les animaux et par les activités agricoles. Parmi les animaux impliqués dans la disséminations de semences, de multiples espèces sont concernées. L'ensemble des oiseaux granivores dont l'habitat est contenu dans un territoire agricole peuvent être des vecteurs de semences d'espèces végétales (*e.g.* Holland et al., 2008; Twigg et al., 2009). Les mammifères sauvages tels que le renard, le chevreuil ou le sanglier transportent des semences de nombreuses espèces dans leur pelage (Santos et al., 1999). Les animaux d'élevage qui pâturent les parcelles sont également vecteurs de semences, soit dans leur pelage (Dutoit et al., 2003c) soit dans leurs fécès (Dai, 2000; Malo and Suarez, 1995) qui sont parfois épandus en champs cultivés.

Que ce soit en prairies ou en champs cultivés, mes résultats laissent penser que les activités agricoles sont des vecteurs de semences. Parmi les activités agricoles potentiellement vectrices de semences en champs cultivés, la littérature relate en particulier la moisson à cause des moissonneuses-batteuses qui dispersent les semences au sein d'une même parcelle (Blanco-Moreno et al., 2004), mais également entre parcelles récoltées successivement. Le mécanisme de la machine n'est jamais complètement vidé en fin de parcelle. Il rejette une partie de ces résidus végétaux - dont des semences d'adventices - à l'entrée de la parcelle suivante lors de la remise en marche du système de battage. Cette dissémination inter-parcelles n'est pas renseignée dans la littérature malgré son importance pour la gestion des adventices dans les parcelles agricoles. Des espèces envahissantes telle que l'Amboisie à feuille d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) sont très souvent transportées de parcelles en parcelles grâce à ces machines, et elles les envahissent (Fumanal and Chauvel, 2007). Le matériel de travail du sol dissémine aussi les semences d'adventices. Ceci est largement

étudié (*e.g.* Mohler et al., 2006) et modélisé (*e.g.* Colbach et al., 2000b) dans la littérature au sein d'une même parcelle. Par contre, aucun article ne m'a permis de déterminer les abondances de semences transportées par de tels outils sur lesquels de la terre persiste entre deux parcelles et est déposée dans la parcelle suivante. La mesure des quantités de sol transportées ainsi que les densités de semences contenues dans les sols d'une même exploitation permettrait dans un premier temps d'obtenir une estimation des quantités de semences véhiculées. L'ajout d'informations climatiques et pédologiques lors des travaux devrait ensuite permettre d'estimer les quantités de sol persistant sur le matériel en fonction de ses caractéristiques. Le semis peut aussi être vecteur de semences d'adventices lorsque les semences des espèces cultivées ne sont pas suffisamment propres. Par exemple, un examen minutieux de semences de tournesol vendues à des cultivateurs a montré quelques semences d'ambrosie à feuilles d'armoise par quintal de semences (Chauvel, *com. pers.*). Mais le risque le plus grand n'est pas avec les semences certifiées, pour lesquelles des contrôles sont réalisés, mais avec les semences dites "de ferme" pour lesquelles le tri est moins minutieux.

En prairies permanentes, les principales activités disséminatrices de semences sur des échelles spatiales supérieures à la parcelle sont l'arrivée d'animaux dans une parcelle, la fertilisation organique et la fenaison. Comme indiqué précédemment, les animaux apportent des semences soit dans leur pelage (Dutoit et al., 2003c) soit *via* leurs fécès (Dai, 2000; Malo and Suarez, 1995). La faucheuse quant à elle, compte-tenu des nombreux carters de protection, accumule plusieurs centaines de milliers de semences qui sont transportées de parcelles en parcelles (Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997).

Enfin, l'apport de fertilisants organiques tels que le fumier, le compost ou le lisier est un moyen de dissémination de semences commun aux prairies et aux champs cultivés. Le fumier contient à la fois les semences d'adventices qui étaient contenues dans la paille, et les semences provenant du fourrage ingéré par les animaux qui ont résisté au passage dans leur tube digestif (Sarapatka et al., 1993). À partir d'un échantillon de 20 fermes, il a été montré qu'un fumier pailleux de bovins pouvait contenir plus de 75 000 semences viables par tonne de fumier (Pleasant and Schlather, 1994). Le fumier de porc en contient également même lorsqu'il est composté (Menalled et al., 2005) malgré une réduction importante des densités lors du compostage (Larney and Blackshaw, 2003). Le compostage détruit une grande partie des semences (taux de destruction qui varient en fonction des espèces adventices) du fait des températures élevées et de la formation d'acides organiques (Larney and Blackshaw, 2003).

Afin de gérer la diversité végétale de ses parcelles, l'agriculteur a plusieurs leviers d'action même si l'effet du paysage qui se dessine au vu des résultats sur les champs cultivés ne peut pas être

modifié par lui-seul. Les leviers d'action dont dispose l'agriculteur sont d'une part les modes de gestion de ses parcelles (gestion du pâturage notamment), et d'autre part les pratiques mises en œuvre. Pour limiter l'infestation des parcelles par des adventices, il est préférable de composter le fumier alors que ce ne sera pas nécessaire s'il souhaite améliorer la diversité d'une prairie pauvre en espèces végétales. Une succession de travaux du sol adaptés doit également permettre de gérer partiellement les populations d'adventices en limitant l'alimentation du stock semencier du sol par les espèces en place dans la parcelle. La profondeur d'utilisation ainsi que le type d'outils utilisés ont des conséquences particulières sur la dynamique des populations d'adventices comme je l'ai indiqué dans la seconde synthèse bibliographique figurant au début de mon manuscrit. Il ne s'agit pas d'éliminer l'ensemble des adventices en champs cultivés, mais de limiter leur prolifération pour limiter le développement de compétition pour les ressources avec l'espèce cultivée (ou les espèces cultivées) tout en favorisant la mise en place d'habitats favorables aux populations d'auxiliaires des cultures (Honek et al., 2009; Menalled et al., 2007; Westerman et al., 2003b; Westerman et al., 2003a).

Synthèse

*Le stock semencier et les interchamps ne sont pas des sources potentielles d'espèces végétales pour le centre des parcelles qu'il s'agisse de prairies permanentes ou bien de champs cultivés. Ces deux compartiments contiennent cependant des espèces absentes du centre des parcelles, mais elles ne possèdent pas les caractéristiques biologiques leur permettant de s'installer et/ou de persister dans le centre des parcelles. Seul le Pâturin annuel, qui n'est pas présent dans les centres des champs cultivés, est capable de s'y installer et d'y persister, a priori.*

*En revanche, ces deux compartiments sont de très bon refuges pour les espèces et en particulier pour les espèces prairiales. Le grand nombre d'espèces communes entre les centres des parcelles et d'un côté le stock semencier et de l'autre les interchamps, pourra permettre aux parcelles de retrouver un certain niveau de diversité végétale si des perturbations importantes venaient à se produire (destruction par des sangliers, sécheresse sur une longue période par exemples).*

*J'émet cependant un doute sur la qualité de refuge des interchamps pour les espèces adventices des champs cultivés. Je formule l'hypothèse que ces interchamps sont des puits pour ces espèces et que leur alimentation par la pluie de semences est indispensable pour la survie de ces espèces dans les interchamps. Au vu des 14 espèces adventices des champs cultivés relevées dans le stock semencier des prairies permanentes (vieilles de plus de 15 ans) je suppose que cette pluie de semences se réalise de façon non négligeable chaque année.*

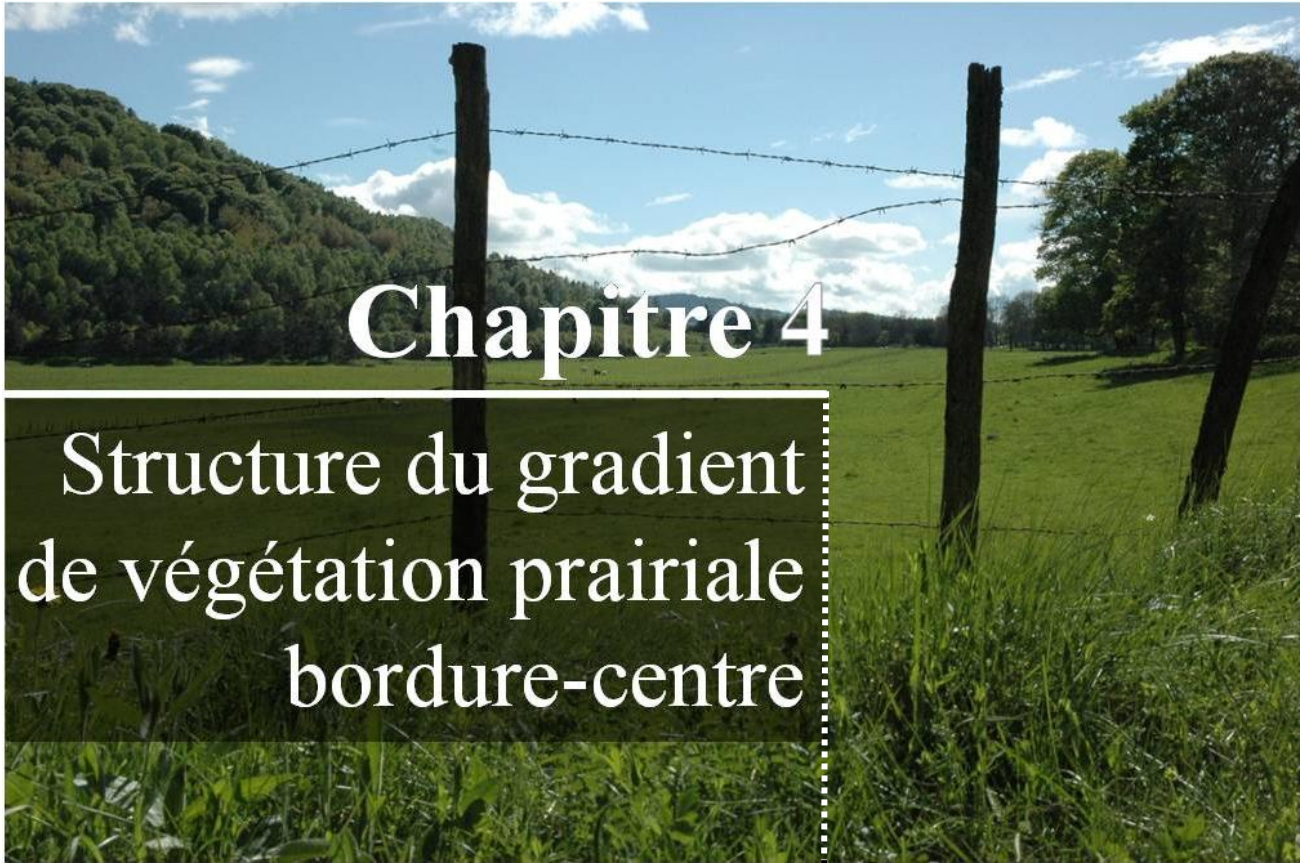




# Chapitre 4







# Chapitre 4

## Structure du gradient de végétation prairiale bordure-centre

- Matériel et méthodes
- Effets du type d'interchamp sur la structure du gradient de végétation prairiale
- Effets de la distance à la bordure sur la structure du gradient de végétation prairiale
- Discussion



Nous avons mis en évidence des différences de composition fonctionnelle de la végétation en place entre la bordure et le centre des prairies permanentes (Gaujour et al., soumis-a). Je souhaite donc identifier quelle est la structure du gradient de végétation en place entre ces deux compartiments - en termes de composition fonctionnelle - afin de mettre en évidence dans le cas des prairies permanentes de l'IE de Mirecourt l'étendue de "l'effet bordure" (Dutoit et al., 2007). J'ai fait le choix de ne pas tester la structure de ce gradient dans le cas des champs cultivés puisque les travaux sur ce sujet sont déjà abondants dans la littérature (*e.g.* Gabriel et al., 2006; Gabriel et al., 2005; Hald, 1999; Marshall, 2004; Marshall and Arnold, 1995; Romero et al., 2008; Wilson and Aebischer, 1995).

Cet effet bordure en prairies permanentes peut avoir des conséquences expérimentales, agronomiques et écologiques. Il est pourtant très peu décrit dans la littérature internationale (Oberndorfer and Lundholm, 2009; Piessens et al., 2005) contrairement au cas des bords de champs cultivés (*e.g.* Hald, 1999; Marshall and Arnold, 1995; Romero et al., 2008; Wilson and Aebischer, 1995).

Les conséquences expérimentales portent sur la prise en compte de l'hétérogénéité de la végétation à l'intérieur d'une parcelle lorsque l'on cherche à en caractériser la végétation. Plus l'étendue de cet effet sera grande et plus la caractérisation de la végétation devra être réalisée à partir de relevés floristiques disséminés au centre mais aussi dans le bord de la parcelle. Cet effet devra aussi être pris en compte dans les modèles prévisionnels de flore prairiale basés sur les pratiques agricoles mises en œuvre dans la parcelle (Pervanchon, 2004) : les bords de parcelle assujettis à l'effet bordure subissent les mêmes pratiques, avec une intensité parfois moindre (épandages de fertilisants) et parfois supérieure (tassement du sol par les manœuvres du matériel) que le centre et arborent peut-être (c'est l'hypothèse de ce chapitre) une végétation distincte, au moins en termes de composition fonctionnelle. Lorsque la parcelle est étroite et si le gradient a une amplitude élevée, le pourcentage de la surface concernée par l'effet bordure devient alors très élevé en comparaison de la partie "centrale" de la parcelle.

Au niveau écologique, un tel gradient peut être un site refuge pour des espèces animales particulières nécessitant un microclimat particulier (*e.g.* Dupont and Nielsen, 2006).

Enfin, d'un point de vue agronomique, un tel gradient indique que la qualité et la quantité du fourrage ne seront sans doute pas identiques au centre et dans les bords de parcelles, induisant ainsi une complexité de leur estimation à l'échelle de la parcelle. Cette différence de qualité/quantité pourra induire différents comportements des animaux au pâturage au centre et dans les bords de parcelles qui accentueront davantage le gradient de végétation (Rook and Tallowin, 2003). En

revanche, cette hétérogénéité de la végétation, en cas de gradient de végétation ample, peut être un atout pour la qualité de la production fourragère, à l'échelle de la parcelle : le gradient induira une plus grande diversité fonctionnelle de la composition du fourrage augmentant ainsi la probabilité d'apporter aux animaux une large diversité de métabolites bénéfiques à leurs performances zootechniques ainsi qu'à leur santé (Coulon and Priolo, 2002; Farrugia et al., 2008). Ces métabolites auront également une incidence sur la qualité sensorielle des produits issus de ces animaux (fromages, viande) (*e.g.* Coulon and Priolo, 2002). Cette diversité pourra aussi favoriser l'accès à un fourrage vert sur une période plus longue du fait de périodes de croissances décalées au centre et dans le bord de la parcelle comme ce qui se retrouve dans les prairies avec de fortes diversités végétales (White et al., 2004).

Ce chapitre est divisé classiquement en 3 parties (Figure 4. 1). La première décrit les méthodes mises en œuvre pour sélectionner les interchamps à la transversale desquels j'ai étudié le gradient fonctionnel de la végétation prairiale. Je décris également le protocole expérimental établi pour l'échantillonnage de la végétation le long de ce gradient ainsi que les analyses statistiques que j'ai réalisées sur ces jeux de données. La seconde partie est réservée à l'exposé des résultats obtenus quant aux effets du type d'interchamps et de la distance à la bordure sur la composition fonctionnelle de la végétation prairiale. Enfin, la dernière partie est une discussion de ces résultats.

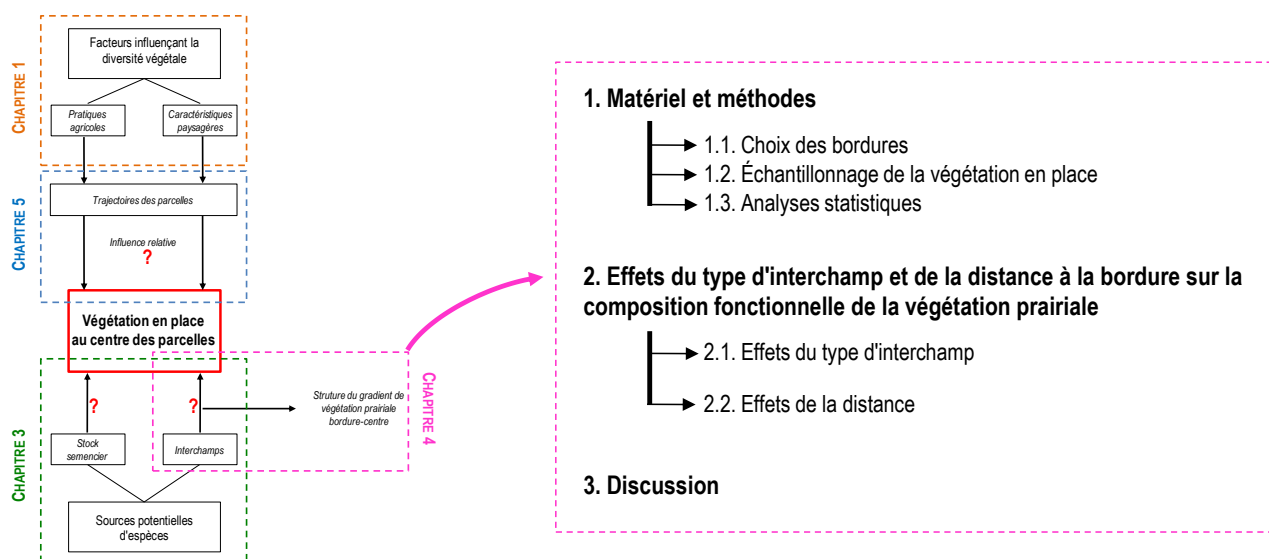


Figure 4. 1. Schéma descriptif du plan du chapitre 4.

# 1. Matériel et méthodes

## 1.1. Choix des bordures échantillonnées

J'ai retenu 11 sites pour mettre en place cette expérimentation visant à caractériser la structure du gradient de végétation entre la bordure et le centre des parcelles. J'ai choisi ces sites de manière à considérer les diversités des types d'interchamps, de leur orientation ainsi que de la direction du gradient. J'ai retenu 4 types d'interchamp :

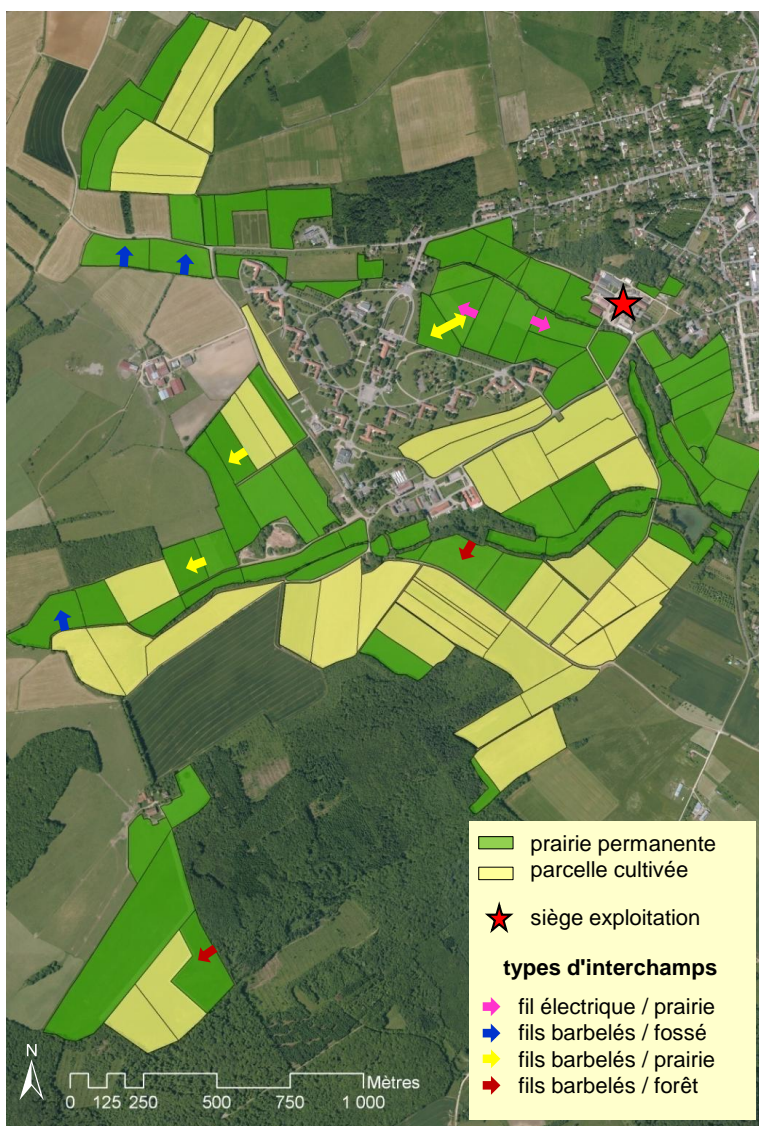


Figure 4. 2. Localisation des sites d'étude du gradient de végétation en place entre la bordure et le centre des prairies permanentes, selon les différents types d'interchamps. Les flèches indiquent la direction des gradients.

- une clôture en fils barbelés bordant un fossé de récupération des eaux de drainage (3 sites). Le fossé de drainage est une source d'espèces particulières (*e.g.* hygrophytes), adaptées aux sols gorgés d'eau;

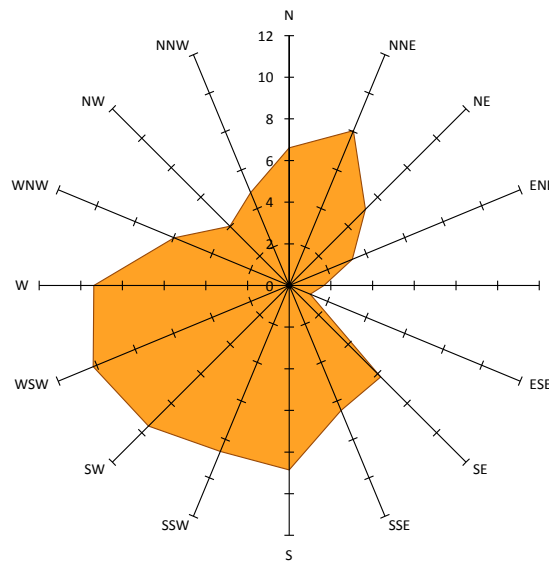
- une clôture en fils barbelés en lisière forestière (2 sites). La lisière de forêt est riche en espèces ne se développant que sous de faibles luminosités (espèces sciaphiles), ce qui défavoriserait *a priori* leur expansion dans la parcelle où la lumière abonde;

- une clôture en fils barbelés bordant une prairie permanente (3 sites);

- une clôture en fil électrique bordant une prairie permanente (3 sites).

Ces deux derniers types d'interchamps sont très courants dans les zones d'élevage. Ils ont une différence majeure quant à leur mode de gestion. La difficulté de fauche ou de broyage des végétaux situés sous les clôtures en fils barbelés entraîne une accumulation de litière végétale, ce qui n'existe pas sous les clôtures en fil électrique du fait de la facilité d'entretien et du broutage possible des végétaux par les animaux au pâturage.

Le choix de prendre des orientations d'interchamps et des directions de gradient particulières est lié à l'hypothèse que les espèces anémochores auront une dissémination de leurs semences différente en fonction de l'orientation de l'interchamp et de la direction du gradient. Cette dissémination est dépendante du type d'interchamp, en particulier de la hauteur de la végétation qui le compose (Rew et al., 1996), et également de l'orientation de l'interchamp et de la direction du gradient par rapport à la direction des vents dominants. La station d'acquisition des données météorologiques en place sur l'exploitation me donne accès aux données concernant la direction des vents dominants. La Figure 4. 3 montre que les vents dominants entre le 10 avril et le 30 septembre, de 2000 à 2007, étaient orientés majoritairement de sud à ouest. Cette période correspond à la dissémination des semences de la plupart des espèces anémochores.



**Figure 4. 3. Radar décrivant la fréquence de la direction des vents dominants entre le 10 avril et le 30 septembre, de 2000 à 2007 (Données issues de la station météorologique Inra Mirecourt).**

## 1.2. Échantillonnage de la végétation en place

Mon dispositif est composé de 5 plots rectangulaires ( $25 \times 0,5$  m) contenant un total de 50 quadrats rectangulaires ( $1 \times 0,25$  m). J'ai positionné ces plots à 5 distances différentes de la limite de la parcelle, *i.e.* clôture en fils barbelés ou en fil électrique : 0 m, 2 m, 6 m, 20 m et 40 m. Le plot à 0 m est à l'intérieur de la parcelle, accolé à la limite. Ce plot me permet donc de connaître les espèces végétales de la bordure et non de l'interchamp, mon objectif étant ici de caractériser la structure du gradient de végétation entre la bordure et le centre des parcelles de prairie permanente. Dans chacun des plots, j'ai sélectionné aléatoirement 10 quadrats pour y relever l'abondance relative, en termes de recouvrement, de chacune des espèces herbacées. La végétation ainsi relevée est caractérisée par les deux approches, taxonomique et fonctionnelle.

## 1.3. Analyses statistiques

Compte-tenu du faible nombre de gradients étudiés, je ne vais étudier que les effets de la distance à l'interchamp et du type d'interchamp (et des interactions entre ces deux facteurs) sur la composition fonctionnelle entre la bordure et le centre des parcelles de prairies permanentes. Pour étudier ces effets, j'ai d'abord mis en œuvre une analyse de similitude pour chaque propriété fonctionnelle, basée sur la matrice des distances de Bray-Curtis calculées à partir des proportions d'espèces possédant chacune des attributs fonctionnels (Oberndorfer and Lundholm, 2009; Piessens et al., 2008). J'ai effectué ces analyses en indiquant l'interaction entre distance et type d'interchamp comme facteurs explicatifs de ces proportions. J'ai ainsi pu savoir s'il existait des différences de composition en fonction de la distance, en fonction du type d'interchamp ou en fonction de l'interaction entre ces facteurs. J'ai ensuite effectué des analyses de variances (ANOVA) en ne considérant dans le modèle que le ou les facteurs pour lequel (lesquels) l'analyse de similitude a montré une différence significative. Lorsque que l'ANOVA montrait une différence significative, j'ai effectué un test de Tukey *a posteriori* pour identifier quels états de facteurs étaient significativement différents entre types d'interchamp.

## **2. Les effets du type d'interchamp et de la distance à la bordure sur la composition fonctionnelle de la végétation dans les bords des prairies permanentes**

### **2.1. Effets du type d'interchamp**

Les analyses de similitude m'ont permis d'identifier que le type d'interchamp a un effet significatif sur la composition fonctionnelle de la végétation en place dans le bord des prairies (*i.e.* les 40 premiers mètres contre la bordure) pour cinq des sept propriétés fonctionnelles retenues : le mode de dissémination des semences, leur masse, le type de stock semencier, la stratégie d'établissement et l'histoire de vie (Figure 4. 4). Dans le cas de la masse des semences, l'effet significatif du type d'interchamp est dépendant de la distance à la bordure (Figure 4. 4).

La végétation relevée dans les bords de prairies adjacentes à d'autres prairies et séparées de celles-ci par une clôture électrique se distingue des autres types d'interchamps étudiés dans mon travail par : une plus forte proportion d'espèces anthropochores et des proportions plus faibles en espèces barochores et zoochores (Tableau 4. 1). La végétation des prairies bordées par une clôture en fils barbelés et un fossé de récupération des eaux de drainage contient une plus faible proportion d'espèces autochores. La séparation de deux prairies par une clôture en fils barbelés semble induire une faible proportion d'espèces compétitives-rudérales, alors que ce sont les espèces rudérales et tolérantes au stress qui sont les moins présentes dans les bords de prairies séparées de la prairie adjacente par une clôture électrique (Tableau 4. 1). Je n'ai pas décelé de différence significative, entre les différents types d'interchamp, entre les proportions d'espèces constituant des stocks semenciers de type II et de type IV qui sont les moins représentés dans la végétation de tous les bords de prairie que j'ai étudiés. La différence majeure concerne les interchamps avec une forêt et les interchamps avec un fossé de collecte des eaux de drainage : j'ai recensé des proportions plus faibles d'espèces formant des stocks semenciers de type I dans la végétation des bords de prairies adjacentes à une forêt alors que la proportion d'espèces formant un stock semencier de type II était plus élevée, en comparaison de la végétation des bords de prairies jouxtant un fossé de drainage (Tableau 4. 1).



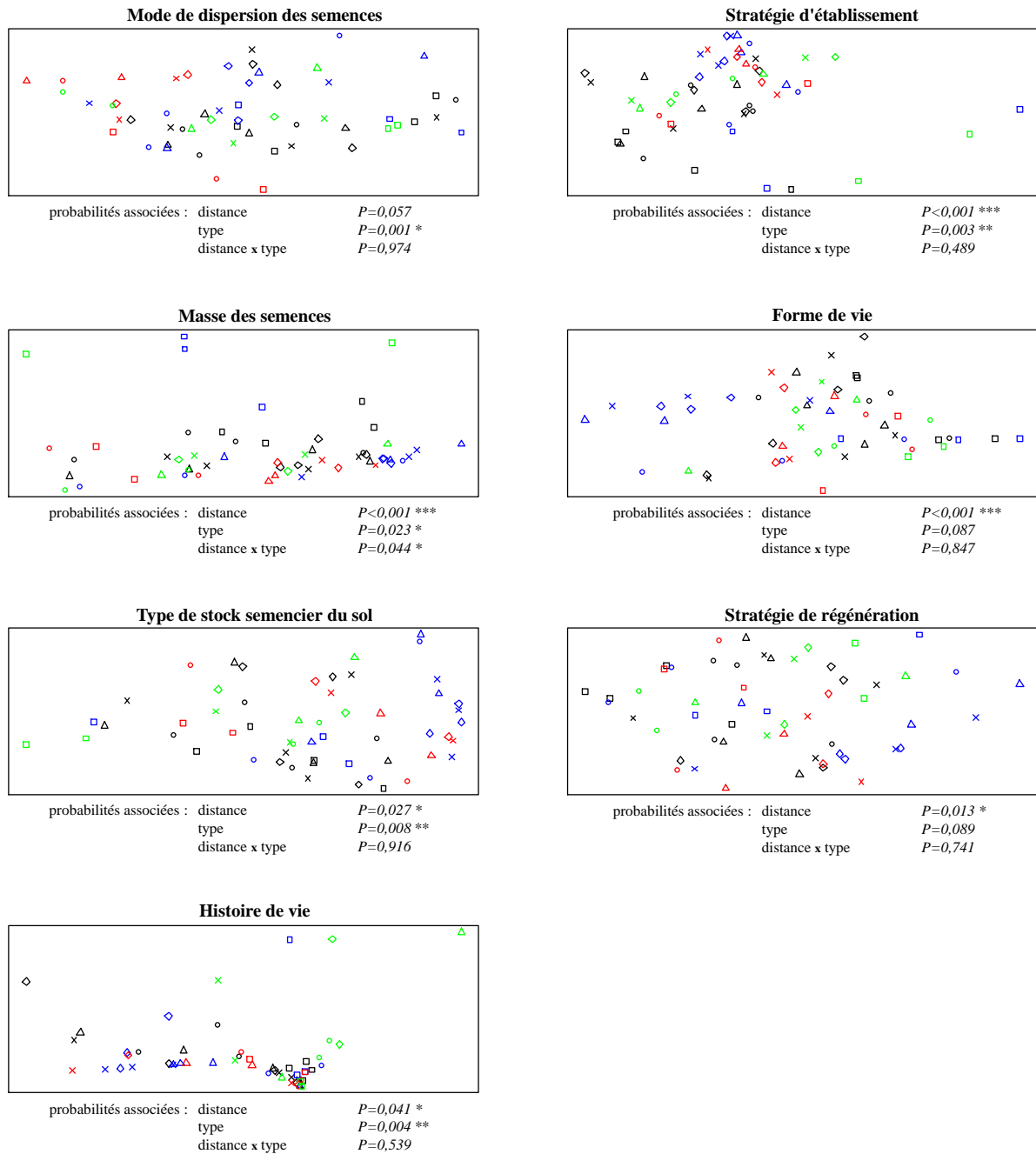


Figure 4. 4. Résultats graphiques de l'analyse de similitude pour les sept propriétés fonctionnelles étudiées, ainsi que les probabilités associées en fonction de la distance à la bordure, du type d'interchamp et de l'interaction entre ces deux facteurs. "\*" différence significative pour  $P<0,05$ , "\*\*" différence significative pour  $P<0,01$  et "\*\*\*" différence significative pour  $P<0,001$ . Les couleurs distinguent les types d'interchamp : noir pour les clôtures en fils barbelés séparant deux prairies, le bleu pour les interchamps entre une prairie et un fossé de drainage, le rouge pour le fil électrique séparant les deux prairies et le vert pour l'interchamp séparant la prairie d'une forêt. Les symboles distinguent les distances :  $\square$  : 0 m ;  $\circ$  : 2 m ;  $\diamond$  : 6 m ;  $\Delta$  : 20 m ;  $\times$  : 40 m.

**Tableau 4. 1. Proportions moyennes d'espèces (% ± écart-type) possédant les différents attributs dans les bords de parcelles, selon les différents types d'interchamp. Les résultats du test a posteriori de Tukey sont indiqués : des lettres différentes indiquent une différence significative entre types d'interchamp.**

| Propriété                                 | Attribut          | P(ANOVA) | Type d'interchamp         |                           |                           |                           |
|---|-------------------|----------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
|   |                   |          | fil barbelés              | fil électrique            | forêt                     | fossé                     |
| <b>Mode de dissémination des semences</b> | anémochore        | 0.84     | 39.1 ± 16.4 <sup>a</sup>  | 34.5 ± 14.7 <sup>a</sup>  | 41.4 ± 15.7 <sup>a</sup>  | 38.9 ± 20.3 <sup>a</sup>  |
|   | anthropochore     | 0.01     | 29.0 ± 16.1 <sup>b</sup>  | 50.5 ± 16.6 <sup>a</sup>  | 34.5 ± 20.4 <sup>ab</sup> | 31.3 ± 13.1 <sup>ab</sup> |
|   | autochore         | 0.008    | 27.2 ± 16.0 <sup>a</sup>  | 21.0 ± 18.7 <sup>ab</sup> | 19.2 ± 12.6 <sup>ab</sup> | 9.3 ± 9.7 <sup>b</sup>    |
|   | barochore         | 0.02     | 3.8 ± 2.9 <sup>a</sup>    | 0.6 ± 0.5 <sup>b</sup>    | 3.0 ± 2.3 <sup>ab</sup>   | 2.5 ± 3.1 <sup>ab</sup>   |
|   | hydrochore        | 0.49     | 0.2 ± 0.1 <sup>a</sup>    | 0.5 ± 0.6 <sup>a</sup>    | 0.8 ± 1.3 <sup>a</sup>    | 0.7 ± 0.9 <sup>a</sup>    |
|   | non spécifique    | 0.43     | 4.5 ± 8.6 <sup>a</sup>    | 0.3 ± 0.4 <sup>a</sup>    | 0.8 ± 0.4 <sup>a</sup>    | 2.9 ± 2.1 <sup>a</sup>    |
|   | zoochore          | 0.01     | 31.6 ± 11.3 <sup>ab</sup> | 16.1 ± 10.1 <sup>b</sup>  | 35.0 ± 20.4 <sup>ab</sup> | 38.4 ± 20.6 <sup>a</sup>  |
| <b>Stratégie d'établissement</b>          | stratégie C       | 0.82     | 14.9 ± 14.8 <sup>a</sup>  | 9.9 ± 7.0 <sup>a</sup>    | 16.1 ± 21.7 <sup>a</sup>  | 15.7 ± 20.8 <sup>a</sup>  |
|   | stratégie CR      | 0.002    | 37.5 ± 20.4 <sup>b</sup>  | 60.3 ± 17.8 <sup>a</sup>  | 53.9 ± 20.4 <sup>ab</sup> | 61.4 ± 17.5 <sup>a</sup>  |
|   | stratégie CSR     | 0.18     | 85.9 ± 10.6 <sup>a</sup>  | 87.8 ± 10.3 <sup>a</sup>  | 73.2 ± 22.9 <sup>a</sup>  | 82.9 ± 20.2 <sup>a</sup>  |
|   | stratégie R       | 0.2      | 10.7 ± 13.0 <sup>a</sup>  | 10.9 ± 13.1 <sup>a</sup>  | 5.2 ± 5.1 <sup>a</sup>    | 15.1 ± 11.1 <sup>a</sup>  |
|   | stratégie S       | 0.74     | 6.5 ± 9.6 <sup>a</sup>    | 0.4 ± 0.5 <sup>a</sup>    | 4.8 ± 9.2 <sup>a</sup>    | 0.9 ± 1.2 <sup>a</sup>    |
|   | stratégie SC      | 0.81     | 5.0 ± 8.1 <sup>a</sup>    | 0.1 <sup>a</sup>          | 2.6 ± 3.8 <sup>a</sup>    | 0.8 ± 0.5 <sup>a</sup>    |
|   | stratégie SR      | 0.04     | 3.1 ± 3.0 <sup>ab</sup>   | 0.8 ± 0.5 <sup>b</sup>    | 6.6 ± 8.1 <sup>a</sup>    | 2.0 ± 2.9 <sup>ab</sup>   |
| <b>Stock semencier</b>                    | type I            | 0.04     | 45.3 ± 16.1 <sup>ab</sup> | 54.0 ± 20.8 <sup>ab</sup> | 37.6 ± 14.3 <sup>b</sup>  | 55.7 ± 15.2 <sup>a</sup>  |
|   | type II           | 0.15     | 10.0 ± 11.1 <sup>a</sup>  | 8.3 ± 6.4 <sup>a</sup>    | 4.7 ± 4.1 <sup>a</sup>    | 3.3 ± 3.2 <sup>a</sup>    |
|   | type III          | 0.03     | 33.1 ± 16.7 <sup>ab</sup> | 26.8 ± 24.1 <sup>ab</sup> | 39.0 ± 18.2 <sup>a</sup>  | 16.5 ± 19.9 <sup>b</sup>  |
|   | type IV           | 0.22     | 15.6 ± 15.6 <sup>a</sup>  | 24.8 ± 14.2 <sup>a</sup>  | 18.8 ± 14.8 <sup>a</sup>  | 26.4 ± 19.2 <sup>a</sup>  |
|   | annuelle été      | 0.007    | 0.3 ± 0.2 <sup>b</sup>    | 0.4 ± 0.3 <sup>b</sup>    | 4 ± 4.6 <sup>a</sup>      | 1.3 ± 2.3 <sup>ab</sup>   |
|   | annuelle hiver    | 0.004    | 0.9 ± 0.8 <sup>b</sup>    | 0.4 ± 0.4 <sup>b</sup>    | 4.5 ± 4.9 <sup>a</sup>    | 1.8 ± 2.6 <sup>ab</sup>   |
|   | bisannuelle       | 0.18     | 11.9 ± 14.1 <sup>a</sup>  | 11.1 ± 12.7 <sup>a</sup>  | 4.1 ± 5.4 <sup>a</sup>    | 15.5 ± 10.9 <sup>a</sup>  |
| <b>Histoire de vie</b>                    | pér. monocarpique | 0.38     | 0.9 ± 1 <sup>a</sup>      | 1.2 ± 0.2 <sup>a</sup>    | 0.3 ± 0.1 <sup>a</sup>    | 0.2 ± 0.2 <sup>a</sup>    |
|   | pér. polycarpique | 0.11     | 98.5 ± 2.1 <sup>a</sup>   | 99.6 ± 0.6 <sup>a</sup>   | 96.5 ± 4.7 <sup>a</sup>   | 98.7 ± 3 <sup>a</sup>     |

## 2.2. Effets de la distance à la bordure

D'après les analyses de similitude, j'ai mis en évidence un effet de la distance à la bordure sur la composition fonctionnelle de la végétation des bords de prairie pour six propriétés fonctionnelles. Seul le mode dispersion des semences n'indique aucune différence et l'effet sur la masse des semences est dépendant du type d'interchamp (Figure 4. 4).

L'effet de l'interaction [distance × type d'interchamp] est significatif uniquement pour les espèces dont les semences pèsent entre 2 et 10 mg (Mass\_med4). La proportion d'espèces produisant de telles semences diminue en s'éloignant de la bordure dans le cas des interchamps avec un fossé collecteur des eaux de drainage et dans le cas des interchamps avec une forêt (Figure 4. 5). La proportion est de plus de 40 % dans les bordures étudiées et chute à des valeurs quasi nulles dès 2 m. Cette diminution de proportion avec l'éloignement à la bordure n'est pas significative dans les

deux autres types d'interchamp. Les proportions d'espèces produisant des semences dont la masse dépasse 20 mg (Mass\_high) sont très faibles tout au long du gradient et le test de Tukey ne permet

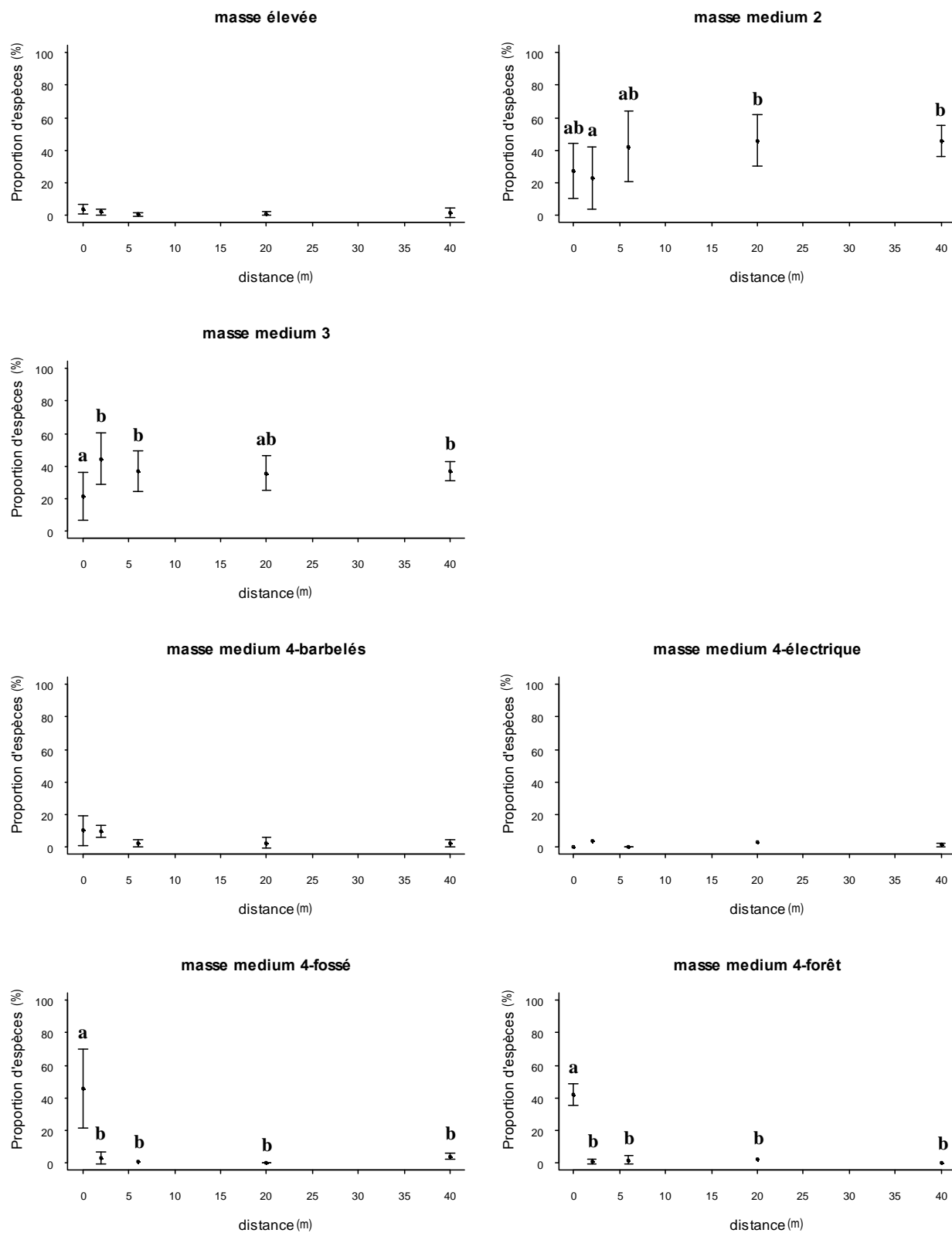


Figure 4. 5. Proportions moyennes ( $\pm$  écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la masse des semences que produisent ces espèces. Dans le cas de Mass\_med4, j'ai distingué les différents types d'interchamp. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique.

pas de déceler de différence significative en s'éloignant de la bordure, même si l'ANOVA indiquait un effet juste significatif ( $P=0,044$ ). Le graphe laisse supposer une diminution de la proportion de ces espèces lorsqu'on se rapproche du centre. Les proportions d'espèces ayant des semences dont la masse est comprise entre 0,5 mg et 2 mg (Mass\_med2 et Mass\_med3) augmentent avec la distance : elles doublent entre la bordure et la distance de 40 m considérée dans ce travail. Je n'ai détecté aucune différence des proportions d'espèces produisant des semences très légères (Mass\_low et Mass\_med1) selon la distance.

Pour le type de stock semencier, les proportions d'espèces produisant des semences capables de former un stock semencier très persistant (type IV) augmentent lorsqu'on s'éloigne de la bordure (Figure 4. 6). C'est le cas inverse pour le type III pour lequel l'ANOVA indique une différence juste significative ( $P=0,049$ ), différence que le test *a posteriori* de Tukey ne peut ensuite préciser. Le graphe indique que la proportion d'espèces ayant un stock semencier de type III est réduite de moitié entre la bordure et le plot à 40 m de cette bordure. Le graphe concernant les proportions

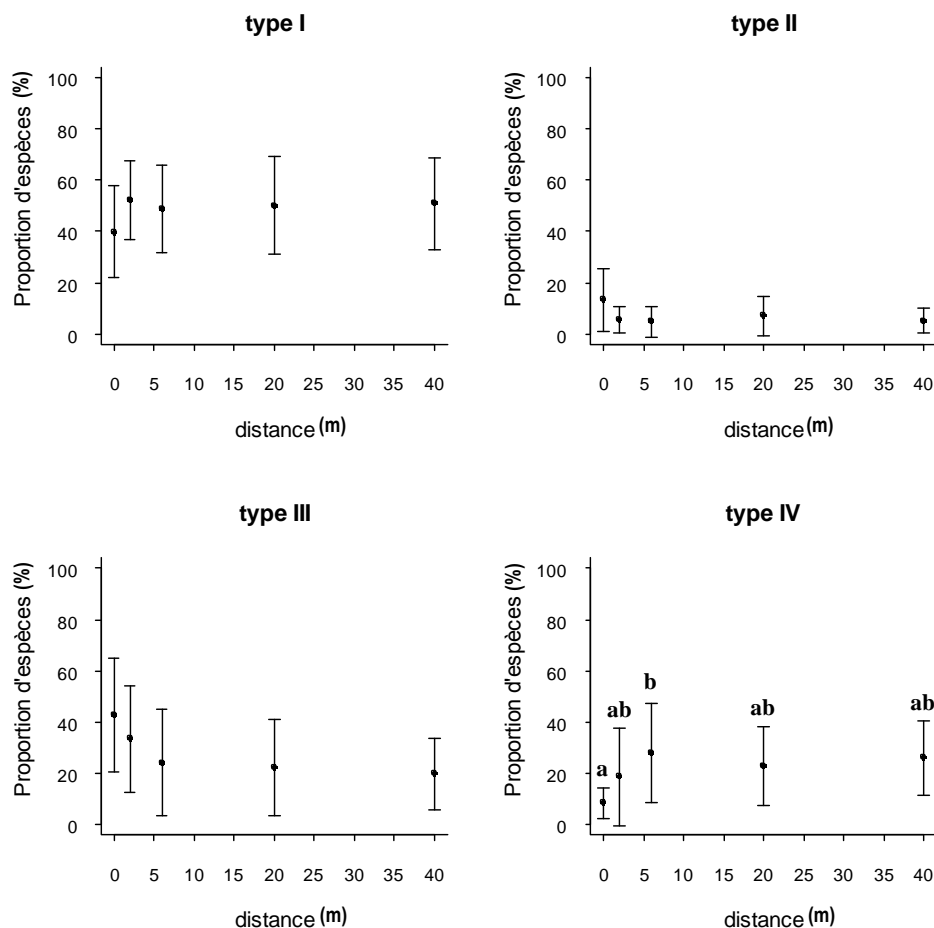


Figure 4. 6. Proportions moyennes ( $\pm$  écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant le type de stock semencier constitué par les semences produites par ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique.

d'espèces capables de constituer un stock semencier de type II montre une tendance similaire : ces proportions diminuent en s'éloignant de la bordure. En revanche, les proportions d'espèces produisant des semences qui germent dès l'année de leur libération (type I) semblent augmenter légèrement avec l'augmentation de la distance à la bordure, même si aucune différence significative n'a été mise en évidence.

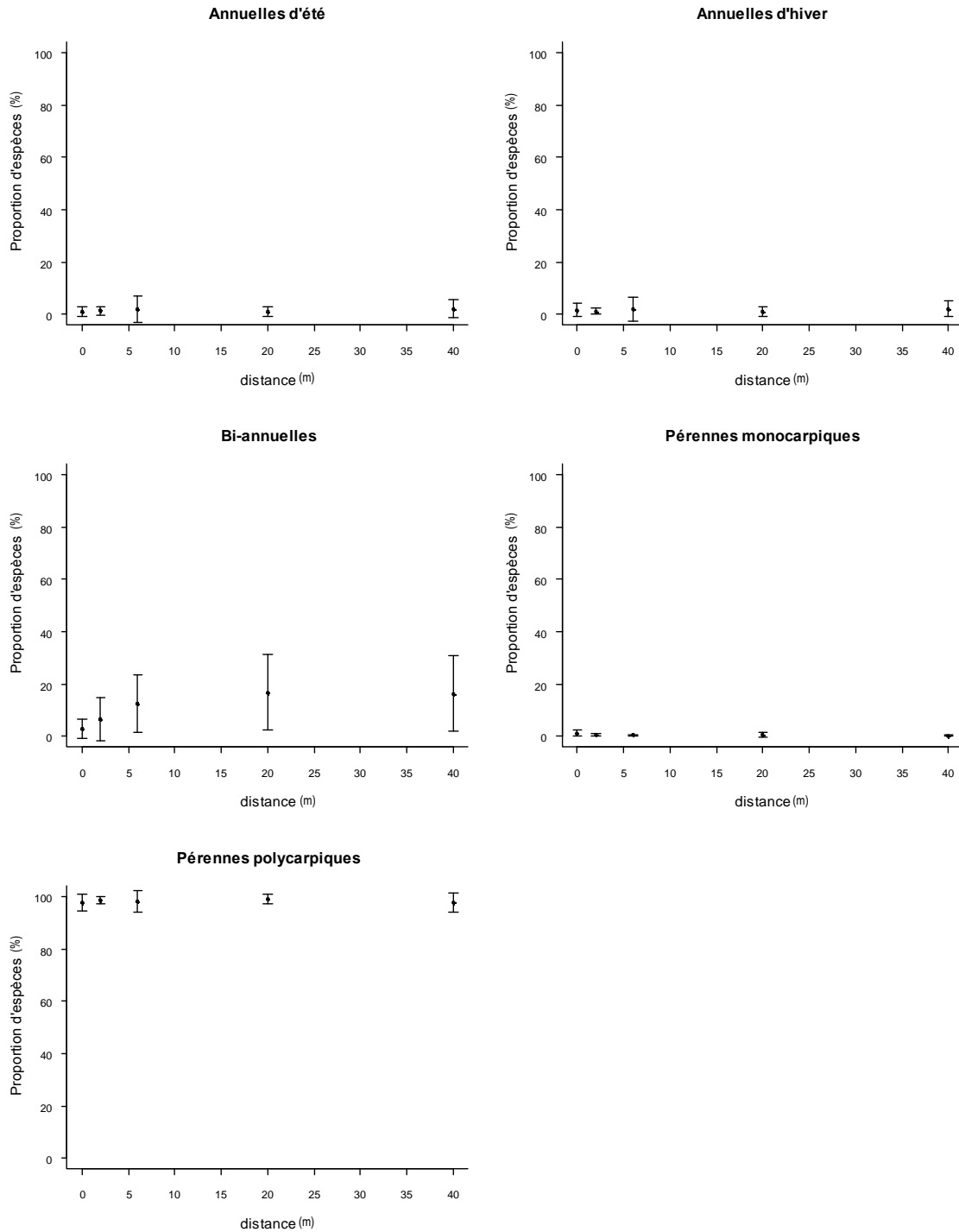


Figure 4. 7. Proportions moyennes ( $\pm$  écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant l'histoire de vie de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique.

Pour les histoires de vie, l'ANOVA indique une différence significative entre les proportions aux différentes distances uniquement pour les espèces bi-annuelles ( $P=0,032$ ). Cependant, le test *a posteriori* de Tukey ne m'a pas permis d'identifier entre quelles positions se trouvait cette différence. Le graphe montre cependant une tendance nette : la proportion d'espèces bi-annuelles dans la végétation des bords de prairies augmente lorsqu'on s'éloigne de la bordure (Figure 4. 7). Les proportions des espèces annuelles et des espèces pérennes monocarpiques sont toujours très faibles et celles des espèces pérennes polycarpiques toujours très élevées.

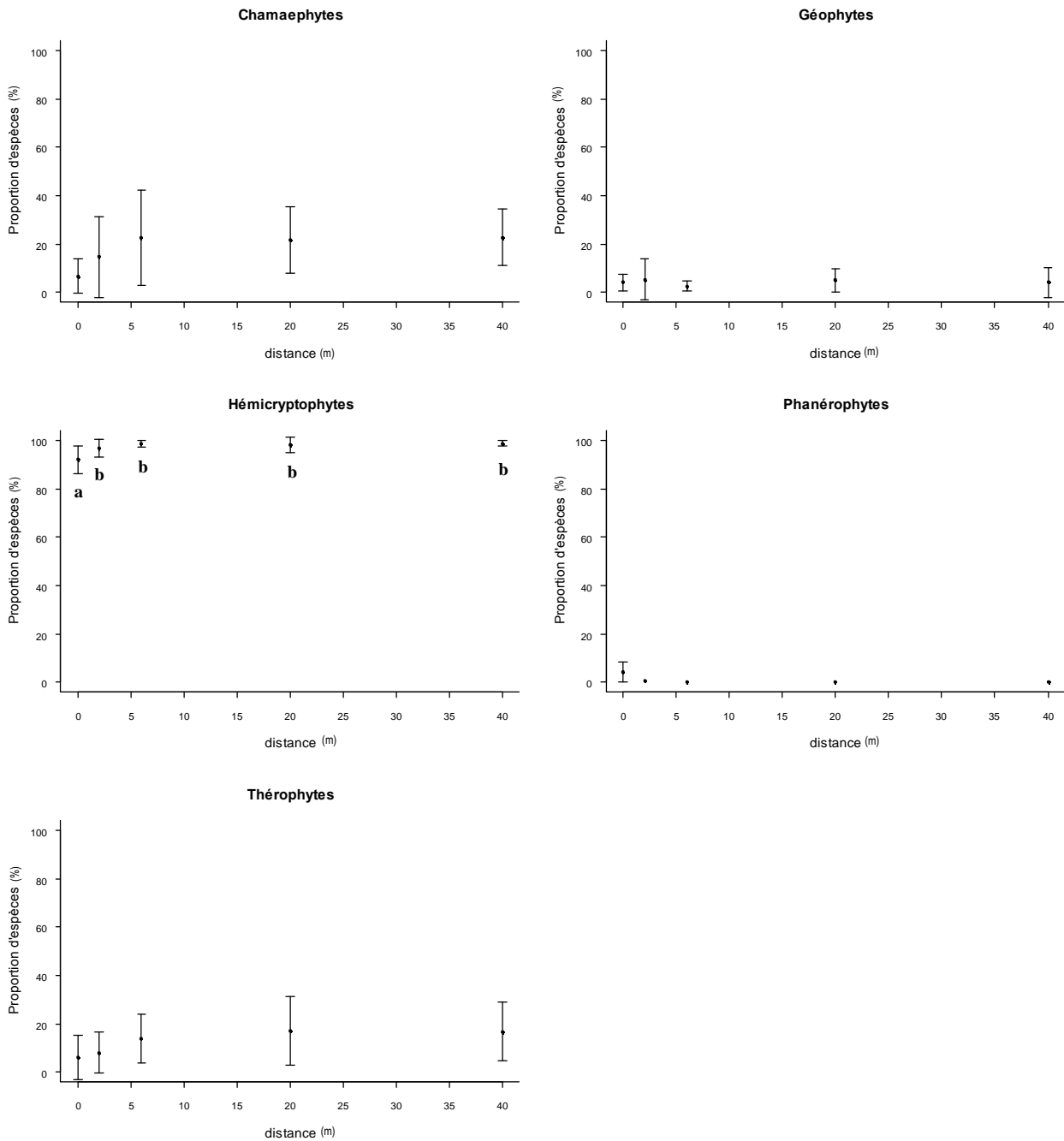


Figure 4. 8. Proportions moyennes ( $\pm$  écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la forme de vie de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique.

J'ai mis en évidence, pour la forme de vie, un effet significatif de la distance à la bordure uniquement sur les proportions d'espèces hémicryptophytes. La proportion déjà très élevée en bordure augmente avec la distance à la bordure (Figure 4. 8). La proportion de ces espèces, quelle que soit la distance à la bordure, est très élevée en comparaison des autres formes de vie. Cependant, les graphes indiquent certaines tendances. Les espèces chamaephytes (ANOVA  $P=0,05$ ) ont tendance à augmenter entre la bordure et le centre des prairies, tout comme les espèces

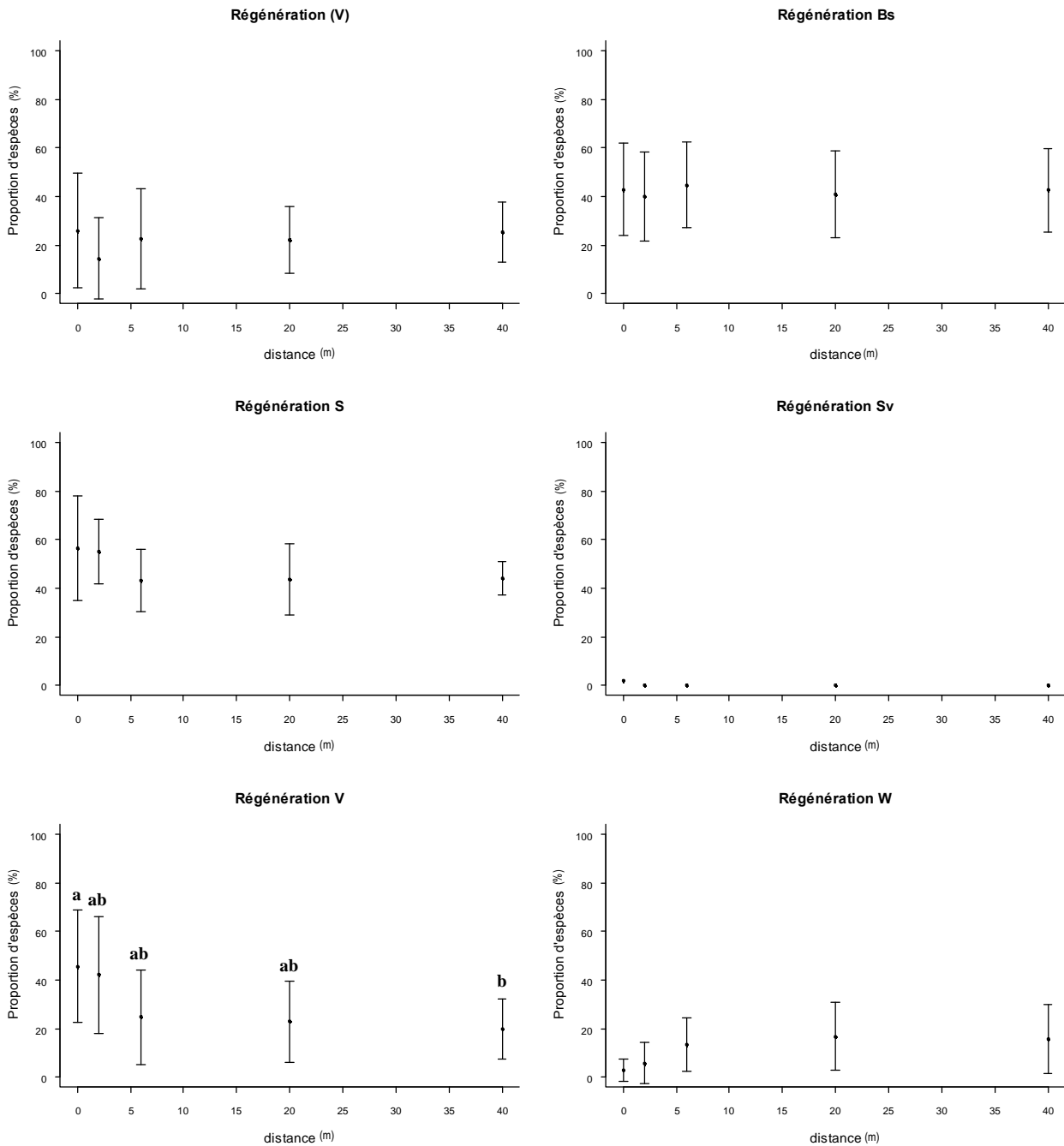


Figure 4. 9. Proportions moyennes ( $\pm$  écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la stratégie de régénération de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique.

thérophytes. Par contre, les proportions demeurent très faibles tout au long du gradient pour les phanérophytes et les géophytes.

Pour les stratégies de régénération, seules les espèces opérant une dispersion latérale végétative (Régénération V) voient leur proportion diminuer significativement avec l'augmentation de la distance à la bordure (Figure 4. 9). J'observe une tendance à l'augmentation de la proportion d'espèces libérant de nombreuses semences (Régénération W) lorsqu'on s'éloigne de la bordure (ANOVA -  $P=0,05$ ) ainsi qu'une tendance à la baisse de la proportion d'espèces assurant leur dissémination par la libération saisonnière de semences (Régénération S - ANOVA  $P=0,07$ ). Les analyses ou représentations graphiques ne me permettent pas d'identifier de gradient pour les autres stratégies de régénération.

Enfin, pour les stratégies d'établissement, j'ai mis en évidence une différence significative entre les proportions d'espèces compétitives (stratégie C) et d'espèces à stratégie mixte (stratégie CSR) dès une distance de 2 m de la bordure (Figure 4. 10). La proportion d'espèces compétitives diminue alors que celle des espèces à stratégie mixte augmente avec l'éloignement de la bordure. J'ai également mis en évidence une augmentation de la proportion d'espèces rudérales (stratégie R) avec l'augmentation de la distance. La représentation graphique montre une tendance à l'augmentation de la proportion d'espèces rudérales-compétitives (Stratégie CR) lorsqu'on avance vers le centre de la prairie, sans différence significative. Les faibles proportions moyennes (moins de 10 %) d'espèces ayant des stratégies S ou SR ou SC ne m'ont pas permis d'identifier de gradient.

Dans la moitié des cas où j'ai mis en évidence un gradient significatif de végétation entre la bordure et le centre de la parcelle, la différence de proportion était significative dès le plot localisé à 2 m de la bordure. Dans le cas de la masse des semences comprise entre 1,01 et 2 mg (Mass\_med3), j'ai identifié une différence significative entre le plot de bordure et trois des quatre autres plots : entre 0 et 2 m, entre 0 et 6 m, entre 0 et 40 m. Dans le cas des masses de semences comprises entre 0,51 et 1 mg (Mass\_med2) et de la stratégie d'établissement R (espèces rudérales), la différence avec les proportions en bordure est significative à partir de 20 m. Elle n'est significative qu'à partir de 40 m dans le cas de la stratégie de régénération par voie végétative, et uniquement entre la bordure et 6 m pour le type IV de stock semencier.



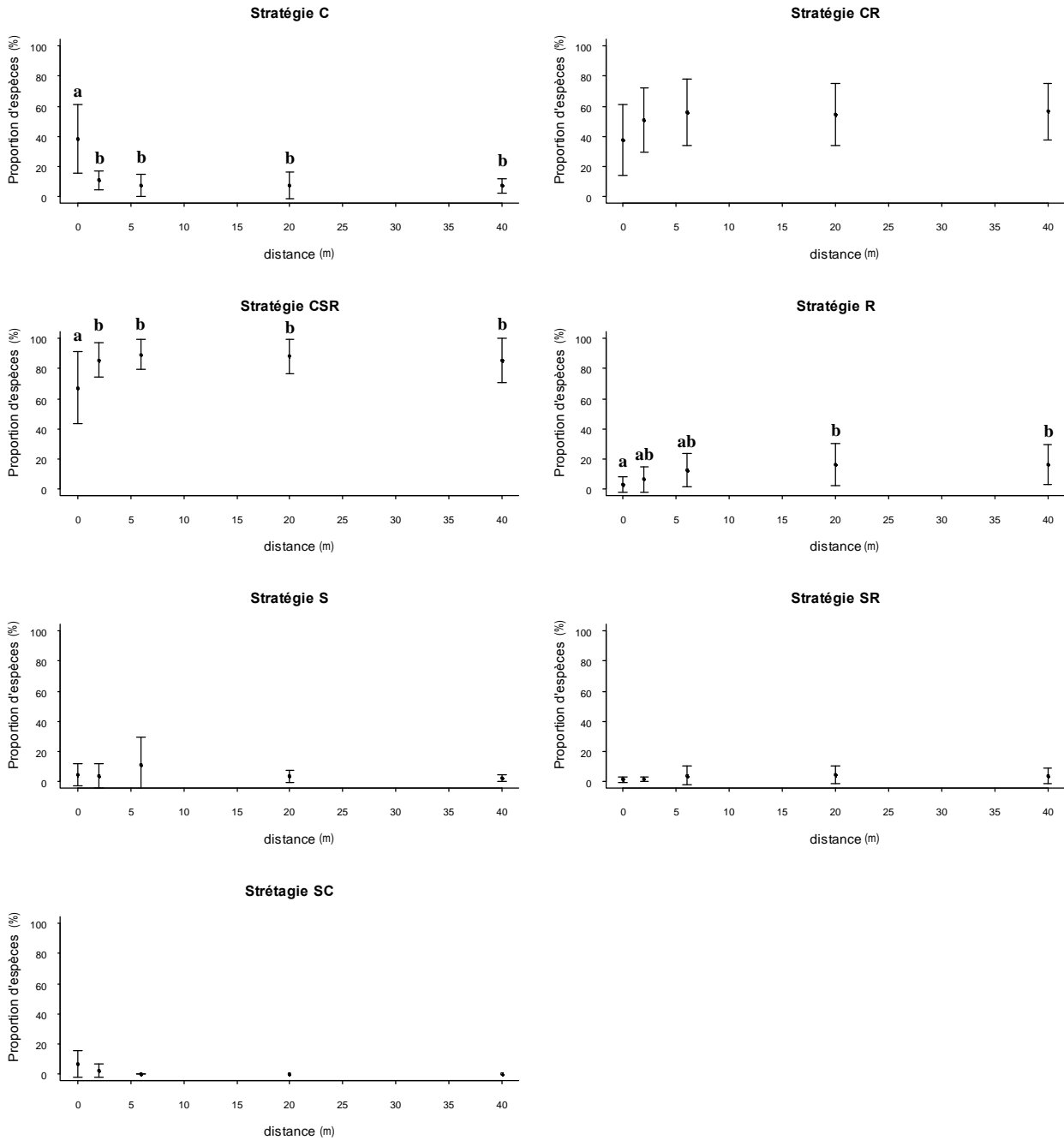


Figure 4. 10. Proportions moyennes ( $\pm$  écart-type) d'espèces en fonction de la distance à la bordure, en considérant la stratégie d'établissement de ces espèces. La différence statistique entre les plots est indiquée par des lettres distinctes, à partir du test de Tukey. L'absence de lettre indique une absence de différence statistique.

### 3. Discussion

#### 3.1. Effets de l'interaction [type d'interchamp × distance] sur la composition fonctionnelle de la végétation du bord des prairies permanentes

À partir des 11 gradients étudiés, je n'ai mis en évidence un effet du type d'interchamp sur la structure du gradient (*i.e.* en interaction avec la distance) que pour les proportions d'espèces produisant des masses relativement lourdes (entre 2, 01 et 10 mg - Mass\_med4). Cette proportion diminue significativement et rapidement - dès 2 m - avec la distance à la bordure si la prairie est adjacente à une forêt ou bien à un fossé collecteur des eaux de drainage. Par contre, je n'ai pas trouvé de gradient significatif pour les deux autres types d'interchamps où ces proportions d'espèces sont très faibles. Ces faibles abondances d'espèces produisant des semences relativement lourdes - contre les clôtures électriques ou en barbelés séparant deux prairies - peut être due au fait que ces espèces ne sont pas des espèces prairiales (excepté *Arrhenatherum elatius* et *Hordeum secalinum*). Il s'agit d'espèces que l'on trouve plus tardivement dans les successions végétales. Or, les activités agricoles qui ont lieu dans les interchamps en fils électriques ou barbelés (broyage, fauche, pâturage) ne permettent généralement pas à la succession végétale d'atteindre ce stade. Par contre, les fossés de collecte des eaux de drainage et les lisières de forêt sont peu perturbés et permettent une telle poursuite de la succession végétale. Les espèces produisant ces semences relativement lourdes (Mass\_med4) peuvent ainsi s'installer et persister dans ces types d'interchamp avec des abondances suffisantes pour diffuser significativement dans les prairies adjacentes.

#### 3.2. Effets du type d'interchamp sur la composition fonctionnelle de la végétation du bord des prairies permanentes

Les autres effets significatifs du type d'interchamp sur la proportion d'attributs fonctionnels sont indépendants de la distance à la bordure. J'ai montré que la végétation dans les bords de prairies adjacentes à une forêt contenait, en comparaison avec les autres types d'interchamp étudiés, peu d'espèces dont les semences germent dès leur libération par la plante-mère (stock semencier de type I) mais beaucoup d'espèces dont une partie des semences constituent un stock semencier persistant (stock semencier de type III). Je fais l'hypothèse qu'il s'agit là encore de perturbations plus faibles dans les lisières de forêt qui permettent à la succession végétale de se poursuivre

davantage que dans les autres types d'interchamp. Parmi les espèces que j'ai recensées, les espèces constituant un stock semencier de type I sont majoritairement des espèces prairiales, ayant été sélectionnées pour leurs capacités à envahir rapidement les niches écologiques vacantes par une libération massive de semences s'établissant rapidement (stratégie de sélection r - MacArthur and Wilson, 1967). Par contre, les espèces qu'on trouve plus tardivement dans la succession végétale, lorsque les perturbations sont moins intenses, sont des espèces qui favorisent moins l'agrandissement de leur aire de répartition mais davantage leur survie en cas de perturbations fortes et ponctuelles. Elles assurent cette survie en produisant des semences qui pourront demeurer viables dans le sol jusqu'à l'arrêt de ces perturbations. De plus, les bords de prairies jouxtant une forêt contiennent la plus forte proportion d'espèces tolérantes au stress et rudérales (stratégie SR). Ceci peut s'expliquer par un manque de lumière entraîné par l'ombrage des houppiers, ou bien par le fait que ces prairies sont des prairies sur lesquelles fauches et pâtures s'enchaînent tout au long de l'année.

Les bordures de prairies jouxtant une forêt sont particulières. Ombragées, elles vont favoriser les espèces sciaphiles dont la proportion va diminuer en s'éloignant de la bordure (Guyot, 1997; Le Coeur et al., 2002; Piessens et al., 2006). Les conditions microclimatiques sont également perturbées par des turbulences du vent à proximité de la bordure forestière ou encore de haies arbustives et arborescentes (Baudry and Jouin, 2003; Forman and Baudry, 1984; Guyot, 1997; Read, 1964; Rew et al., 1996).

L'effet du type d'interchamp peut être relié au pool régional d'espèces (Belyea, 2004) : si la végétation de l'interchamp est différente de la végétation prairiale, alors cet interchamp accroît la diversité des habitats disponibles dans le territoire proche de la parcelle et ainsi augmente potentiellement le nombre d'espèces végétales dans le territoire, c'est-à-dire le pool régional d'espèces.

Les autres effets du type d'interchamp sont difficiles à expliquer. Il serait nécessaire de mettre en place des expérimentations spécifiques, sur un nombre supérieur de gradients notamment. Il serait ainsi possible de vérifier la significativité de ces gradients et de tenter d'en expliquer les facteurs et les processus. Enfin, il serait également intéressant d'étudier l'effet à la fois de l'orientation et de la direction du gradient. Mon échantillonnage était trop restreint pour pouvoir mettre en évidence les effets de ces deux facteurs. J'ai cependant choisi d'échantillonner des gradients avec des orientations et des directions différentes pour avoir une représentativité de l'ensemble des parcelles du domaine expérimental de Mirecourt. Je fais l'hypothèse que l'orientation et la direction pourront avoir une influence particulière sur les espèces anémochores. Les vents dominants durant la période de

dissémination des semences de ces espèces pourront modifier les abondances de ces espèces entre la bordure et le centre. Je suppose également que la structure de ce gradient sera différente en fonction du type d'interchamp et du rôle brise-vent qu'aura cet interchamp (Rew et al., 1996). De tels effets n'ont pas encore été démontrés dans la littérature sur le gradient de végétation prairiale. Le seul résultat concerne l'absence d'effet de l'orientation du gradient dans le cas de prairies adjacentes à une forêt, sauf pour l'abondance des espèces compétitives (Piessens et al., 2006). Dans le cas de Mirecourt, je n'ai pas montré de gradient des proportions des espèces anémochores dans les parcelles étudiées. Je fais l'hypothèse qu'il existe bien un gradient d'abondance de semences anémochores en fonction de la distance mais que ce gradient ne se reflète pas dans la végétation en place à cause d'un défaut de germination et de persistance de ces espèces dans le tapis végétal prairial. Cette hypothèse est bien sûr à tester en déterminant la composition de la pluie de semences.

### **3.3. Effets de la distance à la bordure sur la composition fonctionnelle de la végétation du bord des prairies permanentes**

Le gradient de végétation entre la bordure et la partie centrale de la prairie permanente est significatif pour neuf des 42 attributs fonctionnels testés. Pour plus de la moitié de ces neuf attributs, la différence majeure se situe entre la végétation de la bordure et la végétation localisée à 2 m de cette bordure, quel que soit le type d'interchamp. Seules les espèces rudérales, les espèces assurant leur régénération par voie végétative et les espèces produisant des semences pesant entre 0,51 et 1 mg (Mass\_med2) présentent des proportions significativement différentes entre la bordure (*i.e.* 0 m) et 20 à 40 m.

La littérature est relativement pauvre sur les effets de la distance à la bordure sur ce gradient de végétation prairiale excepté dans le cas de prairies adjacentes à des forêts (Luczaj and Sadowska, 1997; Piessens et al., 2006; Piessens et al., 2005). Dans ces travaux portant sur des variables taxonomiques - et pas sur des variables fonctionnelles - l'effet de l'interchamp est marqué sur une distance de 3 à 8 m de la bordure (Luczaj and Sadowska, 1997 et Piessens et al., 2006; Piessens et al., 2005 respectivement). Mon travail démontre un effet sur une plus faible distance, pour la plupart des propriétés fonctionnelles retenues.

Ces gradients confirment partiellement les résultats que j'ai obtenus en comparant la végétation des interchamps et la végétation au centre des prairies permanentes (Gaujour et al., soumis-a). Je confirme ainsi l'augmentation, lorsqu'on s'éloigne de la bordure, de la proportion d'espèces produisant des semences pesant entre 1,01 et 2 mg (Mass\_med3), la diminution des proportions d'espèces dont les semences pèsent entre 2,01 et 10 mg (Mass\_med4) et la diminution des

proportions d'espèces compétitives (stratégie d'établissement C). Les tendances indiquées dans cette étude confirment quant à elles, l'augmentation des proportions des espèces produisant un stock semencier de type I, des espèces chamaephytes, ainsi que la diminution des proportions d'espèces formant un stock semencier de type II. Ces gradients peuvent s'expliquer principalement par la tolérance des espèces aux différents stress ou aux perturbations qui s'opèrent dans les prairies permanentes à cause des pratiques agricoles mises en œuvre (Gaujour et al., soumis-b). De plus, plus les stress et les perturbations vont être intenses et plus il sera difficile à la succession végétale de se poursuivre.

Les stress et les perturbations sont moindres lorsque l'on s'approche de la bordure : l'accès avec du matériel agricole est plus difficile, les apports d'éléments fertilisants sont moindres et le pâturage est plus faible du fait d'une végétation souvent moins appétante. Par exemple, dans les bordures, où stress et perturbations sont souvent plus faibles qu'au centre, la contrainte majeure pour les espèces est l'accès aux ressources telles que l'eau ou les éléments minéraux et la lumière contrairement au centre où ces contraintes sont liées aux activités agricoles.

Le gradient de végétation s'explique également par une différence de microclimat et de conditions de sol lorsqu'on s'éloigne d'une bordure vers le centre de la prairie permanente (Saunders et al., 1991; Walker et al., 2003; Weathers et al., 2001). En bordure, la fertilité azotée du sol est souvent supérieure à celle mesurée dans la prairie (Piessens et al., 2006; Weathers et al., 2001) à cause de la décomposition des feuilles tombées en automne. Ces feuilles apportent également des quantités importantes de calcium dans les bordures, induisant un gradient : la concentration en calcium diminue de la bordure vers le centre (Weathers et al., 2001). L'humidité du sol est également différente en bordure. Très souvent, le sol est surélevé dans la bordure par rapport au niveau du sol dans la parcelle qui est tassé par les animaux et les engins agricoles. Il s'en suit une disponibilité en eau réduite dans la bordure par rapport au reste de la parcelle. Ce seront donc les espèces les plus compétitives qui pourront persister dans les bordures. Par contre, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la bordure, les perturbations augmentant, les espèces compétitives laissent la place aux espèces rudérales et aux espèces tolérantes aux stress, et aux espèces hémicryptophytes dès 2 m. Cette augmentation significative d'espèces hémicryptophytes trouve une explication dans le piétinement et la fauche qui sélectionnent davantage ces espèces (Diaz et al., 2007b).

Synthèse

*Il existe un gradient de certaines caractéristiques fonctionnelles de la végétation entre la bordure et la partie centrale des prairies permanentes. Ce gradient est d'une ampleur relativement faible dans le cas des prairies que j'ai étudiées dans ce travail puisqu'il se limite pour la plupart des attributs concernés à une distance de 2 m de la bordure. Il a donc une influence relativement faible sur les composantes agronomiques de la parcelle (qualité et quantité de fourrage). Cependant, cet espace de transition entre la végétation de bordure et la végétation centrale des prairies a un intérêt écologique en permettant à des espèces inadaptées aux conditions régnant dans la bordure et à celles qui règnent au centre de la prairie de s'établir et de persister.*

*De plus, ces espèces peuvent avoir un intérêt agronomique en améliorant la qualité des fourrages par apport de métabolites spécifiques favorisant la qualité des produits ou encore la santé de l'animal pâturant la prairie. D'un point de vue expérimental, même si cette zone tampon localisée tout autour de la parcelle n'a pas une grande largeur, il me semble primordial de la considérer dans les travaux relatifs à la flore des prairies et de ne pas se contenter d'identifier la flore en place au centre de la parcelle. L'échantillonnage et/ou la prévision de la végétation d'une prairie permanente doit tenir compte de cette hétérogénéité spatiale de la végétation à l'intérieur de la parcelle.*



# Chapitre 5









# Chapitre 5

## Influences des trajectoires des parcelles sur leur diversité végétale

- Constitution des jeux de données
- Traitements statistiques des jeux de données
- Influences des trajectoires sur la diversité végétale
- Discussion



L'une des hypothèses de base de mon travail de thèse, explicitée en introduction, est de considérer les facteurs influençant la diversité végétale au centre des parcelles non pas à un instant donné mais sur une durée de plusieurs années afin de mieux expliquer cette diversité végétale. La diversité des valeurs de ces facteurs et leur succession au cours du temps me permettent de décrire la trajectoire de chaque parcelle. Chaque parcelle a donc une trajectoire qui lui est propre. Grâce à ces trajectoires, je considère le laps de temps qui sépare les changements de ces facteurs et les modifications engendrées dans la flore des parcelles (*e.g.* Bakker and ter Heerdt, 2005). Grâce aux deux synthèses bibliographiques exposées dans le chapitre 1, j'ai mis en évidence deux grands groupes de facteurs influençant la diversité végétale des parcelles agricoles : les pratiques agricoles mises en œuvre dans les parcelles et les caractéristiques de la mosaïque paysagère (Gaujour et al., soumis-b). J'ambitionne dans ce chapitre de démontrer la pertinence de considérer ces deux groupes de facteurs au travers des trajectoires de chaque parcelle étudiée pour expliquer la diversité végétale au centre des parcelles.

Les deux principaux objectifs de ce chapitre sont : *i*) quantifier l'influence relative des deux trajectoires des parcelles contruites d'une part selon les pratiques et d'autre part selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère sur la diversité végétale - relevée une année donnée - au centre des parcelles, et *ii*) vérifier si la prise en compte de ces trajectoires permet d'expliquer une part plus importante de la diversité végétale que la seule prise en compte des pratiques agricoles et des caractéristiques du paysage pour la seule année à laquelle les relevés ont été réalisés. Je fais deux hypothèses : *i*) ces trajectoires de parcelles sont plus explicatives de la diversité végétale que les variables considérées l'année des relevés, et *ii*) la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère explique une part aussi importante de la diversité végétale que la trajectoire des parcelles selon les pratiques agricoles.

Ce chapitre est scindé en 4 parties (Figure 5. 1). Les deux premières concernent la constitution des jeux de données et leur traitement statistique. Ces jeux de données sont particuliers puisqu'ils contiennent la valeur de plusieurs variables (pratiques, caractéristiques de la mosaïque paysagère, caractéristiques du sol) pour différentes parcelles, ces mesures étant répétées dans le temps. La troisième partie est consacrée à la description des résultats obtenus et enfin la dernière partie est une discussion de ces résultats.

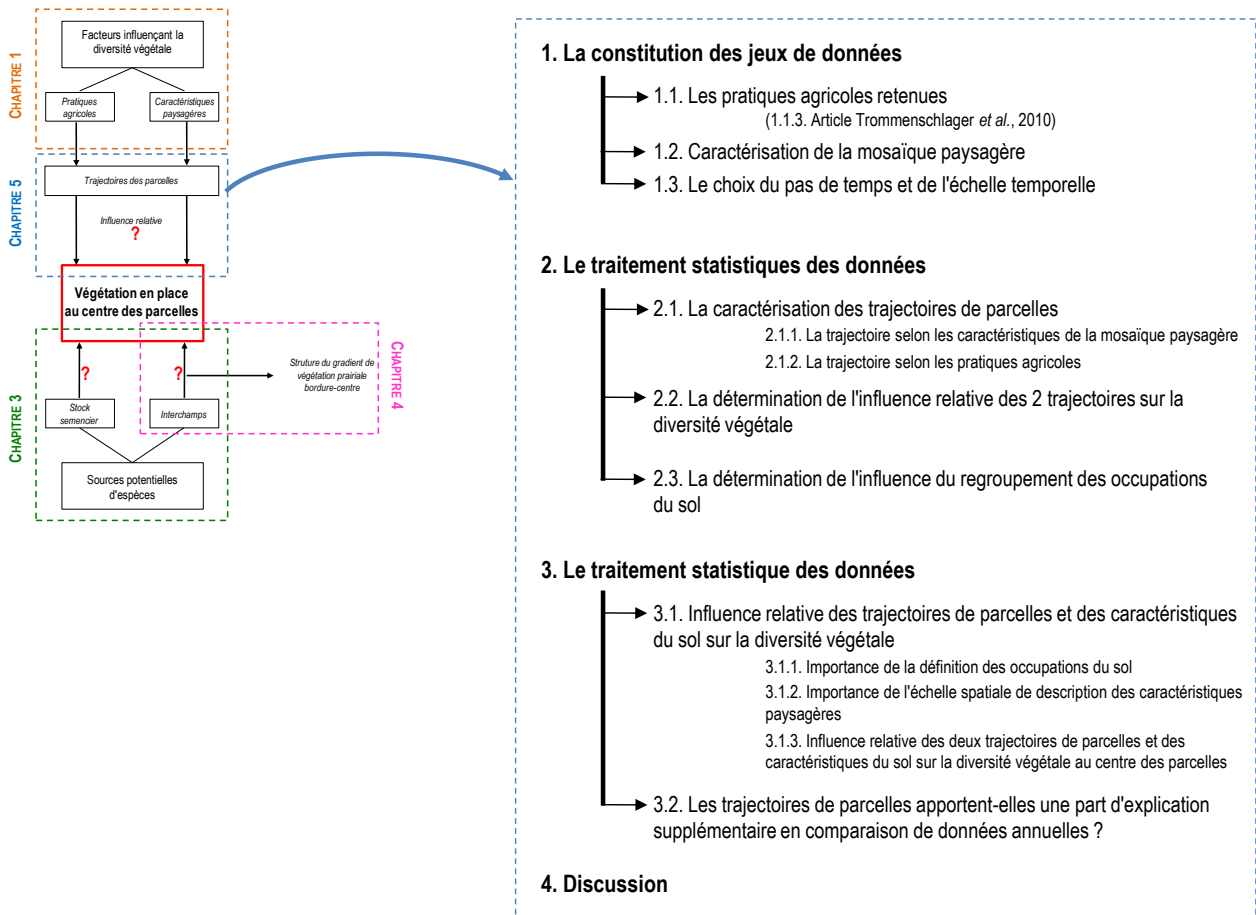


Figure 5. 1. Schéma représentant le plan du chapitre 5.

# 1. La constitution des jeux de données

Afin de caractériser les trajectoires des parcelles étudiées selon les pratiques qui ont été mises en œuvre et selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère qui entoure ces parcelles, je dois constituer au minimum 2 "cubes de données" (Figure 5. 2) : l'un pour les pratiques, l'autre pour les caractéristiques du paysage. Ce cube est constitué de  $k$  tableaux contenant tous les mêmes individus (parcelles) et les mêmes variables mesurées (ou les mêmes facteurs quantifiés) à  $k$  dates différentes sur ces individus.

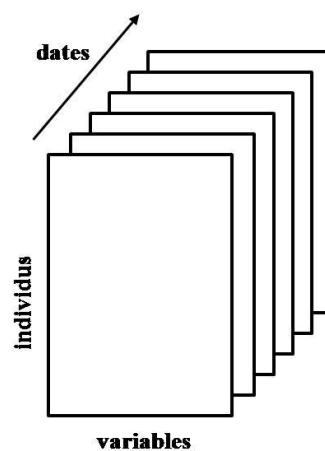


Figure 5. 2. Schématisation du "cube de données" à constituer. Les variables seront relatives soit au paysager soit aux pratiques agricoles. Les individus correspondent aux parcelles.

Chaque tableau doit contenir les variables pour une période donnée. Cette période correspond à une campagne agricole. J'ai considéré dans ma thèse des campagnes d'environ 12 mois. Chaque parcelle possède une campagne qui lui est propre. La date de début et la date de fin de chaque campagne dépend du type de parcelles (champ cultivé ou prairie permanente) et des pratiques qui s'y déroulent. Je décris ces campagnes et le recul temporel considéré plus en détails dans ce chapitre à la partie 1.3.

## 1.1. Les pratiques agricoles retenues

### 1.1.1. Récupération des données

J'ai basé la caractérisation des trajectoires des parcelles sur les principales pratiques agricoles mises en évidence dans le chapitre 1 comme influençant la diversité végétale. Ces pratiques sont regroupées dans le Tableau 5. 1.

L'ensemble des données utilisées pour caractériser les trajectoires des parcelles selon les pratiques était initialement dispersé sous différents supports papiers et informatiques. J'ai activement participé à un groupe de travail mis en place en février 2007 au sein de l'unité ASTER Mirecourt. L'objectif a été de conceptualiser et de réaliser une base de données relationnelle rendant informatiquement accessible la plupart des informations existantes dans l'unité. Ces informations concernaient à la fois les activités agricoles et l'ensemble des activités de recherche menées sur le dispositif expérimental. Ce travail a abouti à la réalisation de la base de données *ASTER-ix*<sup>7</sup>. J'ai corrigé la moitié des données relatives aux itinéraires techniques entre 1997 et 2006 (extraites d'un logiciel dédié à la gestion agricole des exploitations), et participé à la structuration des données (principalement les données agricoles) et à la conception des tables de nomenclature.

Tableau 5. 1. Synthèse des différents facteurs et de leurs unités (ou catégories) retenus pour caractériser la trajectoire des parcelles selon les pratiques mises en œuvre (UGB = Unité Gros Bovins; ha = hectares).

| Facteurs                           | Unités ou catégories              | Type de variable      |
|------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------|
| <b><u>Pâturage</u></b>             |                                   |                       |
| Intensité du pâturage              | UGB/ha/campagne                   | quantitative continue |
| <b><u>Fertilisation</u></b>        |                                   |                       |
| <b><u>Minérale</u></b>             |                                   |                       |
| Azote                              | kg(N)/ha/campagne                 | quantitative continue |
| Phosphore                          | kg(P)/ha/campagne                 | quantitative continue |
| <b><u>Organique</u></b>            |                                   |                       |
| Azote                              | kg(N)/ha/campagne                 | quantitative continue |
| Phosphore                          | kg(P)/ha/campagne                 | quantitative continue |
| <b><u>Fauche</u></b>               |                                   |                       |
| Fréquence de coupe                 | nombre de coupe(s) par campagne   | quantitative continue |
| Date de première fauche            | jour julien                       | quantitative discrète |
| <b><u>Rotations culturales</u></b> |                                   |                       |
| Insertion d'intercultures          | oui/non                           | qualitative           |
| <b><u>Culture en place</u></b>     |                                   |                       |
| Culture                            | nom culture /campagne             | qualitative           |
| <b><u>Semis</u></b>                |                                   |                       |
| Date de semis                      | jour julien                       | quantitative discrète |
| <b><u>Désherbage</u></b>           |                                   |                       |
| Chimique                           | indice de pression phytosanitaire | quantitative continue |
| Mécanique                          | nombre de passage(s)/campagne     | quantitative continue |
| <b><u>Travail du sol</u></b>       |                                   |                       |
| Labour                             | nombre de passage(s)/campagne     | quantitative continue |
| Autres                             | nombre de passage(s)/campagne     | quantitative continue |

Ce groupe de travail a décrit l'ensemble des données contenues dans la base, sa conceptualisation, sa réalisation et son fonctionnement dans l'article "Gérer et organiser les données agricoles et de

<sup>7</sup> Application pour la Saisie et le Traitement des Événements Recensés sur l'Installation eXpérimentale. Cette base de données est en cours de dépôt auprès de l'Agence pour la Protection des Programmes.

recherche d'un site expérimental - Réalisation d'une base de données dans le cadre de l'expérimentation-système en place sur l'Installation Expérimentale de l'UR ASTER Mirecourt" paru dans Le Cahier des Techniques de l'Inra (Trommschlager et al., 2010). J'ai également co-rédigé un second document, interne à l'unité, qui décrit plus en détails les relations et les référentiels ou nomenclatures mis en place dans la base *ASTER-ix* (Trommschlager and Gaujour, 2010). Ce document est destiné aux futurs utilisateurs de la base en extraction. Des mises à jours de ce document sont prévues pour insérer les améliorations effectuées dans la base de données.

J'ai ensuite utilisé la base *ASTER-ix* pour extraire l'ensemble des pratiques qui ont un effet direct sur la diversité végétale des parcelles agricoles et qui ont été mises en œuvre dans les parcelles de l'Installation Expérimentale (IE) de Mirecourt (Tableau 5. 1). Ces données m'ont permis de caractériser la trajectoire des parcelles selon les pratiques.





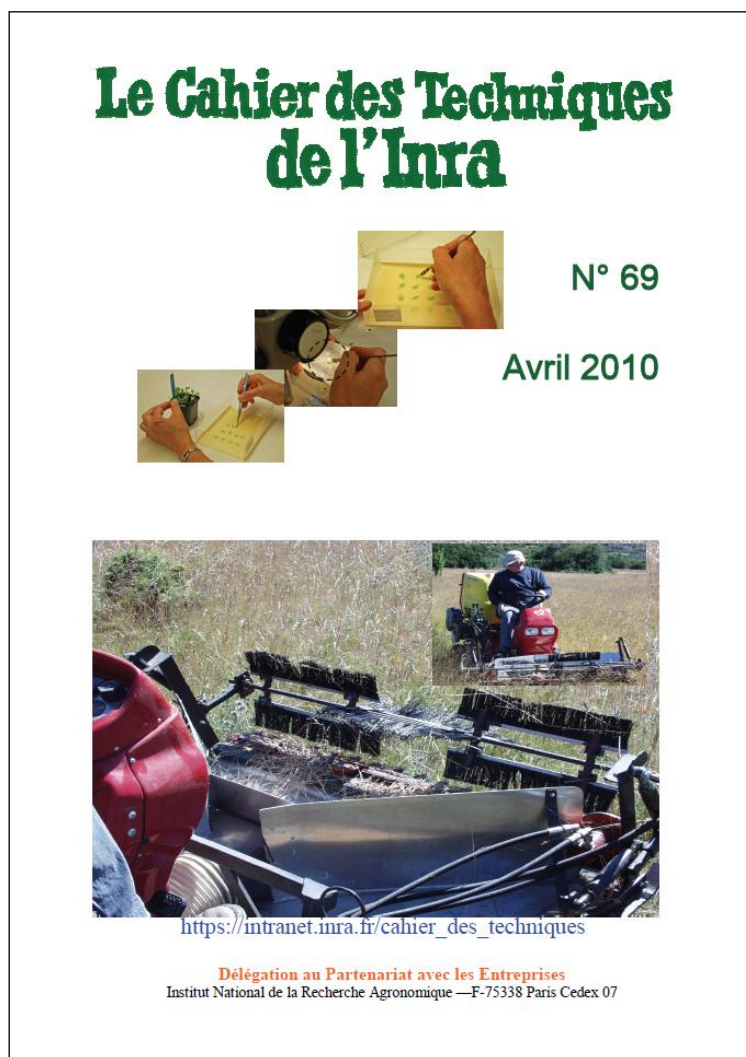
Article décrivant la conception, la réalisation et le contenu de la base de données *ASTER-ix*

## Gérer et organiser les données agricoles et de recherche d'un site expérimental

Réalisation d'une base de données pour l'expérimentation-système en place  
sur l'installation expérimentale de l'unité ASTER Mirecourt

*Jean-Marie Trommenschlager, Etienne Gaujour, Emilie Fontana, Marc Harmand,  
Damien Foissy, Jean Huguet, Claude Bazard*

*Accepté dans Le Cahier des Techniques de l'Inra, numéro 69 (Avril 2010)*





Cah. Techn. Inra, 2010 69, 5-27

## Gérer et organiser les données agricoles et de recherche d'un site expérimental

Réalisation d'une base de données pour l'expérimentation-système en place  
sur l'installation expérimentale de l'unité ASTER Mirecourt

Jean-Marie Trommenschlager<sup>1</sup>, Etienne Gaujour<sup>1</sup>, Emilie Fontana<sup>1</sup>, Marc Harmand<sup>1</sup>,  
Damien Foissy<sup>1</sup>, Jean Huguet<sup>1</sup>, Claude Bazard<sup>1</sup>

### Résumé

*La mise en place de l'expérimentation-système sur l'installation expérimentale (IE) de l'unité de recherche « ASTER » à l'Inra de Mirecourt a induit l'augmentation du nombre de données recueillies ainsi que la nécessité de retracer les trajectoires des différentes parcelles à partir des activités agricoles passées. Afin de rendre l'ensemble de ces données informatiquement accessibles aux utilisateurs, en saisie et en extraction, nous avons réalisé une base de données orientée Recherche, nommée ASTER-ix (Application pour la Saisie et le Traitement des Événements Recensés sur l'Installation eXpérimentale). Notre objectif est de décrire dans cet article les données qui sont intégrées aujourd'hui dans la base ainsi que la conception et la réalisation de celle-ci. Nous décrivons brièvement le fonctionnement de la base et son utilisation.*

*La base de données ASTER-ix a divers objectifs finalisés : i) réaliser les évaluations des systèmes de production agricole expérimentés ii) poursuivre la gestion agricole et réglementaire de l'IE et iii) proposer une base de données validées avec un recul temporel de plus de 10 ans à des équipes de recherche extérieures. La réalisation de cette base, des interfaces de saisie et d'extraction s'est faite en étroite collaboration avec i) les principaux utilisateurs actuels afin de faire correspondre ces interfaces à leurs besoins et avec ii) les agents qui acquièrent les données et qui connaissent le mieux les réalités du fonctionnement agricole de l'IE. Nous avons permis l'interaction d'ASTER-ix avec d'autres bases de données présentes dans l'unité telle qu'ALADIN, et débuté plusieurs réflexions pour améliorer la base. Cette base de données est aujourd'hui un élément clé du fonctionnement agricole et scientifique de l'IE et de l'unité de recherche de Mirecourt.*

**Mots clés :** Base de données, gestion agricole, requête SQL, accessibilité des données, gestion de données, AQR, sauvegarde de données, gestion de flux, gestion de stocks.

### Introduction

Les unités et installations expérimentales (UE et IE respectivement) sont les principaux sites d'acquisitions de données pour la recherche finalisée. La quantité et la diversité de données collectées sont importantes et demandent donc une gestion et un stockage particuliers. Si les zootechniciens se sont penchés depuis longtemps sur cette gestion de grands jeux de données, en développant notamment la base ALADIN<sup>2</sup>, les agronomes ne semblent pas avoir fait de même. Il existe quelques logiciels commerciaux disponibles, tel qu'Isamarge<sup>®</sup>, conçus pour des gestions agricoles, économiques et réglementaires des exploitations agricoles

<sup>1</sup> Inra UR55 Agrosystème Territoires Ressources Mirecourt - ASTER Mirecourt - F- 88500 Mirecourt  
[trommen@mirecourt.inra.fr](mailto:trommen@mirecourt.inra.fr)

<sup>2</sup> ALADIN : Application de gestion des troupeaux Laitiers et Allaitants des Domaines Inra Nouvelle version.

commerciales. Ils permettent l'enregistrement des pratiques agricoles, des intrants utilisés et des récoltes effectuées. Mais, ces logiciels ne sont pas orientés pour la gestion de données de recherche. Ils ne permettent pas de saisir et de traiter des observations ou des mesures liées à des protocoles expérimentaux et indépendantes de toute pratique agricole. Par exemple, des comptages de densité de plants de céréale en entrée d'hiver ne peuvent pas être stockés et analysés à partir de ces logiciels commerciaux.

La mise en place en 2004 d'une expérimentation-système sur l'IE de l'unité ASTER Mirecourt (Coquil *et al.*, 2009a; Coquil *et al.*, 2009b) s'est accompagnée d'un besoin fort d'acquisitions de données très diversifiées. Cette masse de données s'ajoute à l'ensemble de celles qui étaient déjà disponibles avant la mise en place de l'expérimentation-système mais qui n'étaient ni organisées ni formalisées à l'échelle de l'unité. Il était indispensable d'organiser l'ensemble de ces données afin notamment de réaliser l'évaluation des systèmes de production agricole testés. C'est dans ce but que nous avons créé dans l'unité, un groupe de réflexion constitué d'un chercheur, d'un ingénieur et d'agents qui mettent en œuvre des pratiques agricoles et des protocoles expérimentaux, afin de concevoir et de réaliser la base de données ASTER-ix (Application pour la Saisie et le Traitement des Événements Recensés sur l'Installation eXpérimentale). L'objectif de cette base de données est de rendre accessibles informatiquement les données relatives aux activités (agricoles et de recherche) du dispositif expérimental avec une antériorité jusqu'au 31 juillet 1997. Nous avons réalisé cet objectif en deux étapes majeures : *i*) organiser les données, c'est-à-dire inventorier les données disponibles, les regrouper et les structurer; et *ii*) les rendre accessibles aux utilisateurs en permettant la saisie et les extractions par requêtes SQL<sup>3</sup>.

Nous avons comme objectif dans cet article de décrire les différents éléments qui nous ont permis de concevoir et de réaliser la base de données ASTER-ix. Cet article décrit tout d'abord les données contenues dans la base en les replaçant dans le programme de recherche lié au dispositif expérimental, puis le choix du matériel et la méthode de travail appliquée pour la réalisation de la base. Ensuite, la partie résultats décrit la conceptualisation, la réalisation et le fonctionnement de la base. Enfin, nous discutons dans la dernière partie les relations établies entre cette base et d'autres sources d'informations disponibles dans l'unité, les valorisations en cours et les améliorations possibles auxquelles nous réfléchissons.

## **1. Les données organisées dans ASTER-ix : leur contexte d'acquisition et leur diversité**

### **1.1 Le contexte scientifique**

L'IE de Mirecourt est foncièrement composée de 237 ha et partagée en plus de 120 parcelles. Elle comprend environ 240 bovins dont une centaine de vaches laitières auxquelles s'ajoutent les génisses assurant le renouvellement du troupeau. L'objectif des recherches menées sur ce dispositif expérimental est de vérifier l'hypothèse selon laquelle des systèmes de production agricole basés sur la disponibilité des ressources du milieu et économes en intrants sont durables au point de vue agro-environnemental (Coquil *et al.*, 2009a ; Coquil *et al.*, 2009b). Pour cela, deux systèmes de production ont été mis en place sur le dispositif expérimental en 2004 sous le cahier des charges de l'agriculture biologique (voir la description de ces systèmes dans Coquil *et al.*, 2009b) : un système herbager et un système de polyculture élevage. Ces systèmes ont plusieurs objectifs : des objectifs environnementaux et des objectifs

<sup>3</sup> Structured Query Language ou Langage structuré de requête

agronomiques. Les premiers visent à mobiliser et à pérenniser les ressources du milieu au service des agrosystèmes (qualité de l'eau et de l'air, biodiversité, fertilité des sols et limitation de la consommation d'énergie). Les seconds visent à maintenir des systèmes productifs. Ces objectifs étant fixés, ce sont les moyens d'action (ou règles de décision) mis en œuvre pour les atteindre qui évoluent au cours du temps. Il s'agit donc d'une démarche de prototypage où les systèmes sont évalués et remodelés pas-à-pas pour les améliorer en regard d'objectifs fixés. Ces évaluations multi-objectifs nécessitent la quantification de variables, à l'échelle de l'ensemble du dispositif expérimental, sur une durée longue - plusieurs rotations culturales - et des pas de temps infra-annuels.

L'évaluation des systèmes est déclinée selon 3 niveaux : l'évaluation globale, l'évaluation agronomique et les essais analytiques (Meynard *et al.*, 1996). L'évaluation globale correspond à la quantification de la durabilité agro-environnementale des systèmes testés. Ce niveau d'évaluation est réalisé au travers de : *i*) la fermeture du cycle des éléments C, N, P, K, Ca, Mg, *ii*) le suivi de la fertilité biologique du milieu en suivant les populations de Carabidae et la flore spontanée des parcelles. Pour mener cette évaluation, il est nécessaire de disposer de données se référant à une localisation précise telle que la parcelle, de données quantitatives, et de décomposer les flux de matière en éléments biogéochimiques étudiés. Compte-tenu de l'hétérogénéité du territoire, notamment en termes de type de sol (texture et roche-mère), certaines mesures sont effectuées sur des zones particulières, nommées points de fertilité (PF), homogènes et représentatives de la combinaison de trois facteurs : type de sol, système de culture<sup>4</sup> en place et système de culture passé. Il s'agit ici d'une simplification de la réalité diminuant le nombre de mesures à réaliser. L'évaluation agronomique s'intéresse aux performances biotechniques des systèmes ainsi qu'à la faisabilité pratique de mise en œuvre des moyens d'action. Les performances biotechniques, qu'elles se rapportent aux troupeaux, aux prairies ou aux cultures, nécessitent également l'acquisition de nombreuses données quantitatives, avec des localisations spatiales précises (parcelle ou point de fertilité). Les moyens d'action quant à eux sont nécessairement basés sur l'entité spatiale qu'est la parcelle et sur les activités agricoles qui s'y déroulent, *e.g.* ITK, pâturage. De plus, l'évolution de ces règles de décision est en partie basée sur l'expérience des décisions passées et donc des itinéraires techniques passés. C'est pourquoi nous avons fait le choix d'organiser également dans la base ASTER-ix les itinéraires techniques et les informations sur le pâturage, antérieurs à la mise en place de l'expérimentation-système. À l'heure actuelle, nous n'envisageons pas d'intégrer les essais analytiques agronomiques réalisés avant l'expérimentation-système.

## 1.2 Les données organisées dans ASTER-ix

Les données contenues dans la base ASTER-ix sont résumées dans la **figure 1**. La base contient l'ensemble des informations relatives aux itinéraires techniques (ITK). Nous avons distingué parmi ces ITK ceux qui nécessitent des intrants, hors carburant - *i.e.* les semis, la fertilisation et les traitements phytosanitaires - des opérations culturales telles que le labour, les travaux de fenaison qui n'en impliquent pas. La base contient également les consommations de fioul mesurées pour différents ITK mis en œuvre sur le dispositif expérimental.

Nous avons organisé en flux les données sur les effluents d'élevage et les semences. Grâce à la base, il est possible de connaître l'origine des effluents d'élevage (*i.e.* bâtiment et lot(s) d'animaux, système de production), les différents traitements qu'ils ont subis (*e.g.* compostage

<sup>4</sup> Chacun des deux systèmes de production est subdivisé en systèmes de culture (SdC). Le système herbager est constitué d'une seul SdC alors que le système de polyculture-élevage contient 5 SdC.

ou changement de site de dépôt) et leur lieu d'épandage. Les flux de semences permettent essentiellement de gérer un stock de semences au sein du dispositif expérimental. La base contient toutes les données relatives aux récoltes de fourrages (ensilage, foin, regain, mélange luzerne/dactyle, ...), de paille et de grains. En complément des informations disponibles dans la base ALADIN, la base ASTER-ix contient la localisation de chaque animal au pâturage, à la demi-journée ou selon des tranches horaires si nécessaire, ainsi que les complémentations alimentaires distribuées sur les parcelles pâturées.

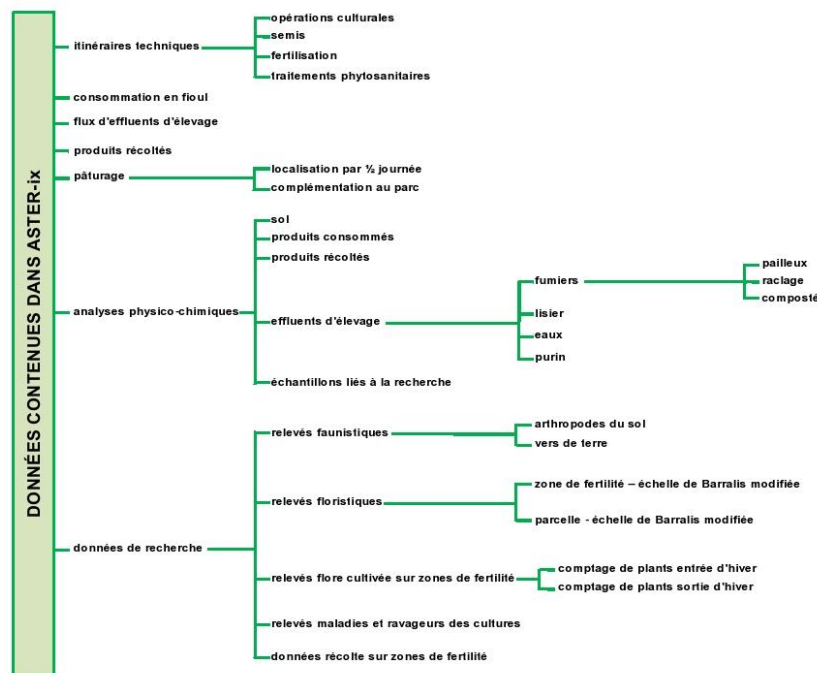


Figure 1 : détails des données organisées dans la base ASTER-ix.

Nous avons ensuite distingué les résultats d'analyses physico-chimiques des données dites de « recherche » (figure 1). Cette distinction tient au fait que les données de recherche sont liées à un protocole expérimental particulier, et leur intégration dans la base de données nécessite de les relier à une parcelle, une zone de fertilité ou une quelconque localisation précise. En revanche, les analyses physico-chimiques ne sont pas reliées obligatoirement à une telle localisation, parcellaire ou autre. Ces analyses peuvent être réalisées sur des prélèvements de sol, sur des effluents d'élevage, des produits récoltés (e.g. foin, paille, grain, ...) ou encore des produits consommés par les animaux ou des semences. Ces analyses peuvent être faites également sur des échantillons d'éléments relevés dans un protocole particulier, lié aux données de recherche, tel qu'une composition minérale d'adventices relevées dans les parcelles. Les données de recherche traitent des relevés de biodiversité, utilisés dans l'évaluation globale des systèmes. Ces données de recherche contiennent aussi des relevés de végétations cultivées, des maladies ou ravageurs qui les affectent et des rendements de produits récoltés. Ces données sont utilisées pour réaliser l'évaluation agronomique des systèmes, et particulièrement l'évaluation de leurs performances biotechniques.

### 1.3 Recul temporel des données organisées dans ASTER-ix

Nous avons fait le choix d'intégrer les données antérieures à la mise en place de l'expérimentation-système. Cela doit permettre *i)* d'accompagner l'évolution des règles de décision en regard de l'expérience acquise sur les conséquences des pratiques passées, *ii)* d'aider à la mise en place de dispositifs expérimentaux particuliers, et *iii)* d'expliquer les déterminants des caractéristiques actuelles du milieu. Le choix du recul temporel nous a été dicté par la disponibilité des données d'itinéraires techniques. Avant la réalisation d'ASTER-ix, ces données étaient saisies sous un logiciel commercial dont la version compatible Windows® fut installée et mise en service en juillet 1997. Nous avons extrait la majorité des données qui avaient été saisies. Seuls les commentaires n'ont pas pu être récupérés par des moyens informatiques. Ses saisies n'avaient pas d'orientation recherche, mais seulement des objectifs de gestion agricole et réglementaire du dispositif expérimental. Nous avons procédé à une vérification de l'ensemble de cette extraction avant d'intégrer les données dans la base.

| Type de données   | Date début | Date fin   | Volume de données enregistrées |
|---|------------|------------|--------------------------------|
| Entretien parcelle  | 03/03/1998 | 02/12/2009 | 272                            |
| Travail du sol  | 31/07/1997 | 30/10/2009 | 2436                           |
| Chantier récolte  | 09/05/1998 | 05/10/2009 | 7587                           |
| Semis   | 21/08/1997 | 20/10/2009 | 657                            |
| Épandage matières minérales                                   | 12/01/1998 | 15/06/2009 | 1657                           |
| Épandage matières organiques                                  | 08/08/1997 | 20/11/2009 | 1154                           |
| Traitements phytosanitaires                                   | 20/08/1997 | 02/09/2004 | 661                            |
| } nombre d'opérations renseignées                             |            |            |                                |
| Consommation de fioul   | 31/07/2007 | 05/10/2009 | 1638                           |
| } nombre d'ITK renseignés                                     |            |            |                                |
| Flux de matières organiques                                   | 01/03/2002 | 19/11/2009 | 444                            |
| } nombre de produits renseignés                               |            |            |                                |
| Produits récoltés   | 16/04/2004 | 12/09/2009 | 1056                           |
| } nombre de produits récoltés renseignés à la parcelle        |            |            |                                |
| Pâturage  | 28/03/1997 | 02/12/2009 | 3502                           |
| } nombre de jours de pâturage renseignés                      |            |            |                                |
| Analyse produits consommés                                    | 24/03/2007 | 05/09/2009 | 119                            |
| Analyse produits récoltés                                     | 16/04/2004 | 23/09/2009 | 1254                           |
| Analyse produits fertilisants                                 | 18/12/2006 | 13/11/2009 | 136                            |
| } nombre d'analyses élémentaires saisies                      |            |            |                                |
| Carabes   | 09/05/2006 | 16/06/2009 | 16773                          |
| } nombre de lignes = piège × espèce × date échantillonnage    |            |            |                                |
| Adventices sur PF*  | 13/03/2008 | 26/11/2009 | 11500                          |
| Adventices sur parcelle                                       | 13/03/2008 | 26/11/2009 | 14907                          |
| } nombre de lignes = relevé × espèce × date échantillonnage   |            |            |                                |
| Comptage espèce PF*   | 23/10/2007 | 30/04/2008 | 329                            |
| } nombre de lignes = relevé × espèce × date échantillonnage   |            |            |                                |
| Notation maladies parcelle                                    | 03/06/2009 | 17/07/2009 | 140                            |
| Notation maladies PF*   | 01/07/2008 | 01/09/2009 | 151                            |
| } nombre de lignes = relevé × maladie × date échantillonnage  |            |            |                                |
| Notation ravageurs parcelle                                   | 19/08/2008 | 17/07/2009 | 104                            |
| Notation ravageurs PF*  | 24/06/2008 | 01/09/2009 | 93                             |
| } nombre de lignes = relevé × ravageur × date échantillonnage |            |            |                                |
| Récolte champs cultivés PF*                                   | 01/07/2007 | 13/08/2009 | 148                            |
| } nombre de récoltes renseignées                              |            |            |                                |
| Récolte prairies PF*  | 21/05/2007 | 08/09/2008 | 117                            |

\* PF = point de fertilité

**Tableau 1** : Recul temporel des différentes données intégrées à ASTER-ix et volume de données correspondantes (actualisé au 31/12/2009)

Cependant, tous les types de données décrits dans la **figure 1** ne sont pas renseignés jusqu'à cette date. Seule une partie de ces données étaient facilement transférables sous ASTER-ix, les autres devant être saisies directement. De plus, une partie de ces données ont été collectées plus récemment. Le **tableau 1** indique notamment les périodes pour lesquelles les types de données sont renseignés dans la base. Le recul temporel pour certains types de données augmentera encore avec leur saisie qui se fera "au fil de l'eau" en parallèle des saisies des données actuelles.

#### 1.4 Objectifs finalisés d'ASTER-ix

L'ensemble de ces données a été organisé sous une seule base afin de satisfaire à trois objectifs finalisés : *i*) évaluer la durabilité agro-environnementale des systèmes conçus et mis en place sur l'IE; *ii*) permettre la gestion agricole et réglementaire de l'IE ; et *iii*) disposer d'une base de données vérifiées et formalisées destinée également à être utilisée par des équipes de recherche extérieures utilisant le dispositif expérimental mis en place à Mirecourt pour alimenter leur(s) propre(s) question(s) de recherche.

Les données acquises depuis la mise en place de l'expérimentation-système ou antérieurement, ont été normalisées et structurées afin d'effectuer les évaluations globales et agronomiques des systèmes de production testés. Grâce à cette structuration, nous pouvons évaluer les systèmes à 4 échelles spatiales : le point de fertilité, la parcelle, le système et le territoire.

Le développement d'ASTER-ix doit également contribuer à la gestion agricole et réglementaire de l'IE. Nous avons développé des sorties sous la nouvelle base fournissant au minimum les mêmes informations que les sorties effectuées par le logiciel commercial précédemment utilisé. En revanche, les interfaces de saisie ont évolué afin de prendre en compte les nouveaux besoins liés à l'orientation recherche de la nouvelle base de données.

Le dispositif expérimental de Mirecourt alimente également les programmes de recherche d'équipes extérieures. La réalisation de la base de données regroupant les informations relatives aux activités du dispositif expérimental depuis 1997 est un atout majeur pour nouer des collaborations qui sont à bénéfices réciproques ; l'unité ASTER Mirecourt propose un dispositif expérimental et ses informations avec une antériorité de plus de 10 ans, et en retour, les équipes extérieures participent à l'évaluation et/ou l'amélioration des systèmes de production, avec l'objectif de durabilité agro-environnementale, en apportant des compétences complémentaires à celles présentes à Mirecourt. Deux collaborations sont déjà établies dans deux co-encadrements de thèses, l'une avec le laboratoire Agronomie-environnement (LAE)<sup>5</sup> et l'autre avec l'AFSSA<sup>6</sup>. Par exemple, la thèse co-encadrée avec le LAE doit aider à la rédaction de règles de décision en faveur de la préservation de la diversité végétale en place sur le dispositif expérimental. En retour, le dispositif expérimental de Mirecourt permet d'acquérir des données écologiques couplées à l'historique des activités agricoles mises en œuvre sur les parcelles. Ces données seront utilisées par le LAE pour la création d'indicateurs d'impact des pratiques agricoles sur la composante végétale de la biodiversité.

## 2. Matériel et méthode

### 2.1 Choix du système de gestion de base de données relationnelles (S.G.B.D.R.)

À partir des connaissances disponibles dans l'unité, les choix de l'environnement informatique (plateforme, système, langage, ...) et de la gestion des données (saisies, accessibilité, formalisation, ...) ont été instruits avec quatre objectifs :

- concevoir une application dans le cadre d'un système de gestion de bases de données relationnelles (S.G.B.D.R.) ;
- intégrer les données anciennes (au moins 10 ans), stockées sur différents supports ;
- mettre à disposition dans un délai court (un an) des interfaces entrée-sortie pour les utilisateurs (responsables des saisies, chercheurs, ...) ;
- être en mesure de maintenir et de faire évoluer l'application en temps réel.

<sup>5</sup> INRA - UMR1121 Agronomie-Environnement - F-54500 Vandoeuvre lès Nancy.

<sup>6</sup> AFSSA : Agence française de sécurité sanitaire des aliments, F- 54000 Nancy



Nous avons choisi le logiciel Microsoft Access<sup>®</sup> pour réaliser la base ASTER-ix. Cet environnement informatique est le mieux maîtrisé et le plus disponible dans l'unité. Depuis 1999, la gestion des données zootechniques est effectuée avec l'application ALADIN développée avec ce logiciel. Son utilisation quotidienne et le développement d'applications satellites permettant à chaque unité de recherche de personnaliser les saisies, les transferts et les extractions de données, nous ont permis d'acquérir de bonnes connaissances de cet environnement. L'interfaçage graphique de Microsoft Access<sup>®</sup> à différents niveaux (formulaire, requête, ...) en simplifie son utilisation. De plus, les données et références intégrées dans ALADIN sont indispensables à l'utilisation d'ASTER-ix. La gestion, sous ASTER-ix, des données afférentes au pâturage utilise entre autre l'identification des animaux renseignée sous ALADIN. En outre, la plateforme Windows<sup>®</sup> et ses outils sont largement utilisés dans notre unité, avec une utilisation croissante de Microsoft Access<sup>®</sup> en particulier.

## 2.2 Conception et réalisation basées sur une démarche participative

La démarche adoptée pour concevoir et réaliser la base de données a été construite par un groupe de réflexion mis en place en février 2007 et composé de six personnes de l'unité ASTER Mirecourt : le responsable de l'IE, deux techniciens impliqués dans l'acquisition et la saisie de données, un doctorant et les deux assistants ingénieurs pour leurs compétences en informatique, en zootechnie et en agronomie. Ce groupe devait déterminer les besoins en termes de saisie, d'intégration de données et d'extraction. La détermination de ces besoins s'est faite selon deux approches menées en parallèle : *i*) interagir avec les futurs utilisateurs identifiés dans l'unité afin d'adapter l'ergonomie des formulaires de saisie ; et *ii*) interagir avec les agents qui acquièrent les données sur le terrain pour développer des référentiels normalisés des informations à renseigner sur l'IE. Par exemple, nous avons défini les noms des matériels disponibles, des parcelles et des lieux de stockage. Nous avons ensuite fourni un document papier détaillant ces référentiels en les illustrant par des photographies. Ce document est maintenant disponible pour tous les agents qui acquièrent des données sur l'IE.

Ces interactions itératives et souvent informelles entre les membres du groupe de réflexion et les agents qui assurent le fonctionnement du dispositif expérimental ont permis de concevoir et de réaliser une base de données adaptée aux réalités de ce fonctionnement. En d'autres termes, le groupe de réflexion n'a pas contraint le fonctionnement du dispositif expérimental pour simplifier la conception de la base de données. Les seules contraintes induites par cette base de données furent la normalisation des éléments à renseigner tels que les noms des outils, des lieux, des parcelles, des produits *etc.* Ces allers-retours entre le groupe de réflexion et les agents qui acquièrent les données, ceux qui les saisissent ou ceux qui les extraient, ont permis de donner de la souplesse à la structure de la base qui, par conséquent, a évolué entre la version initiale et la version actuelle.

Ces interactions fréquentes ont notamment permis d'identifier les besoins par type d'utilisation :

- les saisies effectuées par le responsable de l'IE ou par son adjoint, des données de pratiques agricoles et des flux d'effluents d'élevage ;
- les sorties d'ordre réglementaire et agricole pour des besoins de gestion de l'IE ;
- les saisies des données de pâturage associant le parcellaire, les animaux et éventuellement la complémentation apportée au pâturage ;
- les saisies des données de recherche et des résultats d'analyses ;
- les extractions effectuées pour des besoins de recherche ou de gestion agricole.

### 3. Résultats

#### 3.1 Conceptualisation et réalisation d'ASTER-ix

Lors de la conceptualisation de la base, nous nous sommes attachés en priorité à faire converger les attendus et les besoins (entrées, sorties) des utilisateurs, au vu des objectifs finalisés de l'expérimentation-système et de sa complexité. La connaissance historique des pratiques mises en œuvre sur le parcellaire est une condition *sine qua non* à la mise en œuvre des évaluations de nos systèmes. C'est donc en formalisant les besoins présents et futurs (évaluations agronomiques, environnementales) que nous avons déterminé le niveau d'intégration des données anciennes. Nous avons également réduit au minimum le temps passé à la création du modèle conceptuel des données (par connaissance experte des entités que nous désirions gérer) pour rendre rapidement opérationnelle l'accessibilité des données.

#### 3.2 Définition du modèle de données de la base ASTER-ix

Nous nous sommes efforcés de formaliser les variables et les attributs des variables d'entrée, et, nous avons harmonisé les formats d'acquisition des données. Ce travail a permis :

- d'identifier de façon pérenne des objets étudiés (parcelles, bâtiments, fertilisants, matériels...)  
et de mettre en place des documents garantissant la traçabilité des données (fiches de notation formalisées, documentation d'accompagnement décrivant les références établies...);
- de définir des tables de références de la base de données (nomenclature interne);
- de définir des tables de données, des variables à renseigner et les attributs de ces variables (restrictions, types...).

##### 3.2.a Les tables contenues dans ASTER-ix

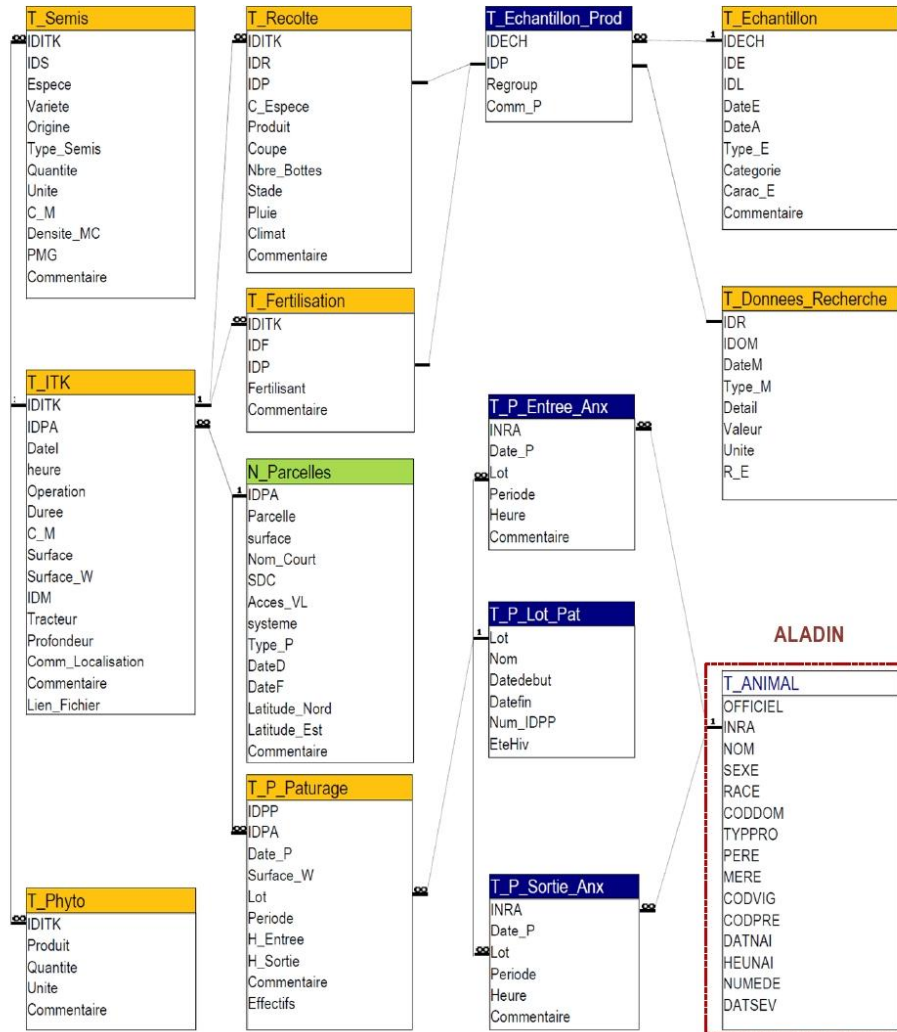
###### *Les tables de références*

La base contient 44 tables de références constituant le référentiel sur lequel sont basées les saisies et les extractions. Elles couvrent des entités informatiques variées, par exemple :

- les parcelles - **table *N\_Parcelles*** : cette table renseigne sur le nom de la parcelle, sa date de création, sa date de destruction dans le cas d'une modification du parcellaire, sa surface, son appartenance à l'un des systèmes de production, à l'un des systèmes de culture *etc.* Cette table est donc reliée aux systèmes de production et aux systèmes de culture définis ;
- les espèces végétales cultivées - **table *N\_Espece*** : cette table renseigne l'ensemble des espèces semées telles que l'avoine, le blé *etc.* et par extension la prairie permanente. Elle est liée à une table de références renseignant sur les différentes variétés de chaque espèce ;
- le matériel tracté - **table *N\_Materiel*** : cette table renseigne sur le nom normalisé des matériels disponibles, ainsi que leurs caractéristiques techniques telles que la masse, la largeur, ou encore la date d'achat et le fournisseur *etc.* ;
- les opérations techniques - **table *N\_Operation*** : cette table renseigne sur le nom des opérations mises en œuvre sur les parcelles tel que le labour ou le semis ou encore le déchaumage et le type de ces opérations tel que le travail du sol ou encore la récolte de produits (grains, paille foin...) *etc.*

**Les tables de données**

La base contient 33 tables de données. Ces tables contiennent des informations et données saisies. La saisie des données que contiennent ces tables s'effectue au travers des formulaires de l'application client en utilisant le formalisme des tables de références. Elles peuvent être regroupées par grands groupes d'entités opérationnelles centrés sur les parcelles ou sur d'autres objets gérés par la base.



**Figure 2.** relations entre les tables de données principales (en orange) des groupes d'entités opérationnelles définis ainsi que le lien entre ASTER-ix et ALADIN. Les tables de données secondaires sont en bleu et les tables de références sont en vert.

### 3.2.b Le modèle relationnel

Afin d'améliorer la lisibilité et la compréhension du contenu de la base nous proposons un découpage en huit groupes d'entités opérationnelles (**figure 2**) du double point de vue informatique et pratique agricole ou expérimentale. Chaque groupe est composé d'une table de données principale, de tables de données secondaires et de tables de références. D'une manière générale, les tables intitulées *N\_*xxx sont des tables de références assurant la formalisation des données en saisie et en extraction. Le groupe Itinéraires Techniques, dont la table principale est *T\_ITK*, a une importance majeure puisque quatre autres groupes (Fertilisation, Semis, Récolte, Traitements Phytosanitaires) reposent directement sur lui. Ceci implique que toutes les données relatives au groupe ITK doivent être renseignées pour pouvoir valider les saisies dans ces quatre groupes.

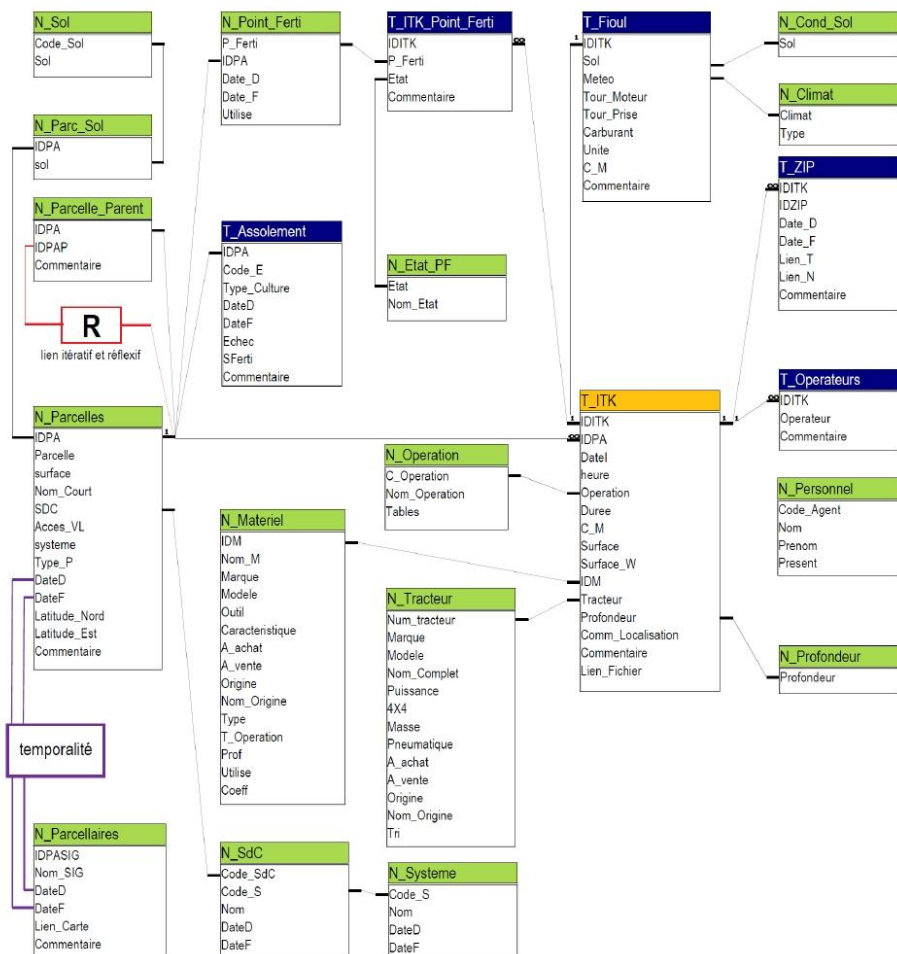
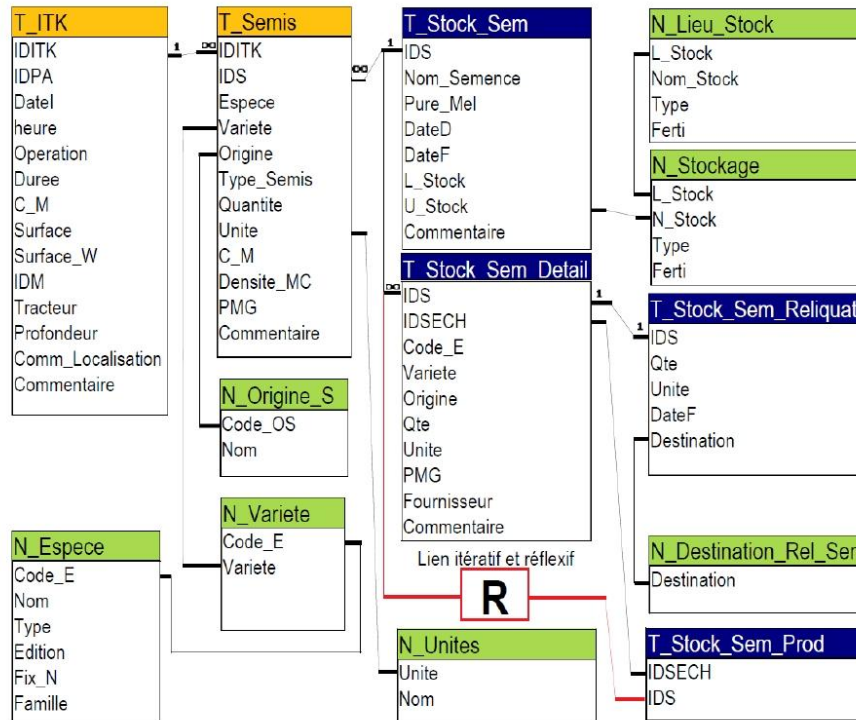


Figure 3 : tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles ITK

**- Groupe 1 : Itinéraires Techniques (ITK) - figure 3**

Il constitue le cœur des entrées de pratiques agricoles englobant les entités parcelles, matériels (tractant et tracté), opérateurs, assolements, ... La table *T\_ITK* permet de saisir chaque opération technique en renseignant la parcelle, la date de l'opération, l'heure de début et la durée, la surface travaillée (en % de la surface de la parcelle), les matériels tractant et tracté utilisés, la profondeur d'utilisation du matériel (si besoin) ainsi que des commentaires sur l'opération et sur la localisation de celle-ci. Cette table permet de stocker des liens hypertextes vers des fichiers renseignant ces opérations (plan, photos...). La parcelle est l'entité spatiale de base de la table *T\_ITK*. Le parcellaire pouvant être amené à évoluer, un lien itératif permet de gérer la parenté entre parcelles. Lorsque les opérations nécessitent des intrants (semis, traitement phytosanitaire, fertilisation), des saisies complémentaires sont effectuées dans les groupes correspondant. La table *T\_ZIP* renseigne certaines opérations spécifiques (râtelier en pâture, intervention culturale ciblée...) concernant une partie seulement d'une parcelle (appelée Zone Intra Parcelle ou ZIP). Un identifiant permet de lier cette opération à un géoréférencement instruit sur un système d'information géographique (ou SIG). La table *T\_ITK\_Point\_Ferti* précise si le ou les point(s) de fertilité présent(s) sur la parcelle est (sont) concerné(s) par l'opération. La table *T\_Operateurs* permet d'identifier les agents ayant mis en œuvre l'opération. La table *T\_Fioul* complète les informations sur une opération en fournissant la consommation en carburant et d'autres paramètres tels que le régime moteur ou le régime de prise de force lorsqu'elle est utilisée.



**Figure 4 :** tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles Semis

Enfin, la table *T\_Asolement* liée au parcellaire mais pas aux itinéraires techniques, permet la consultation rapide des assolements mis en place en particulier les cultures principales, les cultures en échec et les cultures intermédiaires.

**- Groupe 2 : Semis - figure 4**

Ce groupe spécifie les intrants et les données relatives aux semis. La table *T\_Semis* contient les données relatives aux espèces, variétés et origine des semences (autoproduite, certifiée ...) ainsi que celles liées au type du semis effectué (à la volée, double rang ...), aux quantités, à la densité de semis et au poids de mille grains de la semence. Les tables *T\_Stock\_Sem*, *T\_Stock\_Sem\_Detail*, *T\_Stock\_Sem\_Reliquat* et *T\_Stock\_Sem\_Prod* permettent la gestion du stock des semences. Lors d'un semis, le responsable des saisies sélectionne un lot de semences (identifié par *IDS*) dans la table *T\_Stock\_Sem*, dont la composition est indiquée dans la table *T\_Stock\_Sem\_Detail*. La table *T\_Stock\_Sem\_Reliquat* permet de sortir des reliquats de semences évacués du stock pour la destruction ou pour alimenter les animaux ou pour la vente (champ *Destination*). La parenté éventuelle entre semences (lors de réutilisation d'un reste de mélange de semences) est représentée par le lien de réflexivité entre les champs *IDS* des tables *T\_Stock\_Sem\_Detail* et *T\_Stock\_Sem\_Prod*.

**- Groupe 3 : Récolte - figure 5**

Ce groupe intègre les données relatives aux récoltes de produits (fourrage, grain, paille, ...) et non les pratiques agricoles impliquées dans ces récoltes telles que le pressage ou la moisson. La table *T\_Recolte* définit les produits récoltés (*IDP* est l'identifiant unique prenant en

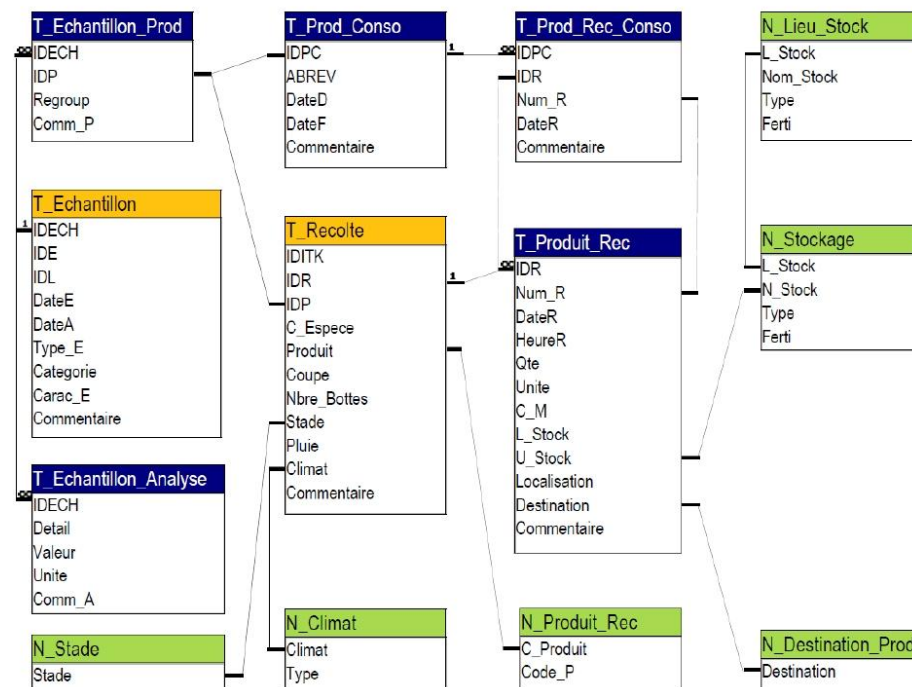
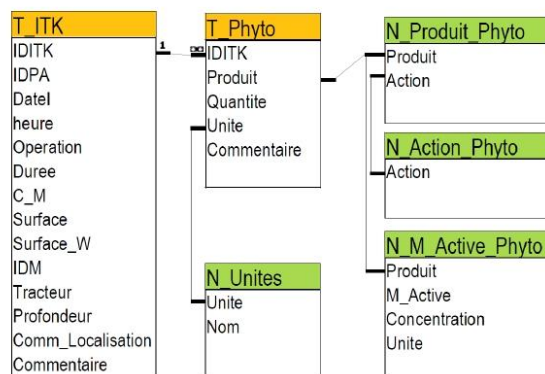


Figure 5 : tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles Récolte.

compte le millésime et la nature du produit récolté), les espèces (ou les mélanges d'espèce), la nature du produit récolté (foin, regain, paille, ...), des informations sur le stade et les conditions de récolte. La table *T\_Produit\_Rec* précise la date et l'heure de récolte pour chaque localisation de stockage, les quantités récoltées en matière brute et la localisation précise de stockage des produits récoltés. Les valeurs de taux de matière sèche, d'impureté, de poids spécifique des céréales, de taux de protéines pour les céréales *etc.* sont stockées dans la table *T\_Echantillon\_Analyse*. Cette table est liée à *T\_Echantillon\_Prod*, elle-même liée par le champ *IDP* à la table *T\_Recolte*. Les produits consommés sont liés aux produits récoltés par les tables *T\_Prod\_Conso* et *T\_Prod\_Rec\_Conso*, cette liaison assure également une concordance de données avec la table des aliments de la base de données ALADIN.

**- Groupe 4 : Traitements Phytosanitaires - figure 6**

Ce groupe englobe les données spécifiques aux traitements phytosanitaires effectués sur les parcelles. Pour ASTER-ix ce groupe ne concerne actuellement que les données anciennes du fait de la conversion des systèmes de production à l'agriculture biologique. Grâce aux tables de références, il est possible d'extraire les épandages en fonction du nom commercial du produit ou bien du nom des matières actives ou encore de l'action du produit. Ces références proviennent d'une base de données présente dans l'unité ASTER Mirecourt, complétée par des informations recueillies sur la base e-phy du ministère de l'agriculture<sup>7</sup>.



**Figure 6 :** tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles « traitements phytosanitaires »

**- Groupe 5 : Fertilisation - figure 7**

Ce groupe est composé d'une partie liée aux épandages des intrants minéraux et d'une autre partie qui englobe la gestion des flux des effluents d'élevage : de la production à l'épandage en passant par des étapes de stockage et de transformation comme le compostage. La table *T\_Flux* caractérise les effluents d'élevage manipulés dans nos systèmes. Ils sont identifiés par un numéro de produit (*IDP* est l'identifiant unique prenant en compte le millésime et la nature du produit), le type de fertilisant (Fumier pailleux, Lisier, Purin, ...), le système de production dont ils sont issus, les types d'animaux qui les ont produits, le lieu de stockage ou de

<sup>7</sup> <http://e-phy.agriculture.gouv.fr/>

production. Ces produits peuvent être en production (dans une fosse, dans un bâtiment ...), en stockage (sur une fumière de dépôt, en bout de champ ...), en traitement (passage d'un état de fumier pailleux à fumier composté, ...) ou en épandage. La table *T\_Fert\_Trait* permet par réflexivité de connaître le ou les produit(s) constitutifs du produit de la table *T\_Flux* par liaison entre les identifiants *IDP* et *IDS*. Cette table *T\_Fert\_Trait* comporte également les données d'opération sur les fumiers (stockage, traitement compostage ...) et les quantités stockées. La table *T\_Fertilisation* est constituée des identifiants des éléments fertilisants épandus. Le champ *IDP* correspond à l'identifiant des produits organiques épandus (issus de la table *T\_Flux* caractérisant les produits d'effluent d'élevage recensés dans nos systèmes). Le champ *Fertilisant* correspond au code du produit fertilisant épandu (Fumier composté, Lisier, Superphosphate 46, ...). La table *T\_Ferti\_Ep* contient les quantités de fertilisants épandues. Les données d'analyses physico-chimiques des effluents d'élevage sont reliées aux différentes tables par l'identifiant produit (*IDP*).

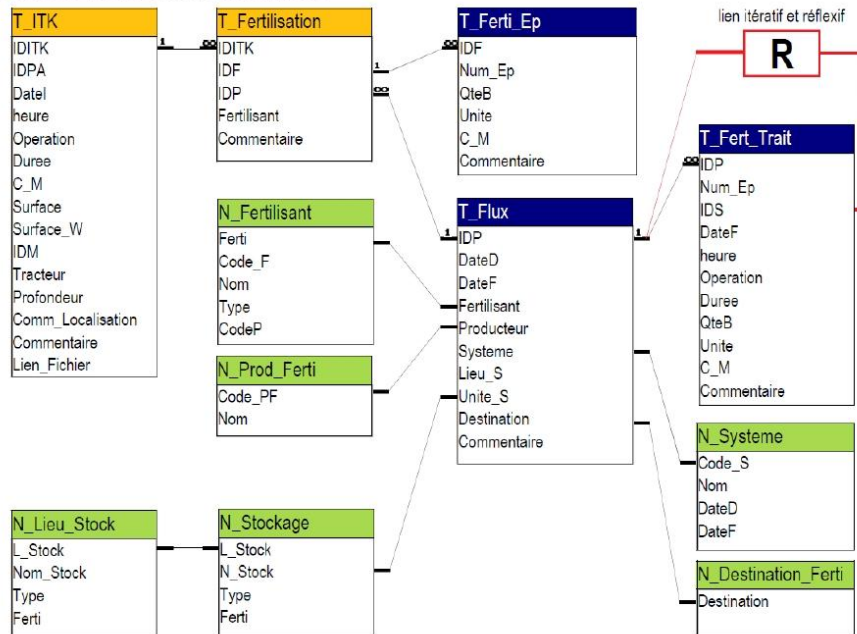


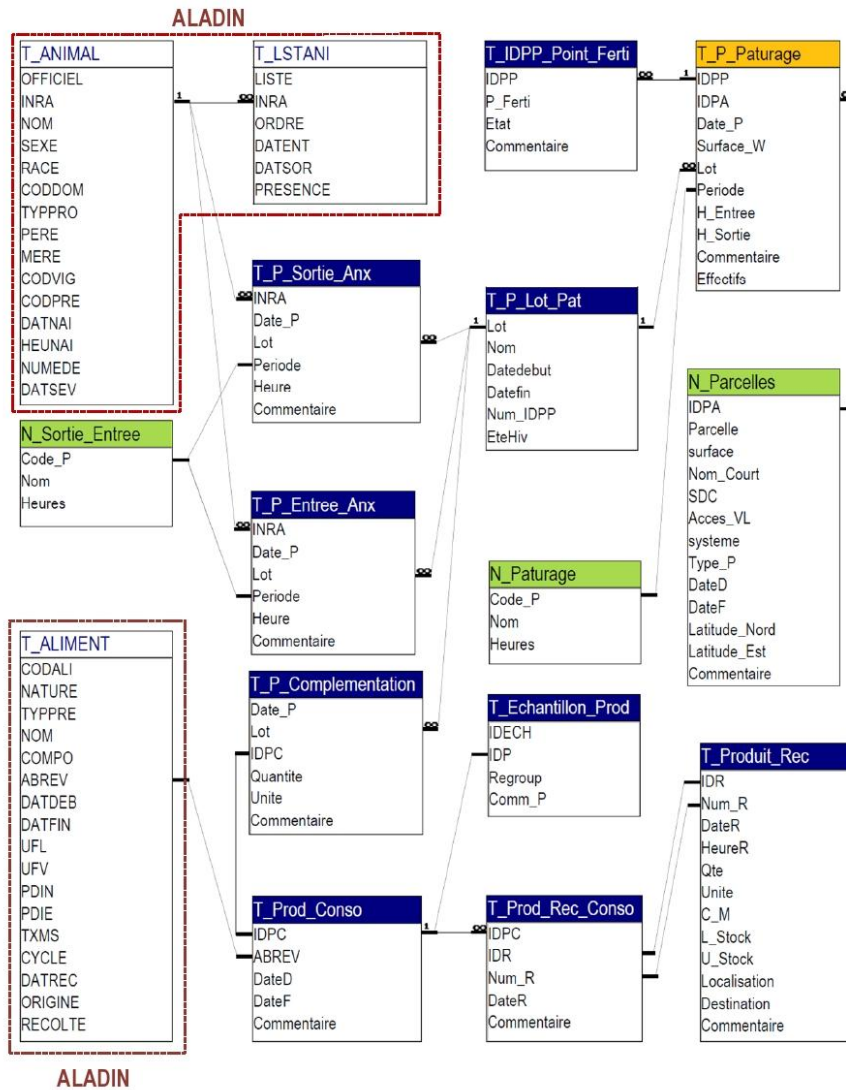
Figure 7 : tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles « Fertilisation »

**- Groupe 6 : Pâturage - figure 8**

Il est à la fois lié au parcellaire ainsi qu'aux animaux et aliments gérés dans la base de données ALADIN. La table *T\_P\_Paturage* stocke les données du pâturage, par date et période de pâturage (une période peut être une journée, une demi-journée - jour ou nuit - ou une tranche horaire), pour un lot d'animaux, sur une ou plusieurs parcelle(s). Les variations d'effectif sont enregistrées pour chaque lot (entrée ou sortie matin ou soir) dans les tables *T\_P\_Entree\_Anx* et *T\_P\_Sortie\_Anx*. Ces tables utilisent les numéros d'animaux présents dans la base de données ALADIN. La table *T\_P\_Lot\_Pat* caractérise les lots utilisés. La table *T\_P\_Complementation* permet de saisir les données relatives à la complémentation au pâturage des lots d'animaux. Elle est liée pour ce qui concerne l'identification des aliments aux tables *T\_Prod\_Conso* et *T\_Prod\_Rec\_Conso*, elles-mêmes en relation avec la base de



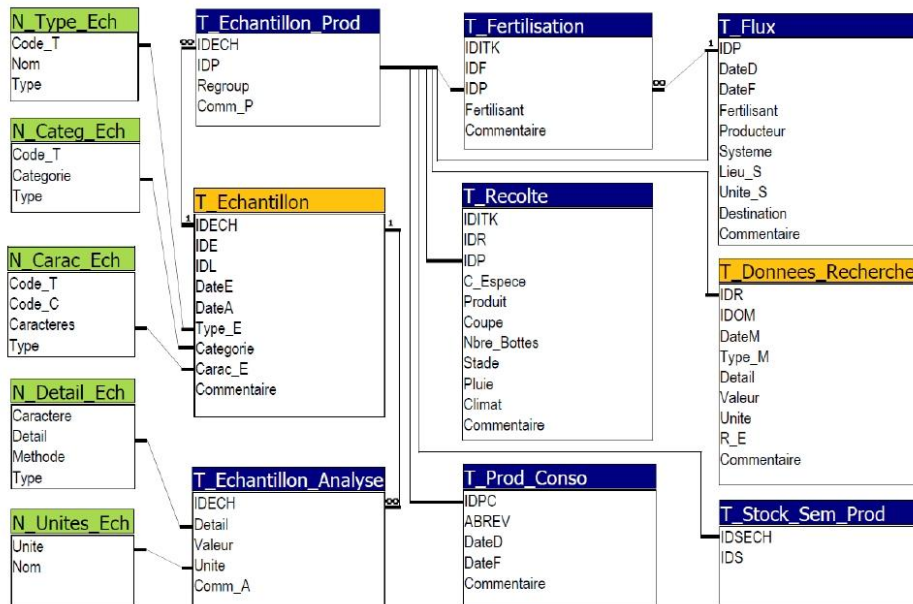
données ALADIN. Par extension nous utilisons les tables du groupe Pâturage pour localiser les animaux dans les bâtiments. C'est le cas en été lorsque les animaux doivent être conduits à l'intérieur (vêlage, soins vétérinaires...) mais également lors de la période hivernale. Dans ces conditions, les bâtiments sont vus comme des parcelles. L'alimentation hivernale, quant à elle, est gérée dans la base de données ALADIN.



**Figure 8 :** tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles « Pâturage, et relation avec ALADIN »

**- Groupe 7 : Analyses - figure 9**

Ce groupe est l'entité permettant de gérer les données d'analyses effectuées sur les végétaux, le sol, l'air, l'eau, les effluents. Des associations sont définies, grâce à la normalisation d'identifiants, avec les lieux concernés par les analyses (points de fertilité, parcelles) et les produits analysés (les produits de récoltes, les flux d'effluent, les données de recherche du Groupe 8). La table *T\_Echantillon* caractérise l'échantillon selon la date, le lieu (parcelle, point de fertilité ou tout autre libellé normalisé), le typage (échantillon récolte, produit consommé, sol...), la nature de l'échantillon (foin de prairie permanente, grain...) et le type d'analyse (chimique, physique...). La table *T\_Echantillon\_Analyse* contient les valeurs d'analyse, le champ *Detail* précisant l'analyse effectuée (N total Méthode Dumas- NF EN 13654-2, Mg total- NF EN ISO 11885 ICP-Radial...). La table *T\_Echantillon\_Prod* effectue le lien avec les identifiants des produits analysés.

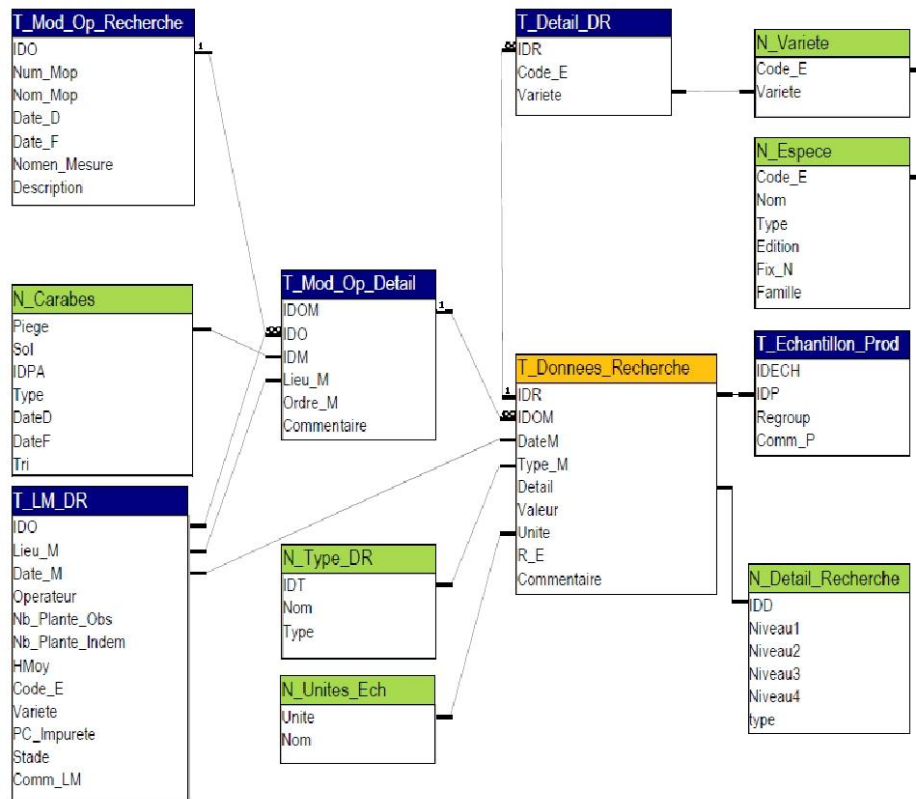


**Figure 9 :** tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles « analyses »

**- Groupe 8 : Données de recherche - figure 10**

Ce groupe est l'entité permettant la gestion des données issues de la mise en œuvre de protocoles expérimentaux de recherche. Ceci englobe par exemple des données de diversité végétale et animale, de comptage d'espèces cultivées à la levée, de notations de présence de maladies et de ravageurs des cultures et de données de récolte sur les points de fertilité. Ces données sont enregistrées dans les tables *T\_Donnees\_Recherche*, *T\_LM\_DR* et *T\_Detail\_DR*. Des identifiants permettent également des associations avec les groupes ITK et Analyses.

Ce groupe a été conçu pour des données très diversifiées et avec une certaine généralité d'accès aux données. La table *T\_Mod\_Op\_Recherche* recense les modes opératoires des protocoles fournissant des données saisies sous la base. La table *T\_Mod\_Op\_Detail* permet de caractériser principalement les lieux de mise en œuvre de ces protocoles.



**Figure 10 :** tables et relations contenues dans le groupe d'entités opérationnelles Données de recherche.

### 3.3 Développement de la base et intégration des données existantes

#### 3.3.a Développement de la base ASTER-ix

Nous avons choisi de découpler la base contenant les tables de données et de référentiels des bases client contenant les applicatifs de saisie ou d'extraction. Ceci permet des saisies multipostes simultanées et l'intervention sur l'applicatif sans perturbation de ces saisies.

Le développement de la base de données s'est effectué en quatre grandes étapes :

- la création de la base de données, nommée *Donnees\_Aster* (**figure 11**). Elle contient les tables de données et les tables de références ainsi que les relations et cardinalités. Cette base de données est installée sur un serveur de l'unité ;
- la création de la base de données application client, nommées *ASTER\_ix* (**figure 11**), qui est installée sur les postes des utilisateurs en saisie. Elle est constituée des liaisons avec les tables de données et de références de *Donnees\_Aster*, de certaines tables de la base de données *ALADIN*, de tables de travail propres à l'application, de requêtes *SQL* et des formulaires permettant le fonctionnement de l'applicatif de saisie des itinéraires techniques et des pratiques agricoles. Des états sont également définis afin d'effectuer les sorties définies avec le responsable de l'IE et son adjoint ;
- la création de la partie de l'applicatif permettant de gérer les données de recherches, les données d'analyses et les données du pâturage. La base est composée d'une centaine de formulaires et sous formulaires ;
- la mise en place d'un accès partagé à la copie j-1 des différentes bases de données (*Donnees\_Aster* et *ALADIN*) pour les utilisateurs ayant des besoins d'extraction.

### 3.3.b Intégration des données existantes

L'intégration des données a nécessité une forte mobilisation de cinq agents. Ce fut l'une des phases les plus longues, avec la réalisation d'*ASTER-ix* qui elle fut effectuée uniquement par J-M Trommenschlager. L'intégration des données s'est faite soit en saisissant manuellement les données issues le plus souvent de support papier soit par importation d'une source informatique. Quel que soit le moyen d'intégration, les données ont été systématiquement vérifiées et, pour une grande part, validées.

Les groupes *ITK*, *Semis*, *Traitements Phytosanitaires* et *Fertilisation* contiennent des données issues majoritairement d'une extraction d'*Isamarge*<sup>®</sup>. Nous avons harmonisé ces données avant d'en valider une grande partie et de les exporter vers *ASTER-ix*. Les données à partir de 2008 ont été saisies directement sur la base de données grâce aux différents formulaires. L'intégration des données *ITK* fut complexe car le parcellaire que nous considérons dans *ASTER-ix* est celui de 2006, or il a subi diverses modifications entre 1997 et 2006. Il a donc fallu redistribuer les *ITK* antérieurs à 2006 et les intrants qui y sont associés en respectant le dernier découpage parcellaire. La caractérisation des flux et des transformations des effluents d'élevage, qui n'existait pas sous *Isamarge*<sup>®</sup>, ont été établis et enregistrés sur *ASTER-ix* depuis 2004, début de l'expérimentation-système. Le pâturage depuis avril 1997, détaillé jusqu'à la demi-journée, ainsi que la complémentation effectuée dans les parcelles depuis cette date ont également été saisis sous *ASTER-ix* par un agent. Enfin, une partie des données de recherche et d'analyses, principalement depuis 2007 sont organisées dans *ASTER-ix*.

Depuis juillet 2008, les données acquises sont directement saisies sur la base par les utilisateurs concernés. Il reste encore des données anciennes non intégrées à *ASTER-ix*, tels que des résultats d'analyses physico-chimiques. Cette intégration se fait « au fil de l'eau » par les différents agents concernés.

## 3.4 Gestion et fonctionnement de la base *ASTER-ix*

### 3.4.a Administration et sauvegarde

Nous avons fait le choix de simplifier la sécurité. L'applicatif de saisie est installé sur six postes. Les applicatifs d'extraction, en cours de réalisation, dont les tables de données ne sont pas liées aux bases de données natives mais aux copies à J-1 sont présentes potentiellement

sur tous les postes ayant un environnement Microsoft Access<sup>®</sup>. Une réflexion est en cours afin d'optimiser la sécurité d'accès aux données. De plus, un dispositif de sauvegarde sur bandes magnétiques des bases de données est défini en mode *fill* et incrémentiel sur le serveur (figure 11).

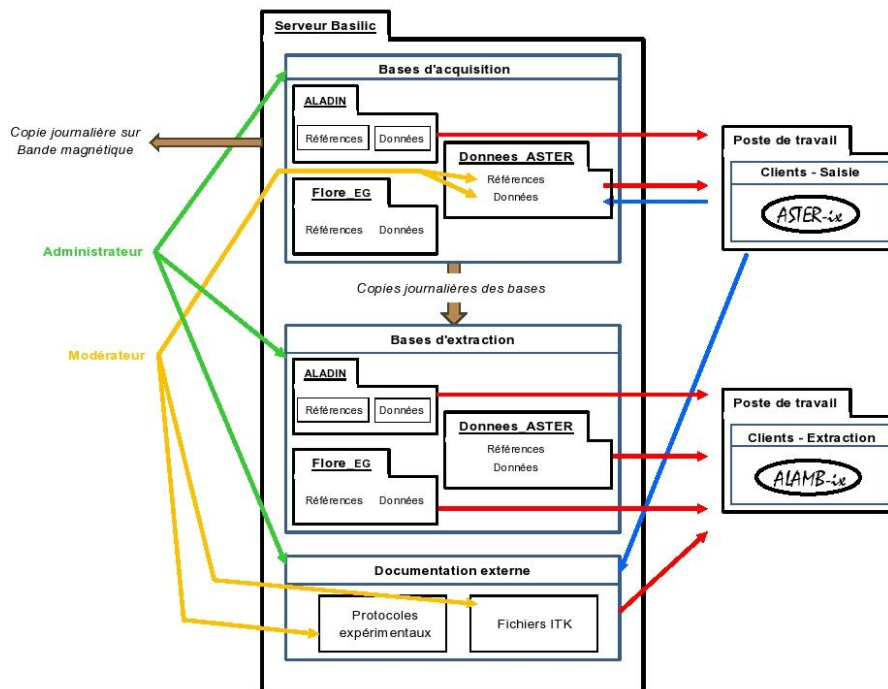


Figure 11. : schématisation du fonctionnement global d'ASTER-ix.

### 3.4.b Modérateurs

Plusieurs types de modérateurs interviennent sur la base :

- une personne, actuellement la même que l'administrateur, est chargée de la mise à jour des référentiels, de la définition de nouvelles opérations ou achats et donc du codage de nouveaux matériels et des nouvelles espèces semées. Il s'agit également de relever les éventuelles améliorations à effectuer sur les applicatifs, par exemple de nouveaux modes opératoires mettant en œuvre de nouvelles saisies et de nouveaux référentiels ;
- des utilisateurs par discipline sont chargés de la validation des données saisies. Cette validation peut être exhaustive, par cohérence (cohérence entre matériel et opération, suivi des flux d'effluents d'élevage...), par recoupement lors des saisies de données complémentaires (saisie de la consommation de fioul en recoupement avec les temps et matériels saisis dans les itinéraires techniques...).

### 3.5 Utilisation de la base de données

#### 3.5.a La saisie de données

Plusieurs utilisateurs effectuent les saisies. Le responsable de l'IE et son adjoint instruisent les groupes ITK, Fertilisation - contenant les flux et traitements des effluents d'élevage - Récolte et Semis (et Traitements Phytosanitaires). Une personne gère les données du groupe « Pâturage ». Elle instruit également la localisation des animaux dans les bâtiments (chaque bâtiment étant considéré comme une parcelle particulière affectée à un système de production), la gestion des effectifs, en terme de mouvement, dans les lots d'animaux présents dans les parcelles sur des pas de temps journaliers ou de la demi-journée voire même la tranche horaire si cela est nécessaire. La complémentation en fourrage et concentrés au pâturage est également enregistrée. Un agent saisit les données concernant l'énergie fossile utilisée lors des pratiques agricoles ; et, quatre agents saisissent les données de recherche, (relevés de biodiversité, relevés d'adventices des cultures, comptage d'espèce cultivée, évaluation des maladies et ravageurs, analyses, échantillons...).

#### 3.5.b Extractions

##### *Extractions dites « fermées »*

Les extractions dites « fermées » sont intégrées à l'application client ASTER-ix. Elles ont pour but de répondre soit à des besoins réglementaires (état indiquant les intrants sur les parcelles, concordance avec les plans d'épandage...) soit à des besoins de gestion de l'IE (suivi des fertilisations, des récoltes, des itinéraires techniques, des assolements...).

##### *Extractions dites « libres »*

Les extractions dites « libres » sont exécutées à partir de l'application client ALAMB-ix installée sur les postes d'utilisateurs. Les tables pointent sur les copies j-1 des bases de données Donnees\_Aster et ALADIN. Les interrogations sont principalement effectuées avec des requêtes SQL. Des formulaires d'extraction générique sont également en cours de développement.

## 4. Discussion

### 4.1 Les relations externes et liaisons avec ASTER-ix

#### 4.1.a Les relations avec d'autres bases de données

À l'heure actuelle, la base ASTER-ix est reliée à deux autres bases de données qui sont ALADIN et Flore\_EG. Les relations entre ASTER-ix et ALADIN sont induites par la gestion des données relatives au pâturage. La base ALADIN fournit en saisie et en consultation les références des données zootechniques (**figure 11**). Il s'agit notamment des identifiants des animaux et des informations sur leur statut (race, sexe, appartenance à un système de production, présence ...) mais également des données sur les aliments distribués en complémentation du pâturage (identifiant, type).

La base de données Flore\_EG contient l'ensemble des relevés floristiques réalisés lors de travaux d'une thèse co-encadrée entre l'unité ASTER Mirecourt et le LAE de Nancy. La liaison entre bases est faite grâce à l'identifiant de la parcelle. L'intégration de ces données dans ASTER-ix n'a pas été envisagée puisque la base Flore\_EG était déjà existante, opérationnelle et qu'il était simple d'établir une liaison avec ASTER-ix. Cette base illustre le fait que la base ASTER-ix est ouverte à l'introduction de nouvelles données provenant de protocoles propres à d'autres équipes de recherche.

#### **4.1.b Documents en liaison externe à la base ASTER-ix**

La base dispose également de liens hypertextes vers divers documents apportant des informations sur les données qu'elle contient. Ces documents sont de trois types :

- un document "lisez-moi" qui explique à l'utilisateur en saisie et surtout en extraction quels ont été les choix opérés lors de la conception de la base, de l'intégration des données existantes. Ce document contient aussi une masse d'informations décrivant exhaustivement l'ensemble des tables contenues dans la base et les liens qui existent entre ces tables. Ce document est disponible également en version papier au sein de l'unité ;
- des éléments liés aux pratiques agricoles pouvant par exemple indiquer la zone dans laquelle une pratique a eu lieu, lorsqu'elle n'a pas affecté toute la parcelle (plans, photographies, feuilles de calcul intermédiaires...);
- des modes opératoires ou des protocoles expérimentaux dans le cadre des saisies des Données de Recherche.

#### **4.2 Valorisations actuelles des données organisées dans ASTER-ix**

Les données contenues dans la base sont déjà valorisées scientifiquement aux travers de 3 travaux : les deux thèses co-encadrées par l'unité ASTER Mirecourt ainsi que l'évaluation du bouclage des cycles des éléments C, N, P, K, Ca, Mg. L'une des deux thèses a extrait l'ensemble des molécules phytosanitaires qui ont été épandues sur un échantillon de parcelles depuis 1997, ainsi que les doses et les dates d'épandage correspondantes. L'autre thèse a recueilli l'ensemble des ITK mis en œuvre sur un échantillon de parcelles depuis 1997 pour caractériser la trajectoire des parcelles. Enfin, la troisième valorisation actuelle constitue un travail conséquent dont l'objectif est de mettre en place un jeu d'extractions permettant d'évaluer les flux de matières et les flux d'éléments biogéochimiques au niveau des points de fertilité. Ce travail qui participe pleinement à l'évaluation globale des systèmes, sera poursuivi afin d'opérer un changement d'échelle et ainsi effectuer des évaluations à l'échelle des systèmes de production et du territoire.

#### **4.3 Pistes d'améliorations en cours de réflexion**

Les améliorations touchent principalement trois points sur lesquels nous avons choisi volontairement de ne pas porter une forte attention en 2007 afin de respecter des délais courts (un an) de conceptualisation et de réalisation de la base de données. Ces délais courts devaient permettre de débiter rapidement l'évaluation des systèmes mis en place.

##### **4.3.a Accessibilité de la base**

La base de données ainsi que ses applicatifs-clients ne sont accessibles qu'à partir de l'unité ASTER Mirecourt, et uniquement pour les ordinateurs disposant d'un environnement de travail Windows® et pourvus du logiciel Access®. Deux réflexions sont en cours sur la question de l'accessibilité. La première concerne l'amélioration de la sécurité de l'accès au contenu de la base. L'idée serait de créer des profils différents en fonction des utilisateurs qui accèderaient à la base *via* des identifiants et des mots de passe personnels. La seconde réflexion porte sur l'accessibilité à distance des données. Actuellement, nous ne désirons pas établir un tel accès puisque l'ensemble des données, malgré plusieurs vérifications, n'a pas été totalement validé.

#### 4.3.b Unité informatique gérée : la parcelle telle que définie en 2006

L'unité spatiale de référence dans la base est la parcelle agricole telle qu'elle a été définie dans le parcellaire en 2006. Ceci complique la saisie des ITK qui ne touchent pas la totalité de la parcelle, et surtout la localisation de ces ITK dans la parcelle. Il est important de connaître ces localisations pour deux objectifs majeurs : *i*) pouvoir réaliser un plan d'échantillonnage en ayant connaissance des activités mises en œuvre à l'intérieur d'une parcelle, et *ii*) expliquer l'état du milieu ou des résultats observés en un point précis d'une parcelle.

Pour pallier cette contrainte de localisation, nous avons mis en place à partir de mai 2008, des relevés GPS (Global Positioning System) de ces ITK ne concernant qu'une partie de la parcelle. Ces relevés constituent des zones intra-parcellaires (ZIP) qui sont caractérisées par des attributs (**figure 3**). Les attributs de chacun de ces relevés sont la date et le type de relevé, défini dans un dictionnaire d'attributs préétabli. Actuellement, nous avons défini cinq types de ZIP à partir des conséquences potentielles de ces événements sur les conditions de sol ou sur la végétation :

- fumier (positionnement des tas de fumier en dépôt dans les parcelles, impact visible lors des reprises pour chargement de ces tas) ;
- opérations culturales (travail du sol, désherbage mécanique ou manuel, semis, sur-semis) ;
- alimentation occasionnelle et mobile en pâture (Auges, râteliers, abreuvoirs, pierres à sel) ;
- RePaRes (Récolte exportée, Pâturage, Résidus) ;
- autres dégâts (parc de contention mis en place temporairement, passages répétés d'engins ou d'animaux).

Ces relevés géo-référencés sont enregistrés et complétés d'un identifiant unique par relevé. Cet identifiant est ensuite saisi dans une table de la base de données. Cette saisie s'accompagne de données supplémentaires comme des durées de positionnement (*e.g.* durée durant laquelle un râtelier demeure au même endroit), et de commentaires. Cet identifiant permet d'affecter des données extraites d'ASTER-ix vers une représentation sur des couches spécifiques d'un système d'informations géographiques (S.I.G.).

Il ne s'agit pas ici d'analyser des données spatialisées, mais uniquement de pouvoir en faire une représentation cartographique. De plus, nous avons d'ores et déjà pris en compte les modifications éventuelles du parcellaire en offrant la possibilité de gérer des liens de parenté entre les parcelles. Nous avons ajouté à cela un référencement des différents parcellaires que ces changements engendreront (**figure 3**).

Afin d'avoir une meilleure gestion à la fois des changements du parcellaire qui peuvent survenir et de ces ZIP, un travail conséquent de conceptualisation d'un système de gestion de base de données relationnelle spatialisée a été conduit avec l'équipe SIG du centre Inra de Champenoux. Ce travail a abouti à deux documents de synthèse décrivant cette conceptualisation (Foissy *et al.*, 2009; Maurice *et al.*, 2009).

#### 4.3.c Saisie des logiques d'action

Enfin, l'ensemble des logiques d'action ne sont pas intégrées dans la base, même si elles sont l'un des objets de l'évaluation agronomique. D'une part, la formalisation de ces logiques d'action n'était pas établie lors de la conception d'ASTER-ix. Et d'autre part, il nous semble que le SGBDR utilisé pour cette base n'est pas l'outil adapté non seulement à la saisie mais aussi à l'analyse de telles données.



## Conclusion

La réalisation de la base de données ASTER-ix a atteint son objectif en permettant la saisie et l'extraction de données issues à la fois de l'expérimentation-système et des sources diversifiées qui existaient auparavant. Le formalisme et les objectifs de la base ont amélioré significativement l'AQR (assurance qualité de la recherche) de l'unité mais ont nécessité un temps d'adaptation et de formation pour les responsables des saisies. Cette adaptation et cette formation ont été facilitées par l'étroite collaboration mise en place avec les concepteurs et les agents qui acquièrent et saisissent les données.

Enfin, il nous semble que si la structure complexe de cette base n'est pas adaptée à l'enregistrement de données d'un dispositif expérimental en micro-parcelles tel que les essais CTPS<sup>8</sup>, ou de cultures sous serres ou hors-sol, elle est transférable à d'autres dispositifs expérimentaux complexes dont le fonctionnement doit être proche de celui d'une exploitation agricole commerciale, en polyculture et/ou élevage. Les modifications à opérer ne toucheraient sans doute qu'une partie des groupes opérationnels définis dans ASTER-ix. Le modèle relationnel tel qu'il a été conçu permet de ne pas activer certains de ces groupes sans perturber le fonctionnement de la base de données.

## Bibliographie

- Coquil X., Blouet A., Fiorelli J.-L., Bazard C., Trommenschlager J.-M. (2009a) Conception de systèmes laitiers en agriculture biologique : une entrée agronomique, *Production Animale* 22, 221-234.
- Coquil X., Fiorelli J.-L., Mignolet C., Blouet A., Foissy D., Trommenschlager J.-M., Bazard C., Gaujour E., Gouttenoire L., Schrack D. (2009b) Évaluation multicritère de la durabilité agro-environnementale de systèmes de polyculture élevage laitiers biologiques, *Innovations Agronomiques* 4, 239-247.
- Foissy D., Trommenschlager J.-M., Maurice D., Bienaimé E. (2009) *Projet Pratiques Agricoles Territorialisées Associant Temps et Espace (P.A.T.A.T.E) du domaine Inra de Mirecourt*. 16 pages. Document disponible sur demande auprès de : [foissy@mirecourt.inra.fr](mailto:foissy@mirecourt.inra.fr)
- Maurice D., Bienaimé E., Foissy D., Trommenschlager J.-M. (2009) *Modélisation de la base de données P.A.T.A.T.E*. 35 pages. Document disponible sur demande auprès de : [foissy@mirecourt.inra.fr](mailto:foissy@mirecourt.inra.fr)
- Meynard J.-M., Reau R., Robert D., Saulas P. (1996) *Évaluation expérimentale des itinéraires techniques*, Comité Potentialités, ACTA, Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation (DERF) 63-70.

---

<sup>8</sup> CTPS : Comité Technique Permanent de la Sélection.



### 1.1.2. Pré-traitement des données brutes issues d'ASTER-ix

J'ai déterminé les équivalents UGB (Unité Gros Bovins) à "dire d'expert". Je me suis basé sur les valeurs fournies par Claude Bazard, responsable de l'IE, à partir des lots d'animaux, de l'âge des animaux constituant les lots et de leur état physiologique (en lactation, en tarissement, ...). J'ai obtenu le nombre d'UGB par jour et par hectare par multiplication du nombre d'UGB moyen/animal par l'effectif d'animaux présents dans la parcelle le jour donné, par hectare. Dans les cas des pâturages effectués par demi-journée, je n'ai pas différencié les valeurs d'UGB pour le pâturage de jour et pour le pâturage de nuit (cas des vaches laitières en lactation) : les durées de l'activité de pâturage sont identiques en jour et en nuit lorsque les traites ont lieu à 6<sup>h</sup>00 et 16<sup>h</sup>30 (Farrige et al., 1995). Pour chaque parcelle, j'ai ensuite additionné ces valeurs pour l'ensemble des journées de pâturage qui ont eu lieu sur la durée de la campagne.

Les quantités d'éléments fertilisants épandues sont obtenues à partir de deux sources d'informations. La première concerne les fertilisants minéraux manufacturés pour lesquels la concentration de chaque élément, azote (N) et phosphore (P), est indiquée par le fabricant. La seconde source d'informations est la base *ASTER-ix* : une partie des produits organiques épandus est analysée afin de connaître les concentrations en éléments chimiques, notamment N et P. J'ai donc utilisé directement ces valeurs lorsque le produit épandu avait été analysé. J'ai utilisé les valeurs moyennes obtenues lors de ces analyses, par type de produit fertilisant (fumier pailleux, fumier de raclage, compost, lisier, purin), pour les fertilisants épandus et non analysés. Je n'ai pas pris en compte les épandages d'eaux issues du lavage de la salle de traite du fait de leur trop faible teneur en azote et en phosphore (respectivement 58 et 27 g/kgMS, avec un taux de matière sèche (MS) moyen de 0,4 %, soit 23,2 kgN/tMB et 21,6 kgP/tMB).

Concernant le désherbage chimique, j'ai construit un indice rudimentaire rendant compte de la pression exercée par ces épandages sur la diversité végétale des parcelles : j'ai multiplié le nombre de molécules actives épandues (herbicides uniquement) par le nombre de passages réalisés lors de chaque campagne. La littérature regorge d'indicateurs relatifs à l'épandage des produits phytosanitaires et leur impact potentiel sur l'environnement - au sens large - mais aucun ne concerne spécifiquement l'impact sur la végétation (Devillers et al., 2005). De plus, ces indicateurs nécessitent très souvent un grand nombre de variables très précises sur les caractéristiques des molécules, ou bien ils aggrègent - avec une importante diversité de méthodes - plusieurs indicateurs

tout aussi compliqués à calculer et tous aussi peu révélateurs de la pression exercée spécifiquement sur la diversité végétale. En comparaison de ces indicateurs, l'indice que j'ai construit est bien plus simple à calculer et ses limites ou biais sont très clairement identifiables (effet de la dose épanchée par exemple). Cet indice n'a pas la prétention d'être un indicateur de l'état de diversité végétale, mais bien un indice rendant compte de la pression de sélection exercée par les pratiques phytosanitaires. Plus l'indice est élevé et plus cette pression est grande. De la même façon que plus le chargement animal est grand et plus la pression exercée par le pâturage est grande. Ce sont ensuite les caractéristiques biologiques de chacune des espèces qui leur permettront de résister plus ou moins à ces pressions.

Enfin, les travaux du sol qualifiés d' "Autres" regroupent tous les travaux autres que le labour tels que les déchaumages, les hersages *etc.* Ce sont des travaux effectués à des profondeurs plus faibles que le labour qui ont par conséquent des impacts sur la végétation différents de ceux du labour (*e.g.* Conn, 2006; Moonen and Barberi, 2004; Tuesca et al., 2001).

## **1.2. La caractérisation de la mosaïque paysagère autour des parcelles étudiées**

Dans mon travail de thèse, le paysage est vu comme une mosaïque d'occupations du sol. Ces occupations du sol définissent des habitats plus ou moins propices à la dissémination, à l'établissement ou à la survie des espèces végétales, selon leurs propriétés fonctionnelles. Je dois caractériser la dynamique de l'agencement spatial de ces occupations du sol ainsi que la composition de cette mosaïque d'occupations du sol au cours du temps.

Cet agencement spatial influence la distribution des espèces végétales dans le territoire, ces espèces étant favorisées par certains habitats et défavorisées par d'autres. Je m'intéresse particulièrement à trois grandeurs de cet agencement spatial : l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, la fragmentation des occupations du sol et leur connectivité (Gaujour et al., soumis-b). Enfin, je caractérise la composition de la mosaïque d'occupations du sol en considérant le pourcentage du territoire recouvert par les sources potentielles d'espèces pour la parcelle étudiée. J'ai calculé le pourcentage de surface recouverte par des prairies permanentes dans le cas des prairies permanentes, et le pourcentage de surface recouverte par des champs cultivés dans le cas des

champs cultivés. Avant de caractériser cette mosaïque paysagère, je dois définir les limites du territoire à étudier et donc les échelles spatiales pour cette caractérisation.

### 1.2.1. Échelles spatiales retenues

La caractérisation de la mosaïque paysagère nécessite de définir une échelle spatiale, ou plusieurs, définissant les limites du territoire étudié. Il s'agit pour cela de prendre en compte le niveau d'organisation du phénomène étudié (Loehle and Wein, 1994; Suarez-Seoane and Baudry, 2002) c'est-à-dire le flux d'espèces végétales dans un territoire agricole. J'ai considéré dans ma thèse trois échelles spatiales différentes en lien avec les capacités de dissémination des espèces végétales : 300 m, 700 m et 1500 m. Ces échelles correspondent au rayon des cercles dont les centres sont localisés sur les plots centraux où j'ai réalisé des relevés floristiques (Figure 5. 3).

J'ai sélectionné le rayon minimum de 300 m afin de considérer les occupations du sol adjacentes à la parcelle étudiée, c'est-à-dire un environnement proche. Cette échelle spatiale fine considère les disséminations potentielles d'espèces sur de courtes distances à partir des parcelles voisines. J'ai choisi le rayon de 1500 m, échelle spatiale large, pour deux raisons. La première est écologique : je souhaitais considérer les disséminations d'espèces sur de grandes distances (Vittoz and Engler, 2007). Cette gamme d'échelles correspond aux échelles utilisées dans la littérature pour lesquelles le lien entre la diversité végétale et les caractéristiques du paysage est maximal (Gabriel et al., 2005; Krauss et al., 2004; Marini et al., 2008; Söderström et al., 2001). Je suppose notamment que les espèces anémochores, anthropochores et zoochores sont capables de telles disséminations, même s'il existe une grande variabilité dans les données publiées, notamment en fonction du site étudié (Vittoz and Engler, 2007). J'ai donc retenu ce rayon de 1500 m sous l'hypothèse que la quantité d'espèces végétales pouvant être disséminées sur cette distance est non négligeable (*e.g.* Mouissie et al., 2005). La seconde raison motivant ce choix est une contrainte matérielle : l'augmentation de ce rayon aurait entraîné une augmentation très importante de la surface du territoire à renseigner quant aux occupations du sol, et cela depuis l'été 1997. Enfin, j'ai choisi le rayon de 700 m comme un rayon intermédiaire entre l'échelle fine et l'échelle large.

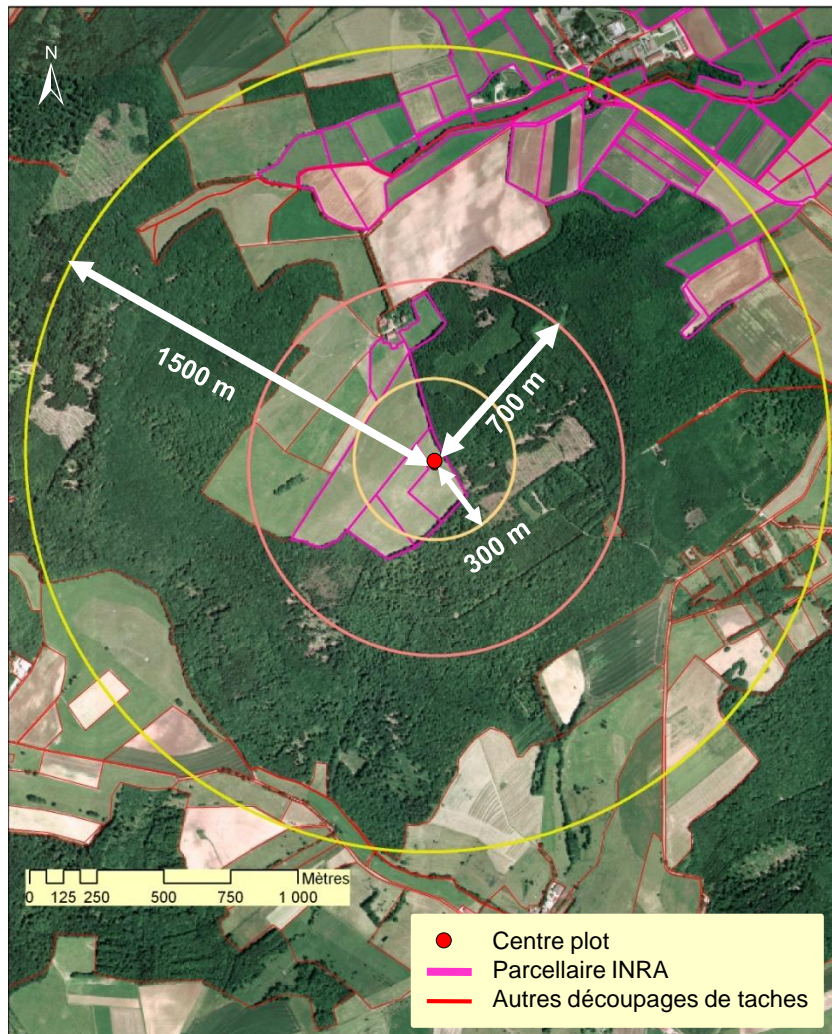


Figure 5. 3. Représentation des 3 échelles spatiales considérées pour caractériser la mosaïque paysagère autour des parcelles (exemple centré sur la parcelle Moine 3).

### 1.2.2. Les occupations du sol retenues

Les occupations du sol sont assimilées dans ma thèse à des habitats plus ou moins propices à la réalisation des challenges écologiques des espèces végétales (dissémination, établissement et survie - Suarez-Seoane and Baudry, 2002; Weiher et al., 1999). J'ai donc distingué les différentes occupations du sol selon les habitats qu'elles constituent. Je distingue dans un premier temps 45 occupations du sol différentes (Tableau 5. 2).

Ces 45 occupations du sol constituent les 45 éléments du paysage formant la mosaïque paysagère. Je distingue notamment les différentes cultures puisque les communautés végétales sont souvent spécifiques du couvert implanté (*e.g.* Cimalova and Lososova, 2009; Fried et al., 2008). Je différencie également les cultures en agriculture conventionnelle des cultures en agriculture biologique du fait d'itinéraires techniques différents induisant des communautés végétales souvent différentes (*e.g.* Albrecht, 2005; Bakker and ter Heerdt, 2005; Boutin et al., 2008).

Pour tester l'influence de la précision de description des occupations du sol, j'ai opéré ensuite à un regroupement d'occupations du sol. J'ai regroupé les occupations du sol disposant de communautés végétales similaires (Tableau 5. 2).

**Tableau 5. 2. Liste des différentes occupations du sol définies, et leur regroupement, pour décrire les caractéristiques paysagères autour des parcelles étudiées.**

| Code SIG | Description précise                | AB | Regroupement                        |
|----------|------------------------------------|----|-------------------------------------|
| AV+FEV   | Avoine + Féveroles                 | AB | Association CP Hiver                |
| TH+PRb   | Triticale Hiver + Protéagineux     | AB | Association CP Hiver                |
| AH+PRb   | Avoine Hiver + Protéagineux        | AB | Association CP Hiver                |
| TP+PRb   | Triticale Printemps + Protéagineux | AB | Association CP Printemps            |
| OP+PRb   | Orge Printemps + Protéagineux      | AB | Association CP Printemps            |
| bati     | Bâti                               |    | Bâti                                |
| AV       | Avoine                             |    | Culture Hiver                       |
| BH       | Blé Hiver                          |    | Culture Hiver                       |
| OH       | Orge Hiver                         |    | Culture Hiver                       |
| CO       | Colza                              |    | Culture Hiver                       |
| SEb      | Seigle                             | AB | Culture Hiver AB                    |
| OHb      | Orge Hiver                         | AB | Culture Hiver AB                    |
| Eb       | Epeautre                           | AB | Culture Hiver AB                    |
| BHb      | Blé Hiver                          | AB | Culture Hiver AB                    |
| FEV      | Féveroles                          |    | Culture Printemps                   |
| ME       | Maïs ensilage                      |    | Culture Printemps                   |
| BP       | Blé Printemps                      |    | Culture Printemps                   |
| TS       | Tournesol                          |    | Culture Printemps                   |
| OP       | Orge Printemps                     |    | Culture Printemps                   |
| OPb      | Orge Printemps                     | AB | Culture Printemps AB                |
| etan     | Etang                              |    | Eau                                 |
| ruis     | Ruisseau                           |    | Eau                                 |
| mado     | Madon                              |    | Eau                                 |
| fore     | Forêt                              |    | Forêt                               |
| frch     | Friche                             |    | Friche                              |
| autre    | Culture inconnue                   |    | Occupation_Inconnue                 |
| Tb       | Triticale                          | AB | Occupation_Inconnue                 |
| T        | Triticale                          |    | Occupation_Inconnue                 |
| verg     | Vergers                            |    | Prairie Permanente                  |
| PP       | Prairie Permanente                 |    | Prairie Permanente                  |
| PPb      | Prairie Permanente                 | AB | Prairie Permanente AB               |
| AP+PRb   | Avoine Printemps + Protéagineux    | AB | Association CP Printemps            |
| FET      | Fétuque                            |    | Prairie Temporaire                  |
| L        | Luzerne                            |    | Prairie Temporaire                  |
| PT       | Prairie Temporaire                 |    | Prairie Temporaire                  |
| PTb      | Prairie Temporaire                 | AB | Prairie Temporaire AB               |
| Lb       | Luzerne                            | AB | Prairie Temporaire AB               |
| BH+SEb   | Blé Hiver + PT                     | AB | Semi sous couvert Céréale Hiver     |
| OH+Seb   | Orge Hiver + PT                    | AB | Semi sous couvert Céréale Hiver     |
| OH+SLb   | Orge Hiver + Luzerne               | AB | Semi sous couvert Céréale Hiver     |
| TP+SLb   | Triticale Printemps + Luzerne      | AB | Semi sous couvert Céréale Printemps |
| OP+SEb   | Orge Printemps + PT                | AB | Semi sous couvert Céréale Printemps |
| caïl     | Chemin pierreux                    |    | Voie communication                  |
| rout     | Route Goudronnée + Chemin Fer      |    | Voie communication                  |
| herb     | Chemin herbeux                     |    | Voie communication                  |

D'un point de vue méthodologique, la caractérisation du paysage et particulièrement la détermination et la spatialisation des différentes occupations du sol sont des travaux indispensables et pouvant s'avérer très chronophages. Il est donc important de déterminer quelles sont les échelles et les occupations du sol pertinentes à considérer. Le choix de l'échelle spatiale à considérer va dépendre principalement des processus écologiques impliqués (Loehle and Wein, 1994; Suarez-

Seoane and Baudry, 2002) tels que la dissémination des semences dans le territoire agricole. Ce choix va également dépendre des forces humaines en présence pour effectuer le recensement et la spatialisation des occupations du sol.

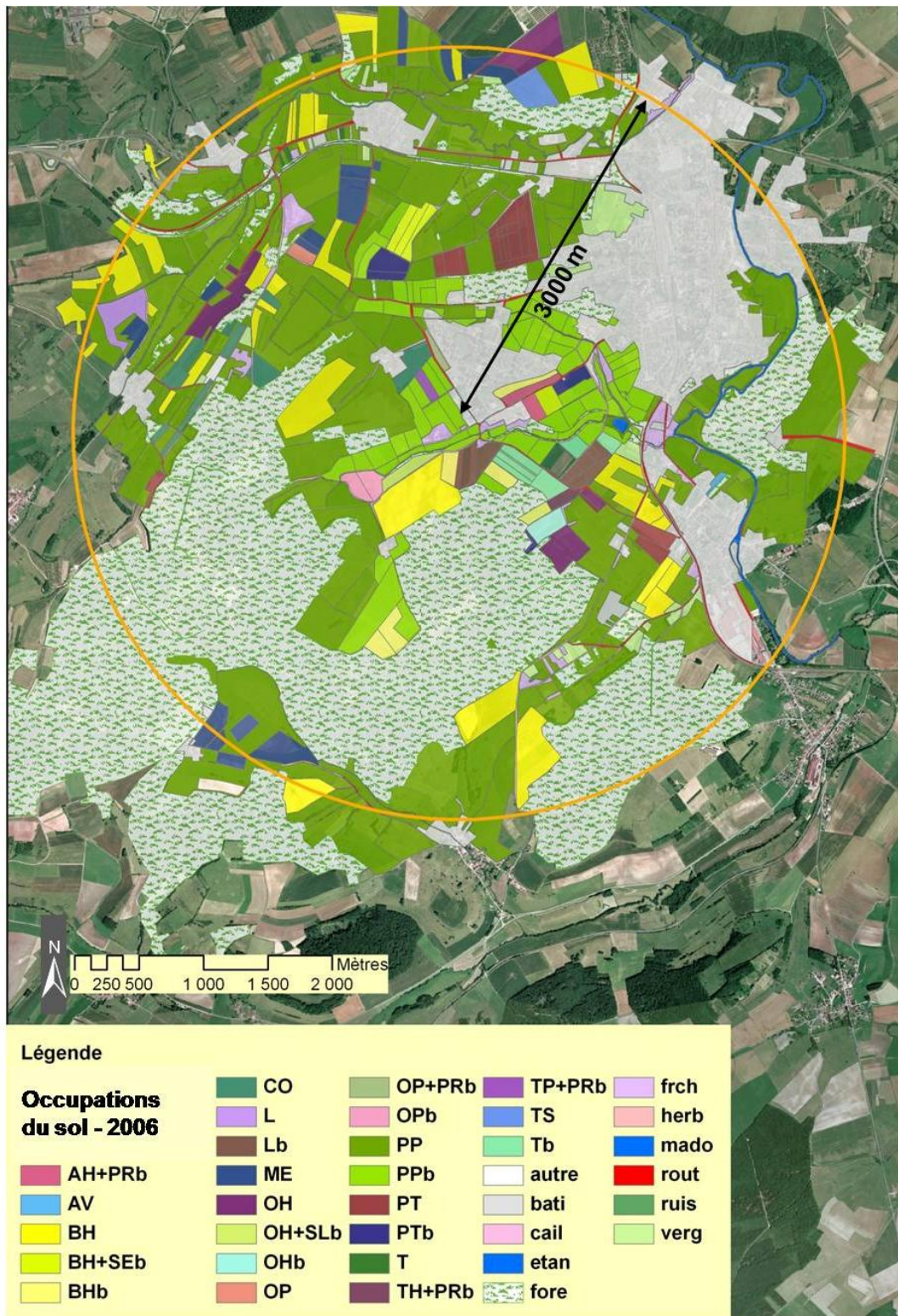


Figure 5. 4. Représentation des occupations du sol en 2006 sur le territoire étudié de rayon 3 km (détails des abréviations dans le Tableau 5. 2 "Code\_SIG").



Le choix des différentes occupations du sol à décrire réside aussi dans ces deux paramètres : les processus écologiques (quels sont les habitats favorables ou non aux espèces étudiées) et les forces en présence. Plus la description sera précise et plus le temps d'acquisition des données et de leur spatialisation sera grand. Afin de tester l'effet de cette précision de description des occupations du sol sur les résultats, j'ai opéré un regroupement des occupations initialement distinguées. Dans cet objectif, j'ai regroupé les occupations du sol en fonction des communautés végétales qu'elles hébergent (*i.e.* toutes les cultures d'hiver semées pures). Si la description précise, de la culture notamment, n'améliore pas la part de variabilité de la diversité végétale expliquée, il sera alors possible de conduire ces descriptions paysagères sur de plus grandes échelles pour une même durée d'acquisition de ces données.

### **1.2.3. Le recueil et la spatialisation des occupations du sol depuis l'été 1997**

Compte-tenu de la position des parcelles étudiées dans le parcellaire ainsi que de l'échelle spatiale large retenue - rayon de 1500 m - il a été nécessaire de reconstituer les occupations du sol sur un territoire d'environ 30 km<sup>2</sup>, soit un rayon de 3 km approximativement (Figure 5. 4). La confection de la carte contenant toutes les occupations du sol dans ce territoire de 30 km<sup>2</sup>, depuis 1997 jusqu'à 2007, a été faite en trois étapes par Alice Nerrière (stagiaire M2 - Nerrière, 2008).

La première étape a consisté à digitaliser sous le logiciel ArcGIS<sup>®</sup> l'ensemble des limites de parcelles, de villes/villages, de rivières, de forêts, de routes, de chemins *etc.* à partir des orthophotographies ayant une résolution de 5 m ou de 0,5 m (selon les portions du territoire considérées) élaborées par l'Institut Géographique National. Les orthophotographies ont permis de distinguer les limites des différentes occupations du sol. Lorsque les limites n'étaient pas nettes sur les orthophotographies, Alice a relevé la position de ces limites par GPS.

Dans une seconde étape, l'ensemble des agriculteurs impliqués dans ce territoire ont été enquêtés pour connaître leurs assolements depuis 1997. Les assolements de 18 agriculteurs ont été digitalisés à partir de leurs déclarations de demande d'aides à la Politique Agricole Commune.

Enfin, la dernière étape fut de renseigner pour chaque entité géoréférencée les occupations du sol pour chaque année. Il a ainsi été possible de définir pour chaque année une carte affichant les différentes occupations du sol du territoire étudié (Figure 5. 4).

### 1.2.4. Les outils pour caractériser la mosaïque paysagère

J'ai caractérisé la mosaïque paysagère selon sa composition et selon l'agencement spatial des occupations du sol. L'agencement spatial est représenté par trois propriétés : hétérogénéité, fragmentation et connectivité. Comme je l'ai indiqué dans le chapitre 1, il existe un très grand nombre d'indices dans la littérature pour caractériser cet agencement spatial (Farina, 2007; McGarigal and Marks, 1995; Turner et al., 2001). Parmi ces indices, j'ai retenu ceux qui, d'après la littérature, étaient les plus pertinents pour expliquer les processus écologiques déterminant la diversité végétale relevée dans les parcelles (Gaujour et al., soumis-b; Gustafson, 1998; Wu, 2004). J'ai réalisé un second tri pour conserver des indices peu corrélés entre eux et peu redondants quant aux informations qu'ils apportent (Turner et al., 2001). J'ai, *in fine*, utilisé 5 indices (Tableau 5. 3). Je les ai calculés grâce au module Patch Analyst disponible gratuitement, développé par le Center for Northern Forest Ecosystems Research, en Ontario, Canada.

**Tableau 5. 3. Indices (et leur abréviation sous Patch Analyst) retenus pour décrire l'agencement spatial des occupations du sol et les grandeurs associées.**

| Propriétés de la mosaïque paysagère  | Indices   |
|--------------------------------------|---|
| Hétérogénéité de la mosaïque         | Diversité de Shannon ( <i>SDI</i> )<br>Équitabilité de Shannon ( <i>SEI</i> )   |
| Fragmentation des occupations du sol | Moyenne des formes des taches pondérée par la surface ( <i>AWMSI</i> )<br>Moyenne des formes des taches ( <i>MSI</i> )<br>Densité des interchamps ( <i>ED</i> ) |
| Connectivité des occupations du sol  | Moyenne des formes des taches pondérée par la surface ( <i>AWMSI</i> )<br>Moyenne des formes des taches ( <i>MSI</i> )  |

Les indices de Shannon (*SDI* et *SEI*) rendent compte de la diversité des occupations du sol et donc de la diversité des sources d'espèces végétales disponibles dans le territoire étudié. L'avantage de l'indice d'équitabilité (*SEI*) en comparaison à l'indice de diversité (*SDI*) est qu'il est indépendant du nombre d'occupations du sol contenues dans le territoire. En revanche, l'indice *SEI* est borné entre 0 et 1 ce qui restreint sa variabilité contrairement à l'indice *SHI*.

La fragmentation du paysage induit une diminution de la surface des fragments et une augmentation de la longueur d'interchamps accompagnée parfois d'une augmentation de la complexité des formes des taches (les formes les moins complexes étant le cercle ou le rectangle). J'ai donc caractérisé la fragmentation des occupations du sol par trois indices : deux relatifs à la forme des taches contenues

dans le territoire (AWMSI et MSI), et l'indice de densité des interchamps (ED). Ces choix sont basés sur les conclusions du chapitre 3 selon lesquelles les interchamps seraient des refuges d'espèces végétales pour le centre des parcelles. Je fais ainsi l'hypothèse que plus la densité d'interchamps est grande et plus le pool régional d'espèces végétales est grand, et par conséquent plus la probabilité d'avoir une diversité végétale élevée dans la parcelle étudiée est grande. Les interchamps considérés dans cet indice (ED) sont les limites entre deux taches<sup>8</sup> du paysage géoréférencées. Les indices AWMSI et MSI rendent compte de la connectivité entre les éléments du paysage : plus les formes des taches sont complexes et plus les zones de contact et donc d'échanges entre ces taches sont nombreuses. Ces indices rendent donc compte de la possibilité pour une espèce de se disséminer dans le territoire d'une tache à une autre.

J'ai pris également en compte la composition de la mosaïque paysagère. J'ai calculé le pourcentage de surface couverte par des champs cultivés autour des champs cultivés étudiés, et le pourcentage de surface recouverte par des prairies permanentes autour des prairies permanentes étudiées (variable *cov\_srce* = proportion surfacique d'habitats sources). J'ai calculé le pourcentage de surface couverte par des voies de communication (au sens large : route, chemin, voie ferrée, ruisseau, rivière = *cov\_way*) qui constituent des sources d'espèces végétales potentielles. Les véhicules, agricoles ou non, transportent de nombreuses semences qui sont libérées au hasard le long de ces voies de communication. Ces semences pourront s'installer dans ou à la marge de ces voies, et boucler leur cycle de végétation pour disséminer ensuite de nouvelles semences dans le territoire.

J'ai calculé ces 7 indices (SEI, SDI, AWMSI, MSI, ED, *cov\_way*, *cov\_srce*) pour chaque campagne (de 1998 à 2007), pour chaque parcelle étudiée et aux 3 échelles spatiales retenues. J'ai constitué de cette façon 3 cubes de données, un pour chaque échelle spatiale.

## **1.3. Le choix du pas de temps et de l'échelle temporelle**

### **1.3.1. Un pas de temps annuel**

J'ai choisi un pas de temps annuel pour caractériser quantitativement ou qualitativement chacun des facteurs influençant la diversité végétale des parcelles, tant à l'échelle parcellaire qu'à l'échelle du paysage. Une année correspond à une campagne agricole. Selon

---

<sup>8</sup> Une tache est une surface continue du paysage avec une occupation du sol donnée, sans division de parcelles.

l'occupation du sol (prairie permanente, blé d'hiver, maïs, ...) la date de début et la date de fin de la campagne sont différentes. Pour les prairies permanentes, j'ai retenu une campagne qui débute au 1<sup>er</sup> janvier et se termine au 31 décembre. Dans ce cas, l'année civile correspond à la durée minimale du cycle de vie des espèces végétales prairiales (espèces dites annuelles). Une campagne couvrira donc l'ensemble de la vie de ces plantes, de leur germination à la dissémination de leurs semences. Dans le cas des champs cultivés, la campagne débute, pour chacune des parcelles étudiées, lors de la récolte de la culture précédente (ou bien lors du labour de la prairie) et se termine à la récolte de la culture en place. Par exemple, la campagne 1999 débute en été/automne 1998 et se termine en été/automne 1999. La campagne débute et se termine en été/automne afin de considérer les pratiques mises en œuvre pour mener à bien la productivité d'une culture donnée, y compris les pratiques destinées, pour tout ou partie, à gérer les populations d'adventices. Les déchaumages, ou à plus forte raison le labour, qui débutent les campagnes entraînent une destruction quasi complète de la flore en place (début d'une succession végétale secondaire). La végétation de l'agrosystème évolue ensuite jusqu'aux prochaines perturbations destructrices qui auront lieu après la récolte de la culture en cours. Enfin, une telle définition de la campagne permet de considérer les espèces végétales annuelles qui parviennent à boucler leur cycle de végétation entre le printemps et la campagne suivante, mais aussi les espèces débutant leur développement en automne pour terminer leur cycle au début de l'année suivante.

### **1.3.2. Un recul temporel de neuf ans**

J'ai renseigné les facteurs influençant la diversité végétale des parcelles pour les campagnes 1998 à 2007. J'ai étudié les relevés floristiques que j'ai effectués en 2006 et en 2007 afin d'avoir des individus statistiques en prairies permanentes et en champs cultivés (Tableau 5. 4). L'étude des relevés réalisés sur deux campagnes présente deux avantages majeurs. Le premier est d'atténuer l'effet année : les conditions climatiques particulières d'une année donnée peuvent entraîner des modifications majeures dans la végétation en place. Le second est d'accroître le nombre d'individus statistiques (57 individus = parcelles × campagne), sans faire de pseudo-répliques, améliorant ainsi le pouvoir statistique des résultats obtenus. Il existe cependant un inconvénient. Puisque je veux détecter l'influence des trajectoires des parcelles sur la diversité végétale, il me faut considérer les mêmes durées de trajectoires pour l'ensemble des individus. Pour cela, j'ai utilisé des trajectoires de neuf ans pour expliquer la diversité végétale relevée : pour les relevés effectués en 2006, j'ai considéré les caractéristiques du paysage et les pratiques agricoles

pour les campagnes 1998 à 2006 (inclus), et les campagnes 1999 à 2007 (incluses) pour les relevés réalisés en 2007.

*Tableau 5. 4. Tableau comptabilisant les effectifs de parcelles, selon leur type (prairie permanente ou champ cultivé) utilisés pour quantifier l'influence relative des trajectoires des parcelles sur leur diversité végétale.*

|                      | campagne 2006 | campagne 2007 |
|----------------------|---------------|---------------|
| Champs cultivés      | 0             | 19            |
| Prairies permanentes | 23            | 15            |

Cette durée de neuf campagnes est supérieure au laps de temps séparant les changements importants de pratiques agricoles et la mise en évidence des répercussions sur la végétation prairiale (entre 5 et 7 ans - Bakker and ter Heerdt, 2005). La littérature relative aux populations d'adventices en champs cultivés montre généralement des effets bien plus rapides ce qui est dû majoritairement au fait que les adventices des champs cultivés sont des annuelles (Dutoit et al., 2003b; Marshall, 2004). Ceux-ci seront donc bien pris en compte sur une période de neuf campagnes. En outre, la disponibilité des données, aussi bien sur les pratiques agricoles que sur les occupations du sol dans le territoire étudié, ne me permettait pas de considérer un recul temporel supérieur. Je n'ai pas pu, non plus, intégrer les relevés de végétation réalisés en 2008, faute de posséder les données paysagères sur l'ensemble du territoire cartographié pour la campagne correspondante.

## 2. Les traitements statistiques des jeux de données

Je dispose de sept cubes de données à analyser (Figure 5. 5) : un pour les pratiques agricoles mises en œuvre et six pour les caractéristiques de la mosaïque paysagère (un pour chaque échelle spatiale et chaque regroupement d'occupations du sol). Je dois dans un premier temps analyser chacun de ces cubes pour caractériser statistiquement les trajectoires des 57 parcelles étudiées (dont certaines sont étudiées pour des relevés floristiques effectués en 2006 et en 2007). Dans un second temps, je dois quantifier l'influence respective des deux trajectoires "pratiques" et "paysage" sur la diversité végétale des parcelles relevée à un instant  $t$ . J'ai également intégré dans ce second temps des variables caractérisant le sol puisque celui-ci peut parfois jouer un rôle non négligeable dans la détermination de la diversité végétale en place (Cousins, 2009; Critchley et al., 2002; Hopkins, 1986; Janssens et al., 1998). J'ai utilisé une partition de la variance pour établir cette quantification.

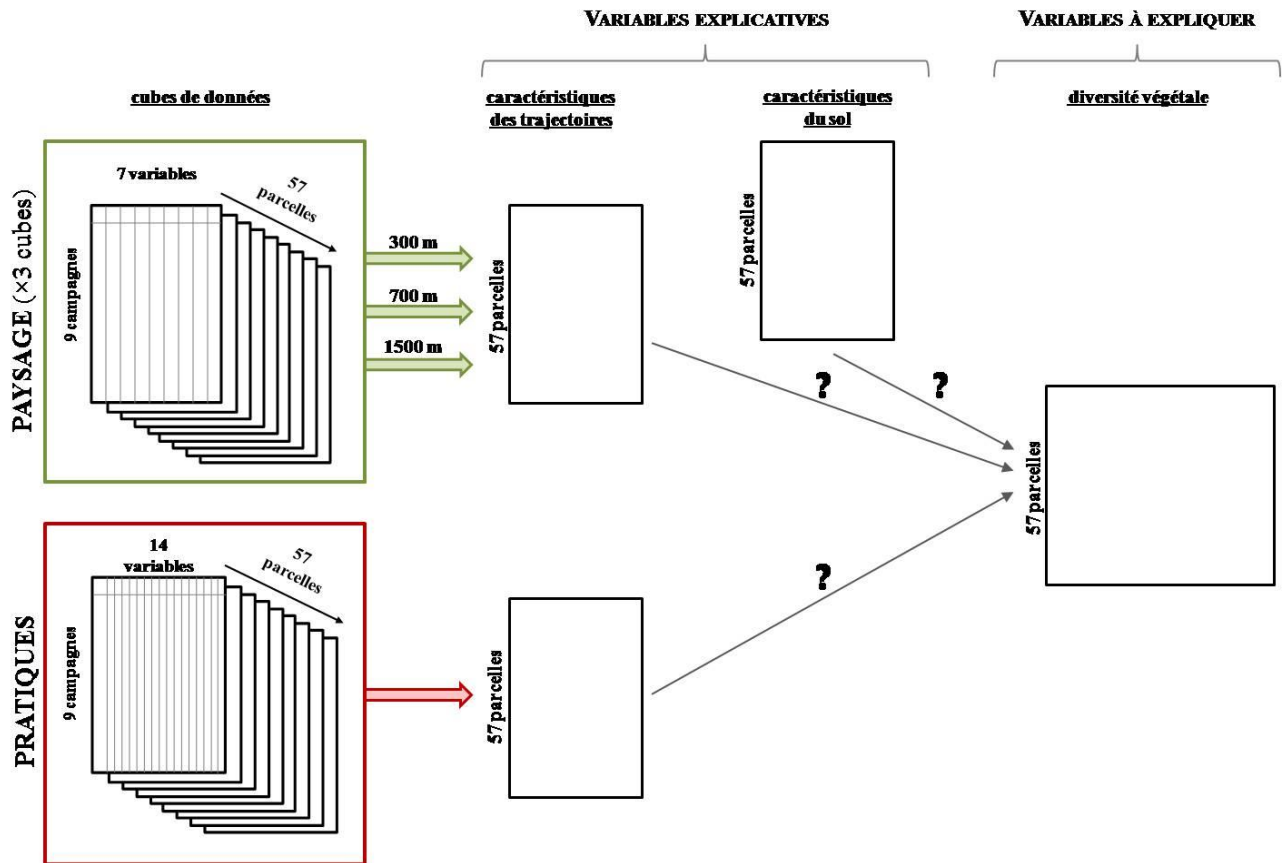


Figure 5. 5. Schématisation de la succession des différents tableaux de données qui m'ont permis de quantifier l'influence relative des trajectoires des parcelles, suivant les pratiques et suivant les caractéristiques de la mosaïque paysagère (pour un type de description des occupations du sol), sur la diversité végétale de ces parcelles.

## 2.1. La caractérisation des trajectoires des parcelles

Les cubes de données obtenus peuvent être traités de plusieurs façons suivant l'organisation des données (Figure 5. 6) : en théorie, il existe 6 façons de présenter un tel cube de données. En pratique, du fait de la symétrie, seules trois méthodes subsistent (Blanc, 2000; Blanc et al., 1998). La distinction de  $k$  tableaux suivant les  $k$  variables ne serait pas adéquate dans le cas de mon travail (Figure 5. 6 cas C). En écologie, le choix est à faire entre le cas A et le cas B. Le cas A permet de déterminer un patron spatial global à partir de tous les sites et de regarder la stabilité de ce patron au cours du temps. Le cas B quant à lui, permet de faire un bilan des évolutions temporelles et d'identifier spatialement des écarts à ce bilan. La totalité de la littérature que j'ai trouvée sur l'analyse de tels jeux de données porte sur le cas A (e.g. Blanc, 2000; Blanc et al., 1998; Ernoult, 2005; Ernoult et al., 2006a; Thioulouse and Chessel, 1987). Or, je veux trouver quelles sont les

différences entre mes parcelles quant à leurs trajectoires. Je dois donc me placer dans le cas B, en distinguant 57 tableaux correspondant aux 57 parcelles considérées. J'ai fait le choix de traiter les prairies permanentes et les champs cultivés dans les mêmes analyses malgré les différences de pratiques mises en œuvre en règle générale dans les exploitations agricoles françaises. Dans le cas de l'exploitation étudiée, depuis la conversion à l'agriculture biologique, la différence de pratiques est parfois moins nette puisque des champs cultivés reçoivent des prairies temporaires qui sont pâturées et/ou fauchées et certaines prairies permanentes ont été labourées récemment. La prise en compte d'un recul temporel de neuf années rendait très difficile la distinction prairies permanentes vs champs cultivés. De plus, je souhaitais me placer sur une échelle globale, intégrant ces deux types de parcelles dans l'exploitation agricole.

La nature des variables étant différente pour les pratiques et pour le paysage, je vais décrire ces deux cas séparément. Les variables caractérisant la mosaïque paysagère sont toutes des variables quantitatives continues, alors que certaines des variables caractérisant les pratiques agricoles sont qualitatives ou quantitatives discrètes (culture semée, date de semis, présence d'interculture, date de première fauche).

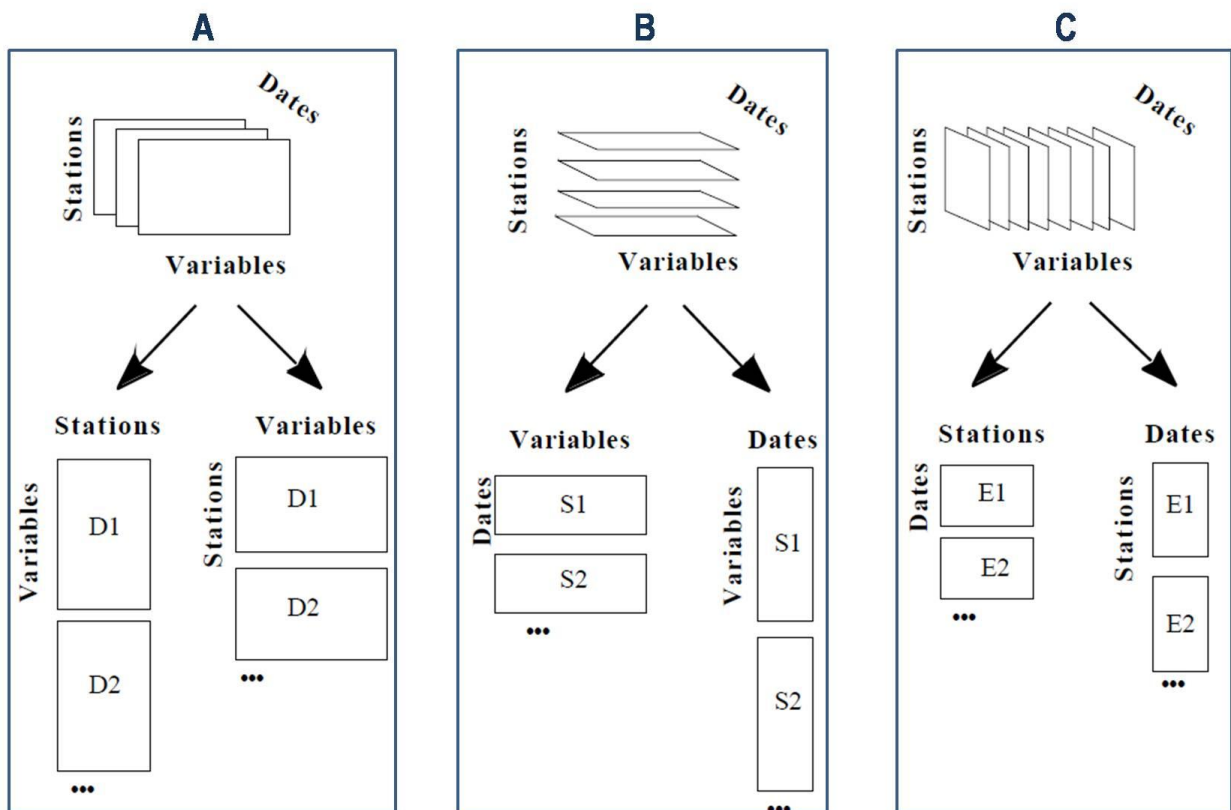


Figure 5. 6. Le cube de données variable-espace-temps peut être vu de 6 façons différentes : (A) un tableau [variables × stations] par date, un tableau [stations × variables] par date, (B) un tableau [dates × variables] par station, un tableau [variables × dates] par station, (C) un tableau [dates × stations] par variable, un tableau [stations × dates] par variable. Cependant, du fait de la symétrie, l'usage de l'AFC ne conduit qu'à 3 stratégies au lieu de 6 (D'après Blanc, 2000).

### 2.1.1. Les trajectoires des parcelles selon les pratiques agricoles

J'ai transformé dans un premier temps les variables quantitatives discrètes (date de semis et date de première fauche) en variables qualitatives. J'ai distingué 11 niveaux pour la date de semis, et 6 pour la date de la première fauche (Tableau 5. 5). Dans le cas des dates de semis, j'ai distingué des quinzaines dans 3 grandes périodes de semis : le semis des cultures d'hiver, celui des cultures de printemps et celui des cultures de printemps à semis tardif telles que le maïs. J'ai choisi ces niveaux par quinzaine en admettant que plus la date de semis est tardive, pour une culture donnée, et plus les populations d'adventices ont des densités faibles (nombre d'individus au m<sup>2</sup>) (*e.g.* Colbach et al., 2006b; Colbach et al., 2007b; Colbach et al., 2005; Colbach et al., 2006a). Pour les dates de première fauche, j'ai considéré 3 périodes majeures : les fauches pour ensilage au printemps, les fauches pour ensilage à l'automne, et les fauches pour le foin (quel que soit le numéro de coupe) en fin de printemps et en été. J'ai subdivisé cette dernière période en 3 niveaux correspondant aux mois calendaires.

**Tableau 5. 5. Tableau indiquant les correspondances entre les niveaux des variables date de semis et date de première fauche et les dates calendaires.**

| Dates de semis |                    | Dates de première fauche |                   |
|----------------|--------------------|--------------------------|-------------------|
| niveau         | dates              | niveau                   | dates             |
| sem0           | pas de semis       | fch0                     | pas de fauche     |
| sem1           | 01 juin - 31 août  | fch1                     | <01 juin          |
| sem2           | 01 sept - 15 sept  | fch2                     | 01 juin - 30 juin |
| sem3           | 16 sept - 30 sept  | fch3                     | 01 juil - 31 juil |
| sem4           | 01 oct - 15 oct    | fch4                     | 01 août - 31 août |
| sem5           | 16 oct - 14 févr   | fch5                     | > 31 août         |
| sem6           | 15 févr - 15 mars  |                          |                   |
| sem7           | 16 mars - 15 avril |                          |                   |
| sem8           | 16 avr - 30 avr    |                          |                   |
| sem9           | 01 mai - 15 mai    |                          |                   |
| sem10          | 16 mai - 31 mai    |                          |                   |

J'ai ensuite construit un tableau disjonctif complet à partir des quatre variables qualitatives : date de semis, date de première fauche, couvert végétal en place et présence d'interculture, et ceci pour chaque campagne étudiée. J'ai ajouté à ce tableau disjonctif les 11 colonnes des variables quantitatives continues (nombre de fauches, chargement animal, nombre de jours de pâturage, indice de pression phytosanitaire, nombre de désherbages mécaniques, nombre de labours, nombre d'autres travaux du sol, quantités d'azote minéral et de phosphore minéral, quantités d'azote



organique et de phosphore organique). J'ai ensuite centré et réduit l'ensemble des variables quantitatives.

Sur ce nouveau cube de données, j'ai appliqué, non pas une analyse triadique partielle qui ne convient que pour des variables quantitatives continues, mais une analyse factorielle multiple pour les k-tableaux (Escofier and Pages, 1994) - fonction *mfa* du package R "ade4". J'ai ensuite extrait de cette analyse les 7 premières coordonnées de chacune des parcelles les considérant comme les caractéristiques de la trajectoire de ces parcelles selon les pratiques agricoles qui ont été mises en œuvre (Figure 5. 7). J'ai déterminé ce nombre de coordonnées en fonction des valeurs propres obtenues.

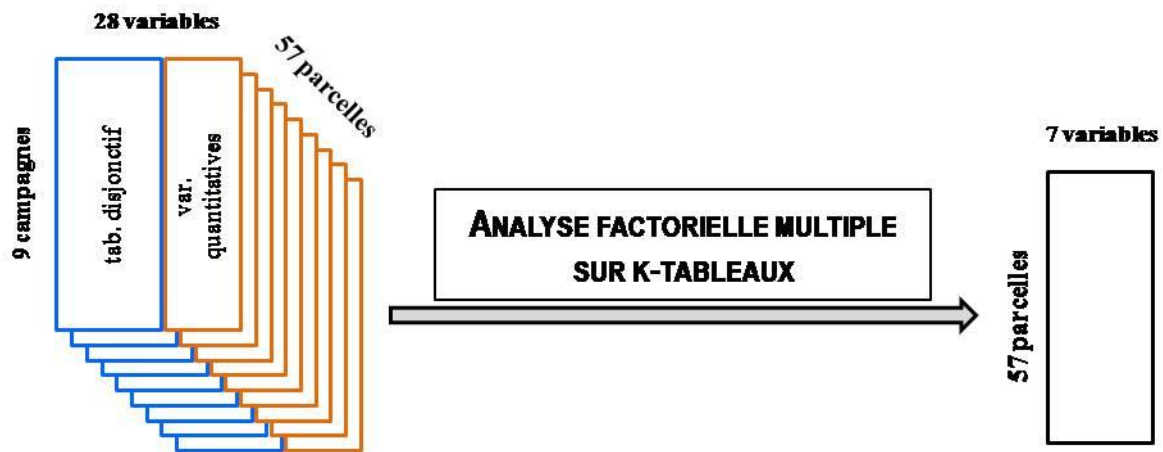


Figure 5. 7. Schématisation du traitement statistique du cube de données relatif aux pratiques agricoles mises en œuvre dans les 57 parcelles.

### 2.1.2. Les trajectoires des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère

J'ai caractérisé la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère qui les entoure pour les trois échelles spatiales séparément (300 m, 700 m et 1500 m). Pour cela, j'ai mis en œuvre une analyse triadique partielle (ATP) - fonction *pta* du package R "ade4" - sur les 6 cubes de données relatifs au paysage (Blanc, 2000; Blanc et al., 1998; Ernoult, 2005; Ernoult et al., 2006a; Thioulouse and Chessel, 1987).

Compte-tenu de l'invariabilité au cours du temps de 4 des 7 indices paysagers retenus, je n'ai conservé pour cette analyse que les indices SDI, SEI et cov\_srce (diversité de Shannon, équitabilité de Shannon, et surface du territoire considérée comme une source privilégiée d'espèces végétales pour la parcelle étudiée) - les autres seront intégrés par la suite. Pour éviter que l'indice cov\_srce,

qui a des valeurs bien plus grandes que les deux autres indices, masque les effets de SEI et SHI, j'ai centré et réduit l'ensemble de ces variables avant l'ATP. À l'issue de cette ATP, j'ai conservé les deux premières coordonnées de chaque parcelle sur le plan factoriel de l'interstructure. J'ai donc disposé de 6 nouvelles variables ( $2 \times 3$  échelles) caractérisant la trajectoire des 57 parcelles étudiées par type de regroupement des occupations du sol.

À ces 6 nouvelles variables, j'ai ajouté les 12 ( $4 \times 3$  échelles) variables dont je dispose et qui ne varient pas au cours du temps (cov\_way, ED, AWMSI et MSI). J'ai ainsi obtenu un nouveau tableau contenant 18 caractéristiques de la trajectoire des 57 parcelles étudiées, selon la mosaïque paysagère qui les entoure en considérant les 3 échelles étudiées (Figure 5. 8).

J'ai également testé l'influence de l'échelle d'étude (300 m, 700 m ou 1500 m) en analysant chaque partie du tableau final séparément.

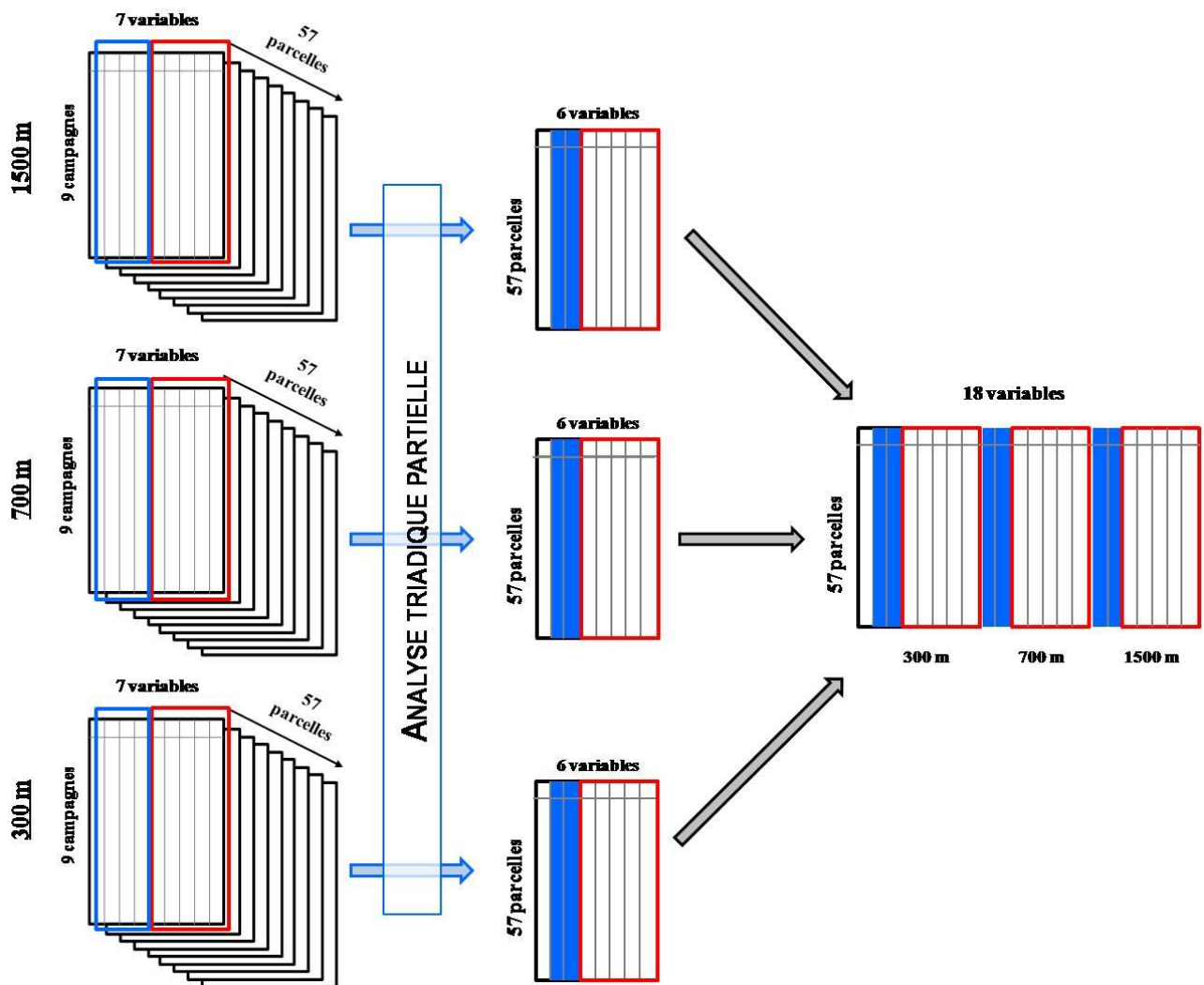


Figure 5. 8. Schématisation des jeux de données intervenant dans l'ATP et issus de l'ATP permettant de caractériser la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère. Les variables entourées en bleu représentent celles qui ont subi l'ATP, pour donner les nouvelles variables. Les variables entourées en rouge sont celles qui ne variaient pas au cours du temps et qui n'ont donc pas été intégrées à l'ATP mais ajoutées dans le tableau final. Ce schéma est valable pour chaque regroupement des occupations du sol.

## 2.2. La détermination de l'influence relative des deux trajectoires sur la diversité végétale

J'ai utilisé la partition de la variance - fonction *varpart* du package R "vegan" - pour déterminer l'influence relative des trajectoires des parcelles, selon les pratiques agricoles et selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère, sur la diversité végétale des parcelles (Peres-Neto et al., 2006). J'ai ajouté un troisième tableau aux deux précédemment construits. J'ai considéré les caractéristiques des sols concernés par les relevés floristiques : la texture de sol, le substratum et la profondeur (Tableau 5. 6). J'ai également décrit la diversité végétale de 3 manières : selon un tableau de présence-absence des espèces végétales, selon les abondances relatives de chaque espèce dans les plots de relevés et enfin suivant l'abondance relative de chacun des attributs fonctionnels étudiés dans le précédent chapitre (Tableau 2. 3).

J'ai donc conduit trois partitions de la variance afin de quantifier l'influence des trajectoires de parcelles et des caractéristiques de sol sur *i*) le cortège d'espèces présent dans les parcelles (données de présence-absence), *ii*) la composition spécifique de la végétation (données d'abondances relatives), et *iii*) la composition fonctionnelle de la végétation des parcelles (données d'abondances relatives des attributs fonctionnels).

Tableau 5. 6. Liste des différentes modalités retenues pour qualifier la texture, la profondeur et le substratum des sols.

| Texture          | Profondeur  | Substratum       |
|------------------|-------------|------------------|
| Argileuse        | < 40 cm     | Marnes bariolées |
| Argilo-limoneuse | 40 à 80 cm  | Dolomie          |
| Limo-argileuse   | 80 à 120 cm | Alluvions        |
| Limoneuse        | > 120 cm    |                  |

### 2.2.1. Transformation des données de diversité végétale

La partition de la variance permet de déterminer la part de variabilité d'un jeu de données (dit "à expliquer") expliquée par un, deux, trois ou quatre tableaux de variables explicatives. Pour cela, le jeu de données à expliquer est analysé afin de déterminer la distance entre les individus statistiques (ici les parcelles), à partir de la valeur des variables qui leur appartiennent (par exemple, l'abondance relative de chacune des espèces relevées dans une parcelle). La méthode la plus commune pour calculer ces distances entre les individus statistiques, est la distance euclidienne. Cependant, dans les jeux de données contenant de nombreux zéros, ce qui est le cas de mes tableaux d'abondances d'espèces et de présence-absence, cette distance euclidienne est

imparfaite puisqu'elle mène parfois à des distances plus faibles entre des individus ne partageant aucune espèce qu'entre des individus partageant plusieurs espèces (Legendre and Gallagher, 2001; Orloci, 1978). C'est pourquoi il est préférable de transformer ces jeux de données pour optimiser le calcul des distances entre individus statistiques. À partir de la littérature, j'ai fait le choix de transformer les tableaux des abondances relatives des espèces et des présences-absences par la méthode de Hellinger, et de normaliser le tableau des abondances des attributs fonctionnels, qui contient très peu de valeurs nulles (Cheng and Vidyashankar, 2006; Legendre and Gallagher, 2001; Wu and Karunamuni, 2009).

### 2.2.2. Partition de la variance et vérification des valeurs obtenues

La partition de la variance est réalisée sur les trois jeux de données à expliquer (Figure 5. 9). Systématiquement, les valeurs de variabilité expliquée obtenues doivent être validées par un test de Fisher, réalisé sur des permutations des résultats d'une analyse des redondances (RDA) (Borcard et al., 1992; Peres-Neto et al., 2006). J'ai utilisé un nombre de permutations de 999

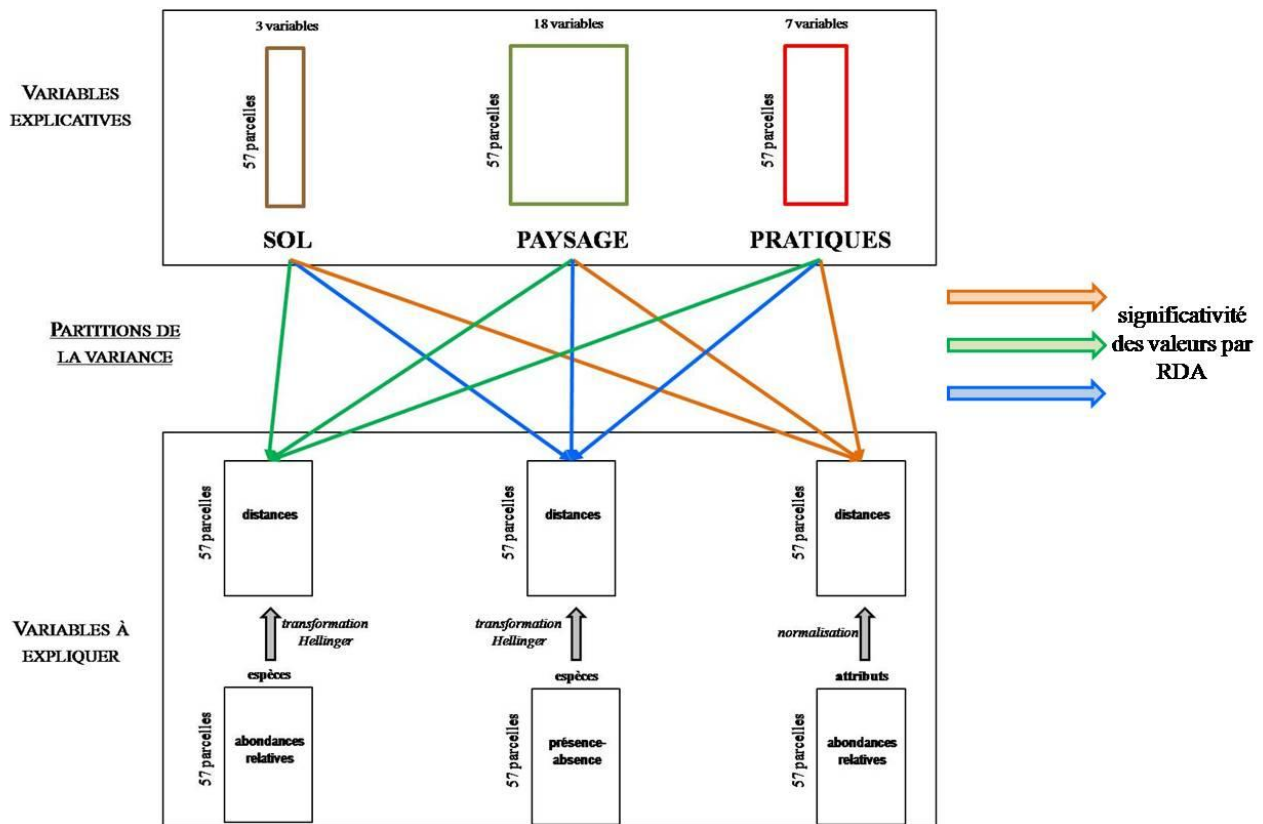


Figure 5. 9. Schématisation des analyses de partition de la variance des 3 jeux de données à expliquer, obtenus après transformation, à partir des 3 tableaux de variables explicatives. En vert est représentée la partition de la variance de la composition spécifique relevée, en bleu celle du cortège d'espèces et en orange celle de la composition fonctionnelle de la végétation relevée dans les parcelles étudiées.

comme conseillé dans les références bibliographiques précédentes. J'obtiens ainsi, pour chacun des jeux de données à expliquer, la valeur de la variabilité expliquée par les trois tableaux de variables explicatives et leurs interactions, et le niveau de significativité de ces valeurs.

Enfin, je souhaite vérifier si la prise en compte des trajectoires de parcelles améliore ou non la valeur de variabilité expliquée en comparaison de la prise en compte de ces mêmes variables (pratiques agricoles et caractéristiques de la mosaïque paysagère) pour la seule campagne concernant les relevés. Pour cela, j'ai effectué une quatrième partition de variance en utilisant comme variables explicatives la table de caractéristiques du sol, une table regroupant les pratiques mises en œuvre pendant la campagne à laquelle j'ai effectué les relevés et une table regroupant les caractéristiques de la mosaïque paysagère pour ces mêmes campagnes. Afin de mener à bien cette analyse, j'ai retiré les variables colinéaires détectées : Sem5, Sem6, Sem7 et Fch4.

### **2.3. La détermination de l'influence du type de regroupement des occupations du sol**

J'ai effectué les mêmes analyses que précédemment en comparant les résultats obtenus avec les deux types de regroupement des occupations du sol (Tableau 5. 2).

## **3. Résultats**

### **3.1. Description des pratiques agricoles et des caractéristiques paysagères**

Pour mener à son terme l'évaluation de l'influence relative des deux trajectoires de parcelles, j'ai fait le choix de ne pas décrire précisément ces trajectoires (une description graphique pour chaque variable et chacune des 57 parcelles n'aurait pas été lisible du fait du grand nombre de graphes que cela représente).

Pour combler partiellement ce manque et donner au lecteur des informations concrètes sur l'exploitation étudiée, je propose une description moyenne des pratiques qui ont été mises en œuvre dans les parcelles que j'ai étudiées et des caractéristiques de la mosaïque paysagère qui les entoure

en calculant les valeurs minimales, maximales, ainsi que la moyenne et les écart-types (Tableau 5. 7). J'ai distingué deux périodes pour ces calculs, avant la conversion à l'agriculture biologique et après la conversion compte tenu des changements, notamment en termes de pratiques agricoles, qui ont alors été opérés. Ce tableau doit permettre de situer globalement quel est le degré d'intensification / d'extensification de l'installation expérimentale étudiée.

**Tableau 5. 7. Descriptif des pratiques agricoles mises en oeuvre dans les parcelles étudiées et de leur mosaïque paysagère avant et après la conversion à l'agriculture biologique.**

| Facteurs                    | Avant conversion : 1997-2004 |                  |                   | Après conversion : 2005-2007 |                  |                   |                  |             |
|-----------------------------|------------------------------|------------------|-------------------|------------------------------|------------------|-------------------|------------------|-------------|
|                             | min                          | moyenne $\pm$ sd | max               | min                          | moyenne $\pm$ sd | max               |                  |             |
| Pratiques agricoles         | N_min (kg/an)                | 0                | 95,3 $\pm$ 51,6   | 254                          | 0                | 0 $\pm$ 0         | 0                |             |
|                             | P_min (kg/ha)                | 0                | 14,3 $\pm$ 44,4   | 272,9                        | 0                | 0 $\pm$ 0         | 0                |             |
|                             | N_org (kg/ha)                | 0                | 38,6 $\pm$ 59     | 300                          | 0                | 28,1 $\pm$ 48,6   | 310,5            |             |
|                             | P_org (kg/ha)                | 0                | 45,5 $\pm$ 64,4   | 295,7                        | 0                | 35,3 $\pm$ 58,8   | 337              |             |
|                             | nb fauche                    | 0                | 0,8 $\pm$ 0,8     | 4                            | 0                | 0,8 $\pm$ 0,9     | 3                |             |
|                             | Date fauche (jr julien)      | 123              | 149,7 $\pm$ 19,4  | 232                          | 135              | 163,1 $\pm$ 19,3  | 230              |             |
|                             | chargement (UGB/ha)          | 0                | 188,9 $\pm$ 212,4 | 1574,6                       | 0                | 126,1 $\pm$ 162,2 | 1054,1           |             |
|                             | nb_pat (jrs)                 | 0                | 47,4 $\pm$ 53,4   | 231                          | 0                | 31,8 $\pm$ 43     | 185              |             |
|                             | Date semis (jr julien)       | 50               | 216,2 $\pm$ 75    | 292                          | 75               | 234,9 $\pm$ 76,7  | 291              |             |
|                             | pression phyto.              | 0                | 1,3 $\pm$ 2,4     | 14                           | 0                | 0 $\pm$ 0         | 0                |             |
|                             | nb désherb. mecaniq.         | 0                | 0,1 $\pm$ 0,5     | 5                            | 0                | 0,3 $\pm$ 0,6     | 3                |             |
|                             | nb travail sol               | 0                | 1,1 $\pm$ 1,8     | 8                            | 0                | 2 $\pm$ 2,7       | 9                |             |
|                             | nb labour                    | 0                | 0,3 $\pm$ 0,4     | 1                            | 0                | 0,2 $\pm$ 0,4     | 1                |             |
| Caractéristiques du paysage | 300 m                        | SDI              | 0,6               | 1,2 $\pm$ 0,4                | 2,1              | 0,7               | 1,5 $\pm$ 0,3    | 2,3         |
|                             |                              | SEI              | 0,3               | 0,6 $\pm$ 0,1                | 1                | 0,5               | 0,7 $\pm$ 0,1    | 0,9         |
|                             |                              | AWMSI            | 1,3               | 1,5 $\pm$ 0,1                | 1,9              | 1,3               | 1,5 $\pm$ 0,1    | 1,9         |
|                             |                              | MSI              | 1,4               | 2,1 $\pm$ 0,2                | 2,6              | 1,4               | 2,1 $\pm$ 0,2    | 2,6         |
|                             |                              | cov_srce         | 0                 | 48,9 $\pm$ 20,2              | 86,4             | 0                 | 49,8 $\pm$ 16,3  | 86,4        |
|                             |                              | cov_way          | 0                 | 2,8 $\pm$ 1,3                | 5,2              | 0                 | 2,8 $\pm$ 1,3    | 5,2         |
|                             |                              | ED               | 63                | 202,4 $\pm$ 57,1             | 308,3            | 63                | 202,4 $\pm$ 57,2 | 308,3       |
|                             |                              | 700 m            | SDI               | 0,6                          | 1,6 $\pm$ 0,3    | 2,2               | 0,9              | 2 $\pm$ 0,4 |
|                             | SEI                          |                  | 0,5               | 0,6 $\pm$ 0,1                | 0,8              | 0,6               | 0,7 $\pm$ 0,1    | 0,9         |
|                             | AWMSI                        |                  | 1,5               | 1,7 $\pm$ 0,1                | 2                | 1,5               | 1,7 $\pm$ 0,1    | 2           |
|                             | MSI                          |                  | 1,4               | 2,1 $\pm$ 0,2                | 2,4              | 1,4               | 2,1 $\pm$ 0,2    | 2,4         |
|                             | cov_srce                     |                  | 0                 | 33,6 $\pm$ 13,2              | 66               | 0                 | 33,5 $\pm$ 12,2  | 65,5        |
|                             | cov_way                      |                  | 0                 | 2,5 $\pm$ 0,8                | 4,3              | 0                 | 2,5 $\pm$ 0,8    | 4,3         |
|                             | ED                           |                  | 39,9              | 170,5 $\pm$ 43,3             | 250,5            | 39,9              | 170,5 $\pm$ 43,4 | 250,5       |
|                             | 1500 m                       | SDI              | 1,1               | 1,8 $\pm$ 0,2                | 1,9              | 1,3               | 2,2 $\pm$ 0,2    | 2,4         |
|                             |                              | SEI              | 0,4               | 0,6 $\pm$ 0                  | 0,8              | 0,5               | 0,7 $\pm$ 0      | 0,7         |
|                             |                              | AWMSI            | 1,8               | 1,9 $\pm$ 0,1                | 2,2              | 1,8               | 1,9 $\pm$ 0,1    | 2,2         |
|                             |                              | MSI              | 2                 | 2,2 $\pm$ 0,1                | 2,3              | 2                 | 2,2 $\pm$ 0,1    | 2,3         |
|                             |                              | cov_srce         | 11,4              | 29,1 $\pm$ 11,9              | 53,6             | 11,4              | 29 $\pm$ 10,6    | 52,6        |
|                             |                              | cov_way          | 0,7               | 2,2 $\pm$ 0,5                | 3,1              | 0,7               | 2,2 $\pm$ 0,5    | 3,1         |
|                             |                              | ED               | 68                | 151,3 $\pm$ 24,1             | 193,5            | 68                | 151,3 $\pm$ 24,1 | 193,5       |

## 3.2. Influence relative des trajectoires de parcelles et des caractéristiques du sol sur la diversité végétale

### 3.2.1. Importance de la définition des occupations du sol

La comparaison des résultats des partitions de variance réalisées sur les trois tableaux "à expliquer" soit à partir d'une description précise des occupations du sol, soit à partir d'un regroupement de celles-ci montre que la description la plus précise aboutit à des résultats faiblement supérieurs (Tableau 5. 8).

*Tableau 5. 8. Résultats des partitions de variance réalisées sur les trois tableaux de données à expliquer, en considérant soit les descriptions précises des occupations du sol soit des regroupements de celles-ci.*

| tableaux à expliquer      | part de variabilité expliquée par (en %) |                                   |                             |                                   |
|---------------------------|--|-----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|
|                           | les 3 tableaux explicatifs               |                                   | la trajectoire "paysage"    |                                   |
|                           | occupations du sol précises              | regroupement d'occupations du sol | occupations du sol précises | regroupement d'occupations du sol |
| cortège floristique       | 37                                       | 35                                | 27                          | 25                                |
| composition spécifique    | 37                                       | 35                                | 30                          | 30                                |
| composition fonctionnelle | 57                                       | 55                                | 41                          | 43                                |

Toutefois, quelles que soient les comparaisons effectuées, les différences entre les deux types de définition des occupations du sol sont faibles. Par contre, lorsque l'on regarde seulement la part de variabilité expliquée par les trajectoires des parcelles selon les caractéristiques paysagères, les différences entre les définitions des occupations du sol demeurent faibles mais ne sont pas toujours en faveur de la définition la plus précise.

Compte-tenu de ces résultats, les analyses qui suivent ont été effectuées en utilisant les définitions les plus précises des occupations du sol.

### 3.2.2. Importance de l'échelle spatiale de description des caractéristiques paysagères

J'ai réalisé trois séries d'analyses de partition de la variance : une série pour chaque échelle spatiale utilisée pour calculer les indices paysagers. Ainsi, chaque tableau explicatif concernant la trajectoire des parcelles selon leur paysage contient uniquement les variables propres à l'une des trois échelles spatiales étudiées. Les tableaux explicatifs concernant les caractéristiques du sol et les trajectoires des parcelles selon les pratiques agricoles demeurent inchangés.

Les résultats (Tableau 5. 9) indiquent que quel que soit le tableau à expliquer considéré, la part de variabilité expliquée par la trajectoire du paysage augmente avec l'augmentation de l'échelle spatiale étudiée. Cependant, les valeurs globales obtenues à partir des trois tableaux de variables explicatives indiquent que les trois échelles spatiales expliquent une part de la variabilité de la diversité végétale des parcelles étudiées.

L'ensemble des 18 variables caractérisant les trajectoires des parcelles suivant les caractéristiques de la mosaïque paysagère sera donc conservé pour les analyses suivantes.

*Tableau 5. 9. Résultats des partitions de la variance exprimant la part de variabilité des différents tableaux à expliquer expliquée soit par les trois tableaux explicatifs soit par le seul tableau explicatif relatif aux caractéristiques de la mosaïque paysagère, pour les trois échelles spatiales retenues.*

| Tableau à expliquer       | Échelle spatiale retenue | part de variabilité expliquée (%) par |                       |
|---------------------------|--------------------------|---------------------------------------|-----------------------|
|                           |                          | les 3 tableaux explicatifs            | trajectoire "paysage" |
| cortège floristique       | Paysage 300 m            | 28                                    | 15                    |
|                           | Paysage 700 m            | 27                                    | 17                    |
|                           | Paysage 1500 m           | 27                                    | 20                    |
| composition spécifique    | Paysage 300 m            | 28                                    | 18                    |
|                           | Paysage 700 m            | 28                                    | 19                    |
|                           | Paysage 1500 m           | 27                                    | 23                    |
| composition fonctionnelle | Paysage 300 m            | 45                                    | 22                    |
|                           | Paysage 700 m            | 46                                    | 28                    |
|                           | Paysage 1500 m           | 43                                    | 36                    |

### 3.2.3. Influence relative des deux trajectoires de parcelles et des caractéristiques du sol sur la diversité végétale

Les résultats des partitions de variances effectuées sur les 3 tableaux à expliquer à partir des caractéristiques des sols, de la trajectoire des parcelles selon la structure et la composition de la mosaïque paysagère (aux 3 échelles spatiales étudiées) et de la trajectoire des parcelles selon les pratiques qui y ont été mises en œuvre sont schématisés dans la Figure 5. 10.

Les caractéristiques du sol expliquent 9 % de la variabilité du cortège floristique dont 7 % à elles seules et 2 % par leurs interactions avec les deux trajectoires. En revanche, seules, elles n'expliquent rien sur la variabilité de la composition spécifique ou de la composition fonctionnelle. La trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère explique 28 % (dont 16 % à elle seule) de la variabilité du cortège floristique, 30 % (dont 16 % à elle seule) de la variabilité de la composition spécifique et 41 % (dont 21 % à elle seule) de la variabilité de la composition fonctionnelle. La trajectoire des parcelles selon les pratiques agricoles explique 12 % (dont 0 % à



elle seule) de la variabilité du cortège floristique, 19 % (dont 4 % à elle seule) de la variabilité de la composition spécifique et 34 % (dont 9 % à elle seule) de la variabilité de la composition fonctionnelle. J'ai mis en évidence également un effet fort de l'interaction (20 %) entre les deux trajectoires sur la composition fonctionnelle de la végétation.

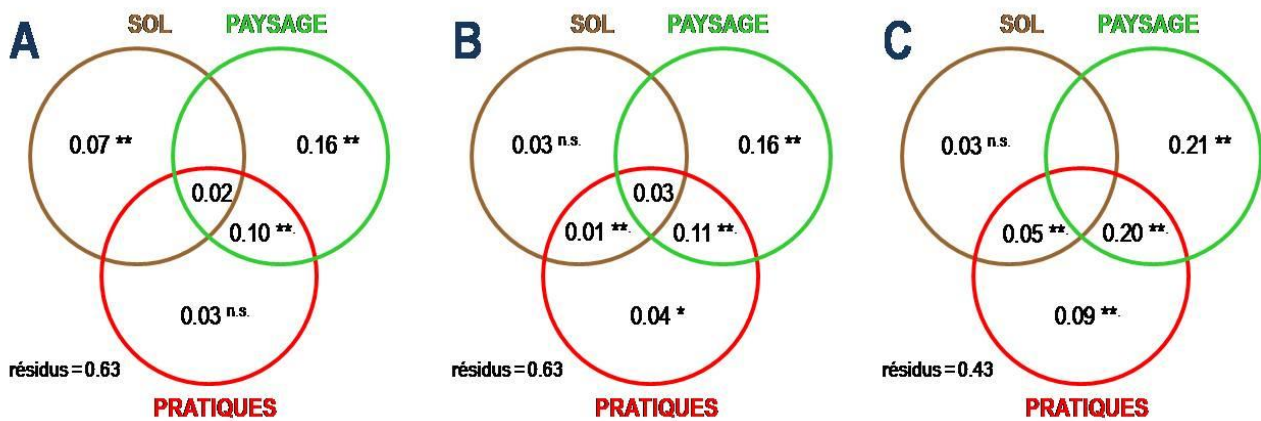


Figure 5. 10. Représentations graphiques des résultats des partitions de la variance. A: le tableau à expliquer est le cortège floristique relevé; B: le tableau à expliquer est la composition spécifique de la végétation; et C : le tableau à expliquer est la composition fonctionnelle de la végétation. Les valeurs indiquent la part de variabilité du jeu de données expliquée par les tableaux explicatifs et leurs interactions. La significativité de ces valeurs a été ajoutée lorsqu'elle était calculable (n.s. : non significatif; \* : <0,05; \*\* : <0,01; \*\*\* : <0,001). La part de variabilité non expliquée est indiquée dans les résidus.

Enfin, la prise en compte des deux trajectoires de parcelles et des caractéristiques du sol expliquent 37 % de la variabilité du cortège floristique et de la composition spécifique, et 57 % de la composition fonctionnelle. Quel que soit le tableau à expliquer considéré, la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques paysagères explique une part plus grande de la variabilité des données que la trajectoire basée sur les pratiques agricoles.

### 3.3. Les trajectoires de parcelles apportent-elles une part d'explication supplémentaire en comparaison de données annuelles ?

Pour ces dernières analyses de partition de la variance, j'ai pris comme variables explicatives les caractéristiques du sol, les pratiques et les caractéristiques de la mosaïque paysagère pour la campagne à laquelle j'ai réalisé mes relevés floristiques. J'ai également pris en compte les caractéristiques du sol. Ces caractéristiques du sol n'expliquent à elles seules aucune part significative de la variabilité de l'un des tableaux à expliquer (Figure 5. 11). Contrairement aux

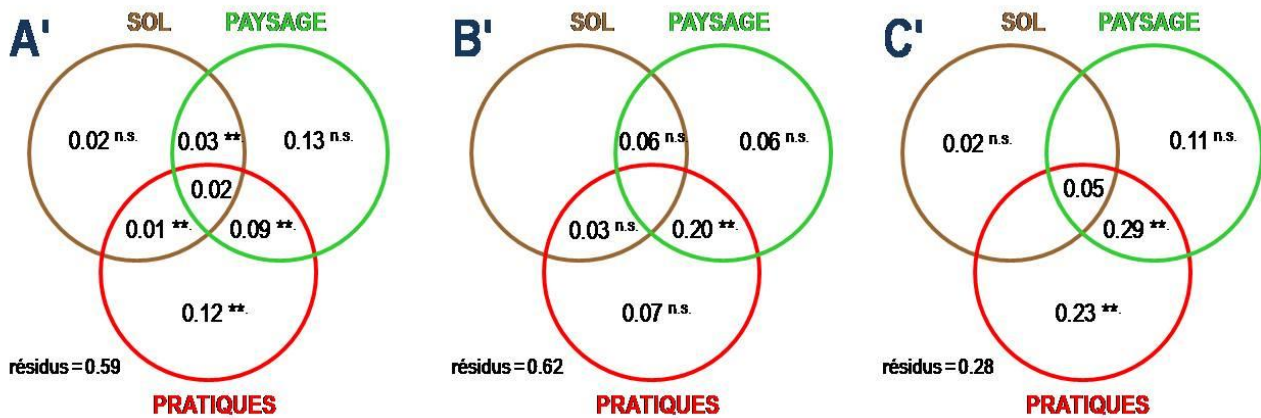


Figure 5. 11. Représentations graphiques des résultats des partitions de la variance. A' : le tableau à expliquer est le cortège floristique relevé; B' : le tableau à expliquer est la composition spécifique de la végétation; et C' : le tableau à expliquer est la composition fonctionnelle de la végétation. Les valeurs indiquent la part de variabilité du jeu de données expliquée par les tableaux explicatifs et leurs interactions. La significativité de ces valeurs a été ajoutée lorsqu'elle était calculable (n.s. : non significatif; \* : <0,05; \*\* : < 0,01; \*\*\* : <0,001). La part de variabilité non expliquée est indiquée dans les résidus.

analyses précédentes avec les trajectoires des parcelles, la prise en compte des variables de la campagne de relevés floristiques augmente la part de variabilité expliquée (pour les trois jeux de données à expliquer) par les pratiques agricoles. Les pratiques et leurs interactions expliquent 24 % et 20 % de la variabilité du cortège floristique et de la composition spécifique, respectivement. Les caractéristiques du paysage quant à elles expliquent 14 % et 20 % de ces mêmes variabilités, mais uniquement au travers de leurs interactions avec les caractéristiques du sol ou avec les pratiques agricoles (Figure 5. 11). La variabilité de la composition fonctionnelle est expliquée à 57 % par les pratiques et leurs interactions avec les caractéristiques du sol ou du paysage (dont 23 % pour les seules pratiques agricoles), et à 34 % par les interactions entre les caractéristiques du paysage, celles du sol et les pratiques agricoles.

Globalement, la prise en compte de ces trois tableaux explicatifs explique 41 % de la variabilité du cortège floristique, 38 % de la composition spécifique et 72 % de la composition fonctionnelle.

Enfin, j'ai testé une partition de la variance en remplaçant les caractéristiques du paysage par les trajectoires des parcelles selon ces caractéristiques du paysage sur 9 ans (comme dans les analyses du 3.1) : la variabilité globale expliquée atteint 76 % grâce notamment à une augmentation de la part expliquée par la trajectoire des parcelles basée sur les caractéristiques de la mosaïque paysagère (Figure 5. 12).

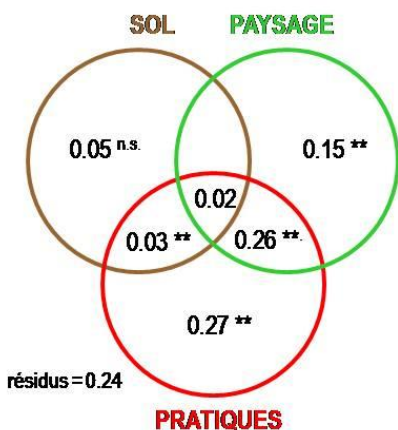


Figure 5. 12. Représentation graphique des résultats d'une partition de la variance entre les caractéristiques du sol, les pratiques mises en œuvre l'année des relevés floristiques et la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques du paysage. Les valeurs indiquent la part de variabilité du jeu de données expliquée par les tableaux explicatifs et leurs interactions. La significativité de ces valeurs a été ajoutée lorsqu'elle était calculable (n.s. : non significatif; \* : <0,05; \*\* : < 0,01; \*\*\* : <0,001). La part de variabilité non expliquée est indiquée également dans les résidus.

## 4. Discussion

### 4.1. La description du paysage

J'ai fait le choix d'utiliser deux types de description des occupations du sol et trois échelles spatiales. Mes résultats montrent que dans le cas de l'installation expérimentale de Mirecourt, la précision de description des occupations du sol (à la culture) apporte peu d'information supplémentaire permettant d'accroître la part de variabilité expliquée par les trois tableaux explicatifs en comparaison d'une description moins précise regroupant les cultures par grande famille (*e.g. cultures d'hiver* regroupant toutes les cultures d'hiver semées en pures telles que le blé, l'orge, le triticale, le seigle, l'épeautre et l'avoine). La définition de ces occupations du sol peut donc être minimisée. J'ai tout de même conservé 17 occupations du sol différentes dans le regroupement que j'ai opéré. Les travaux publiés dans la littérature internationale utilisent entre cinq (Dauber et al., 2003) et 11 occupations du sol différentes (Fédoroff et al., 2005; Krauss et al., 2003; Waldhardt et al., 2004; Weibull et al., 2000; Weibull and Östman, 2003; Weibull et al., 2003). Ces occupations du sol sont le plus souvent obtenues à partir d'orthophotographies ou d'images satellite limitant ainsi le temps d'acquisition des données. Cependant, selon la date de prise de vue, cette méthodologie ne permet pas de distinguer les parcelles agricoles emblavées avec des cultures d'hiver de celles recevant des cultures de printemps. Pourtant, ces deux types de parcelles ne présentent pas la même végétation spontanée (Cimalova and Lososova, 2009; Lososova and Cimalova, 2009). Les orthophotographies avec une résolution de 50 cm, telles que celles réalisées et vendues par l'Institut Géographique National (IGN), peuvent être utilisées pour décrire un paysage donné. Elles

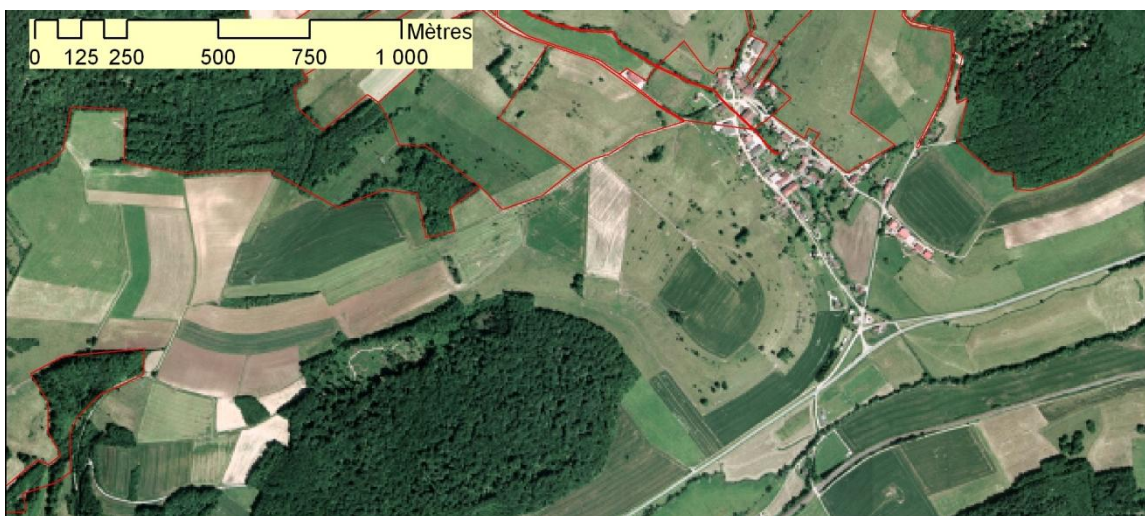


Figure 5. 13. Exemple d'une orthophotographie avec une résolution de 50 cm obtenue auprès de l'IGN. Les limites des occupations du sol différentes sont faciles à distinguer.

sont particulièrement utiles pour délimiter les différentes taches constituant le paysage (Figure 5. 13). En revanche, il n'est pas possible de déterminer le degré d'intensification des pratiques mises en œuvre dans les parcelles tel que je l'ai fait dans ma thèse (les parcelles déclarées en agriculture biologique étant gérées de façon extensive dans le cas du territoire de Mirecourt). De plus, les orthophotographies ne sont pas disponibles pour toutes les années. Les limites parcellaires peuvent être obtenues également à partir des relevés effectués pour la Politique Agricole Commune, ou bien à partir des plans cadastraux, avec un certain nombre de précautions (une parcelle agricole à un instant  $t$  peut résulter du regroupement de plusieurs parcelles cadastrales par exemple).

Malgré leur utilisation croissante (*e.g.* Acosta et al., 2005; Bach et al., 2006; Bélanger and Grenier, 2002; Feranec et al., 2010; Gimona et al., 2009), les images par satellite (type Corine Land Cover ou LandSat) présentent les mêmes inconvénients pour la description des occupations du sol. De plus, elles ne permettent pas de définir précisément les contours des différentes occupations du sol contrairement aux orthophotographies (Figure 5. 14). D'après l'Institut Français de l'Environnement (IFEN) qui délivre ces données en France, leur utilisation est pertinente pour des échelles supérieures ou égales à 1/100 000 à cause de leur résolution à 20 m.

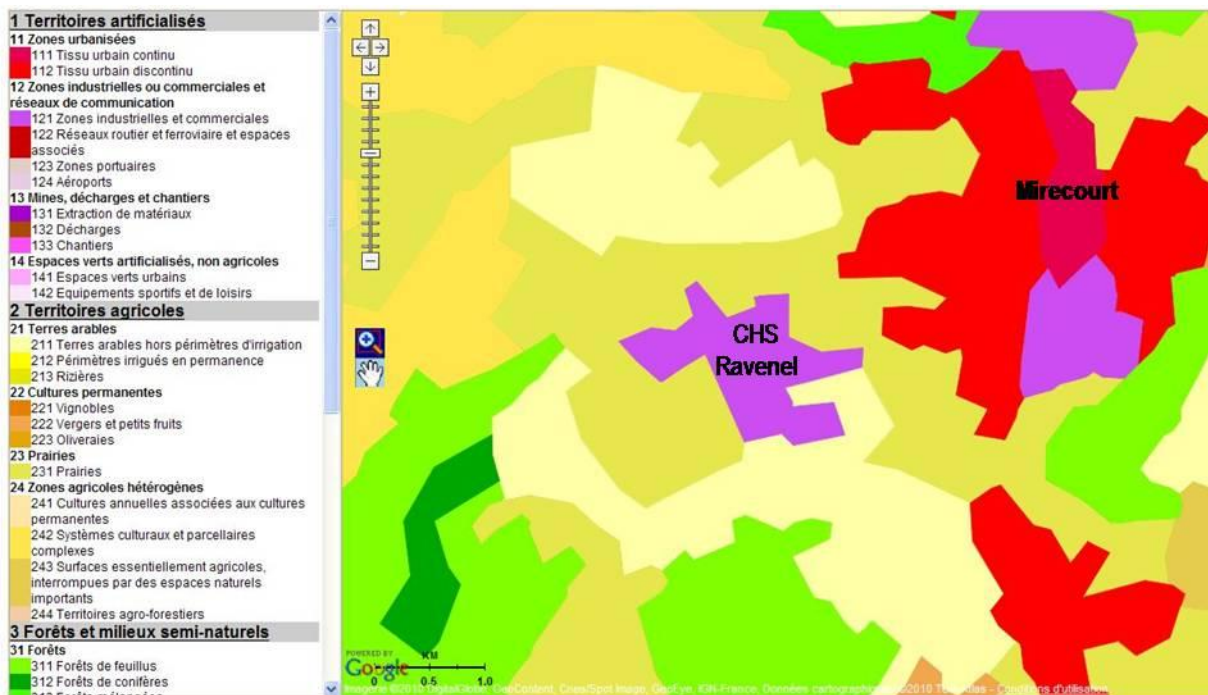


Figure 5. 14. Territoire étudié au cours de ma thèse vu par les données Corine Land Cover ([www.ifen.fr](http://www.ifen.fr)) - à comparer avec la Figure 5.4).

Enfin, les perturbations météorologiques (précipitations, nuages, ...) diminuent encore la qualité des images obtenues, que ce soit en images par satellite ou en orthophotographies. Le travail de spatialisation des occupations du sol peut donc être simplifié en regroupant certaines d'entre-elles mais la méthodologie à utiliser pour disposer de ces informations pour chacune des années

considérées demeure la réalisation d'enquêtes auprès des agriculteurs exploitant le territoire étudié. Depuis 2005, le Registre Parcellaire Graphique (RPG), version informatisée des déclarations PAC, est accessible mais sous certaines conditions notamment le secret statistique (Circulaire SG/CSI/C2007-0101 du 11 décembre 2007 éditée par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche). Si cette méthode permet un gain de temps, elle ne permet pas de considérer un recul supérieur à 2005. Les enquêtes restent donc de mise. Cette phase est certes chronophage mais aussi très riche en informations notamment sur les changements des parcellaires qui ont pu avoir lieu au cours de la période étudiée et qui ne seraient alors pas visibles sur les orthophotographies. Cette difficulté pour acquérir de telles données sur de grands territoires, sur une durée longue est sans doute un facteur expliquant l'absence de travaux menés à partir de trajectoires de parcelles sur un pas de temps annuel. Lorsque des grands territoires sont étudiés, les occupations du sol ne sont pas décrites et spatialisées précisément, et si l'échelle temporelle considérée est importante, seules quelques dates jalonnent cet intervalle de temps (*e.g.* Cousins, 2009; Ernoult, 2005).

J'ai également testé trois échelles spatiales pour décrire les caractéristiques de la mosaïque paysagère : 300 m, 700 m et 1500 m. Mes résultats indiquent que les trois échelles expliquent une part de la variabilité des données de diversité végétale (cortège floristique, compositions spécifiques et fonctionnelles). Je mets tout de même en évidence une tendance à l'augmentation de la part de variabilité expliquée par la trajectoire selon le paysage lorsque l'échelle spatiale augmente, sans que la part de variabilité expliquée globalement par l'ensemble des variables explicatives n'augmente. Cette augmentation peut être induite par l'accroissement du nombre et de la diversité des sources d'espèces végétales lorsque le rayon d'étude augmente (Hanski, 1999; Hanski and Ovaskainen, 2003; Rosenzweig, 1995).

## **4.2. Effets relatifs des caractéristiques du sol et des trajectoires de parcelles**

Mes résultats indiquent que les caractéristiques du sol considérées dans ma thèse (texture, profondeur et substratum) expliquent peu ou pas la variabilité du cortège floristique, de la composition spécifique ou de la composition fonctionnelle de la végétation relevée dans les parcelles. Ces caractéristiques n'expliquent à elles seules que 9 % de la variabilité du cortège floristique identifié entre les parcelles. Une caractérisation différente des sols, à partir de concentration en azote, en phosphore ou en potassium, aurait peut-être donné des résultats plus

significatifs tels que ceux obtenus dans d'autres travaux (Cousins, 2009; Critchley et al., 2002; Hopkins, 1986; Janssens et al., 1998). Cependant, ces travaux ne considéraient pas d'autres facteurs explicatifs que des facteurs édaphiques. Mon travail ne conclut pas que les caractéristiques du sol n'ont pas d'effet sur la diversité végétale mais que cet effet est négligeable en comparaison des effets des trajectoires des parcelles selon le paysage ou selon les pratiques. Ce faible pouvoir explicatif des propriétés du sol par rapport à l'effet de l'histoire de l'occupation du sol (sur la parcelle étudiée) a déjà été démontré sur la diversité végétale de prairies permanentes en Suède, le sol ayant pourtant été caractérisé par des résultats d'analyses physico-chimiques (Cousins et al., 2009).

La trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque du paysage (et ses interactions avec la trajectoire selon les pratiques et selon le sol) explique systématiquement la plus grande part de variabilité des différents jeux de données : le cortège floristique, la composition spécifique et la composition fonctionnelle de la végétation (28 %, 30 % et 41 % respectivement). J'obtiens une part de la variabilité de la composition spécifique expliquée par la trajectoire des parcelles selon le paysage équivalente à celle obtenue par Ernoult (2005) - 30 % - dans le cas de la végétation des prairies de la basse vallée de Seine. Ce travail n'intégrait cependant pas les pratiques agricoles comme facteurs explicatifs. Ceci peut refléter le rôle important que jouent les caractéristiques de la mosaïque paysagère pour la constitution du pool régional d'espèces (Gaujour et al. soumis; Rosenzweig, 1995) ainsi que pour la dispersion des semences de ces espèces (Gaujour et al., 2009; Geertsema et al., 2002; Rew and Cousins, 2001).

La trajectoire selon les pratiques (et ses interactions) explique une part plus faible de la variabilité, en particulier pour le cortège floristique. Ceci signifie que la trajectoire des pratiques telle que caractérisée dans ma thèse détermine peu la présence ou l'absence d'une espèce dans la parcelle. Par contre, cette trajectoire semble jouer davantage sur la composition spécifique et encore plus sur la composition fonctionnelle. Ceci vérifie les conclusions de l'une des synthèses bibliographiques du chapitre 1 (Gaujour et al., soumis-b) : les pratiques agricoles sélectionnent les espèces présentes en défavorisant (ou en favorisant) l'établissement et la survie de certaines d'entre-elles. Le faible rôle de cette trajectoire sur la présence ou l'absence d'espèces végétales peut également s'expliquer selon deux modalités : la première est une diversité très faible des pratiques agricoles mises en œuvre au cours des campagnes, d'où un état relativement stable de la végétation depuis que ces pratiques sont en place : c'est le cas de certaines prairies permanentes notamment, depuis la conversion à l'agriculture biologique de l'IE. La seconde modalité est inverse et concerne les parcelles pour lesquelles les pratiques sont diversifiées au sein d'une même campagne et entre les campagnes successives (cas plus souvent rencontré en champs cultivés). Cette diversité de pressions de

sélection, va influencer la proportion de chacune des espèces mais n'influencera pas le cortège floristique. Le plus fort pouvoir de cette trajectoire sur la composition fonctionnelle appuie cette hypothèse. La littérature internationale ne relate malheureusement pas de tels travaux effectués sur la diversité végétale à partir d'une caractérisation des successions de pratiques agricoles mises en œuvre ce qui limite la confrontation de mes résultats à d'autres obtenus dans d'autres conditions pédoclimatiques.

Mes résultats indiquent également que les interactions entre la trajectoire selon les pratiques et la trajectoire selon le paysage expliquent une part importante de variabilité des données, en particulier les données de composition fonctionnelle. Deux explications, non exclusives, peuvent être avancées à partir de ces résultats. La première est que les trajectoires des parcelles - selon le paysage et selon les pratiques - traduisent toutes les deux des pressions de sélection sur la végétation (Gaujour et al., soumis-b). Les pressions exercées par l'une et l'autre trajectoire ne sont pas totalement indépendantes et peuvent donc avoir des effets synergiques sur la végétation en favorisant ou en défavorisant davantage certains attributs fonctionnels. La figure 2 de la synthèse bibliographique - chapitre 1 - traduit certains de ces effets synergiques entre les pratiques agricoles et les caractéristiques du paysage. La seconde explication est le lien qui existe entre les pratiques agricoles et les caractéristiques du paysage. Les pratiques agricoles mises en œuvre dans un territoire structurent la mosaïque paysagère puisque j'ai décrit cette mosaïque à partir des occupations du sol, notamment agricoles. Cette structuration du paysage par les pratiques des agriculteurs est largement relatée dans la littérature et fut le sujet de plusieurs thèses de doctorat (*e.g.* Baudry and Thenail, 2004; Marie, 2009; Thenail, 1996).

Enfin, j'ai établi les trajectoires à partir des facteurs qui déterminent les diversités végétales des parcelles. Ces facteurs sont des pressions de sélection qui défavorisent les espèces selon leurs propriétés fonctionnelles. Cette sélection n'est pas dirigée contre des espèces particulières mais sur un cortège d'espèces partageant des attributs fonctionnels communs. En expliquant une part de variabilité plus grande sur la composition fonctionnelle (57 %) que sur le cortège floristique ou la composition spécifique (37 % à chaque fois), mes résultats confirment ces mécanismes de sélection sur des attributs et non directement sur des espèces précises. Mes résultats démontrent ainsi la nécessité de travailler avec une approche fonctionnelle plutôt qu'avec une approche taxonomique lorsqu'on souhaite expliquer l'état d'une végétation dans une parcelle agricole.

### **4.3. La prise en compte des trajectoires apporte-t-elle une plus-value?**

L'une des hypothèses de base que j'ai posée au début de ma thèse est que pour expliquer la végétation en place dans une parcelle, il est nécessaire de prendre en compte non pas les facteurs influents pour une seule année, mais la dynamique temporelle de ces facteurs sur une durée supérieure à 6 ou 7 ans. Cette durée doit permettre de tenir compte du différentiel de temps entre les modifications de ces pratiques et l'observation des modifications engendrées dans la végétation (*e.g.* Bakker and ter Heerdt, 2005) et ainsi d'améliorer la compréhension des processus menant à la végétation relevée, c'est-à-dire au pool local d'espèces. La végétation possède une "mémoire écologique" des conditions passées dont la persistance correspond au temps de réponse de la végétation à des changements du régime des perturbations (Bengtsson et al., 2003; Elmqvist et al., 2003; Peterson, 2002).

Mes résultats ne valident pas totalement cette hypothèse puisque j'obtiens une part de variabilité expliquée plus grande lorsque j'utilise non pas les trajectoires des parcelles sur 9 années, mais les valeurs des variables initiales pour la seule année des relevés, et cela pour les trois tableaux de diversité végétale : cortège floristique, composition spécifique et composition fonctionnelle. La différence est faible pour le cortège floristique (37 % et 41 % respectivement avec et sans les trajectoires) et la composition spécifique (37 % et 38 %). En revanche, la différence entre les deux partitions de variance est grande dans le cas de la composition fonctionnelle (57 % et 72 %). Cet accroissement de la part de variabilité expliquée s'est accompagné d'une division par deux de la part de variabilité expliquée par les variables caractérisant la mosaïque paysagère. D'autres travaux avaient déjà conclu à l'effet non significatif des caractéristiques paysagères mesurées ou calculées une année donnée sur la diversité végétale des prairies (Dauber et al., 2003; Marini et al., 2008; Weibull and Östman, 2003). En revanche, lorsque je conserve la trajectoire selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère, la part de variabilité expliquée globalement s'accroît faiblement jusqu'à 76 %, et surtout, la part expliquée par la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques paysagères s'élève à 43 % dont 15 % expliqués par la seule trajectoire. La trajectoire selon les pratiques ne semble donc pas apporter d'informations nécessaires à la détermination de la végétation en place. Les pratiques semblent exercer un effet très rapidement visible et quantifiable sur la végétation des parcelles. Ceci contredit les résultats de Bakker and ter Heerdt (2005) qui eux ne portaient que sur les prairies permanentes. Il serait donc intéressant de traiter les prairies permanentes et les champs cultivés séparément. Ainsi, je pourrais vérifier s'il existe ou non une différence entre ces deux types de parcelles quant à la partition de la variabilité de



la diversité végétale entre les deux groupes de facteurs, pratiques agricoles et trajectoire des parcelles selon le paysage.

L'effet des caractéristiques paysagères sur la diversité végétale apparaît comme étant un effet à moyen-terme, et non à court-terme. Ceci confirme le rôle de l'histoire paysagère de la parcelle sur la diversité végétale en place démontré dans d'autres travaux (*e.g.* Ernoult, 2005; Ernoult et al., 2006b; Le Coeur et al., 1997). Ce rôle n'est pas négligeable dans le cas de l'installation expérimentale de Mirecourt puisque la part de variabilité expliquée globalement lorsque je ne conserve dans l'analyse de partition de la variance que les conditions de sol et les pratiques se réduit à 61 % pour la composition fonctionnelle.

Compte-tenu de ces résultats, je fais l'hypothèse que les caractéristiques de la mosaïque paysagère qui entoure les parcelles jouent un rôle non pas immédiat mais à moyen- ou long-terme, en traduisant la diversité de sources d'espèces végétales dans le voisinage des parcelles et la connectivité entre ces sources et les parcelles étudiées. Ainsi, ces caractéristiques renseignent sur la richesse en espèces du pool régional puisque statistiquement, plus la diversité des sources est grande, plus la diversité des habitats est élevée et plus la richesse en espèces augmente (Rosenzweig, 1995). Ces espèces sont alors susceptibles d'être dispersées jusqu'aux parcelles agricoles avec une efficacité dépendante de la connectivité entre les sources et les parcelles. Ce flux d'espèces depuis ce pool jusqu'au centre des parcelles semble pouvoir se faire sur une distance d'au moins 1500 m au vu de mes résultats. Il peut être assuré naturellement par les animaux ou le vent (*e.g.* Benvenuti, 2007; Cain et al., 2000; Mouissie et al., 2005; Nathan, 2006; Nathan et al., 2008; Vittoz and Engler, 2007) et aussi par le matériel agricole (*e.g.* Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997). La gestion de la diversité végétale d'une exploitation agricole doit donc prendre en compte ce flux d'espèces végétales, notamment en identifiant les sources d'espèces et en favorisant (ou non) le flux de leurs semences vers les parcelles.

## 5. Conclusion

La littérature, "grise" ou internationale, est dépourvue de travaux interrogeant simultanément les effets de la dynamique des caractéristiques paysagères et celle des pratiques agricoles sur la diversité végétale des parcelles (y compris à l'échelle de l'exploitation agricole). Il existe quelques

travaux confrontant les deux groupes de facteurs (évalués à un instant  $t$ ) influençant la diversité végétale (relevée à ce même instant  $t$ ) - sans toutefois considérer ou contrôler l'ensemble des facteurs ayant une influence sur cette diversité (Dauber et al., 2003; Le Coeur et al., 1997; Marini et al., 2008; Weibull and Östman, 2003; Weibull et al., 2003). Ces travaux présentent des résultats hétérogènes quant à l'influence relative des deux groupes de facteurs. De plus, la comparaison de ces résultats est difficile puisque les caractéristiques paysagères mesurées ou calculées ne sont pas les mêmes et les éléments du paysage distingués sont différents.

Ce cinquième chapitre montre que la dynamique des facteurs n'est pas un élément négligeable pour comprendre la diversité végétale en place dans les parcelles, en particulier lorsqu'on étudie les caractéristiques de la mosaïque paysagère. La prise en compte des pratiques mises en œuvre sur les parcelles, des caractéristiques du sol et des trajectoires des parcelles selon ces caractéristiques paysagères, permettent alors d'expliquer plus des trois quarts de la variabilité de la composition fonctionnelle de la végétation des parcelles de l'installation expérimentale de Mirecourt. Il serait intéressant de décrire plus précisément l'influence de ces facteurs (trajectoire selon le paysage, pratiques agricoles et caractéristiques du sol) sur les différentes propriétés fonctionnelles (dissémination et masse des semences, stratégie de régénération, stratégie d'établissement, histoire de vie, forme de vie, type de stock semencier). Ainsi, il me semble qu'il serait possible, à partir de la détermination du pool régional d'espèces (voir méthodologie proposée par Dupré, 2000) dans le territoire de l'installation expérimentale de Mirecourt, de prévoir les compositions fonctionnelles et spécifiques des parcelles selon différents scénarios de gestion du territoire de l'IE. De la même façon, il peut s'avérer riche d'enseignements de distinguer le cas de prairies permanentes de celui des champs cultivés compte-tenu des différences de régime de perturbations auxquels ces types de parcelles sont soumis.

Enfin, il est aussi important d'accroître les connaissances sur les flux de semences qui s'opèrent dans un territoire agricole, à l'échelle d'une exploitation. Il manque à l'heure actuelle beaucoup de travaux quantifiés sur ces flux de semences au sein d'une exploitation agricole tels que ceux menés sur la dissémination des semences par les matériels de fauche (Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997). Quelques travaux ont été menés sur d'autres matériels mais uniquement en lien avec une dissémination intra-parcellaire (Bakker et al., 1996; Blanco-Moreno et al., 2004; Howard et al., 1993; Maxwell and Ghera, 1992). Des travaux sur la dissémination inter-parcellaire de semences doivent être conduits à l'échelle de l'exploitation agricole qui est l'échelle pertinente pour ce type de travail : les animaux parcourent les parcelles de cette seule exploitation, cas général dans la plaine des Vosges, et il en est souvent de même avec les engins agricoles, excepté sans doute pour certains engins de récolte tels que les moissonneuses-batteuses et les ensileuses dont l'amortissement

financier est le plus souvent géré en Coopérative d'Utilisation du Matériel Agricole (CUMA). La gestion de ces flux de semences pourrait sans doute permettre de mieux gérer la diversité végétale dans les parcelles de prairies permanentes et de champs cultivés.

Synthèse

*Les caractéristiques du sol introduites pour expliquer la variabilité de la diversité végétale dans les parcelles exercent une faible influence sur celle-ci. En revanche les trajectoires des parcelles jouent un rôle essentiel sur la détermination du cortège floristique, de la composition spécifique et de la composition fonctionnelle de la végétation.*

*Mes résultats indiquent que la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère explique une part de variabilité plus grande que la trajectoire des parcelles selon les pratiques pour les trois caractérisations de la diversité végétale.*

*Cependant, la part de variabilité expliquée est nettement supérieure lorsque je considère les pratiques sur la seule année à laquelle j'ai effectué les relevés floristiques et la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère. Le pourcentage de variabilité expliquée atteint 76 % pour la composition fonctionnelle.*

*La mosaïque paysagère agit sur la diversité végétale d'une parcelle en permettant l'arrivée d'une diversité plus ou moins importante d'espèces végétales. Cette dissémination pouvant nécessiter plusieurs années, entre la source et la parcelle, l'effet de la mosaïque paysagère est un effet à long-terme. En revanche, l'effet des pratiques agricoles est un effet à court terme puisque ces pratiques vont permettre ou non à ces espèces arrivées dans la parcelle de s'établir et/ou de survivre.*

*La description de la mosaïque paysagère doit être faite à partir des occupations du sol relativement précises : des regroupements peuvent tout de même être effectués pour des cultures ayant des périodes de végétation similaires (toutes les cultures d'hiver pures par exemple). Par contre, il paraît nécessaire, d'après mes résultats, de considérer différentes échelles spatiales pour établir ces caractérisations de la mosaïque paysagère (entre 300 et 1500 m de rayon).*



# Discussion générale





## Discussion générale

- Synthèse des résultats et validation des hypothèses initiales
- Pouvoir de l'agriculteur pour la gestion de la diversité végétale de ses parcelles
- Perspectives de recherche





J'ai discuté chacun de mes résultats dans les trois chapitres précédents. Je conclus ce mémoire en rappelant rapidement mes principaux résultats puis j'en fais l'intégration en discutant leurs apports : *i*) à l'objectif finalisé dans lequel s'inscrit ma thèse et *ii*) aux trois hypothèses de travail que j'ai posées en introduction de ce mémoire. Je traite dans une seconde partie des leviers d'action de l'agriculteur sur la diversité végétale des parcelles qu'il exploite. Enfin, j'expose à la fin de cette discussion, les travaux de recherche qui me semblent indispensables à mener pour satisfaire mon objectif finalisé.

Je rappelle que l'objectif finalisé dans lequel je m'inscris est d'apporter à l'agriculteur de l'aide à la gestion de son système de production, en me plaçant dans le cas d'un système économe en intrants qui valorise la diversité végétale pour ses services agronomiques. Je n'ai pas la prétention de détenir, à l'issue de ma thèse, *LA* gestion idéale, mais simplement d'apporter une quantification de l'effet des différents facteurs à prendre en compte. Comme l'indiquent les synthèses bibliographiques du premier chapitre, un très grand nombre de travaux scientifiques ont démontré l'effet de tel ou tel facteur sur la diversité végétale, mais sans considérer ou contrôler les autres facteurs (Gaujour et al., soumis-b). Une des originalités de mon travail de thèse fut de considérer l'ensemble de ces facteurs dans un cas concret qu'est celui de l'installation expérimentale de Mirecourt, dont les systèmes de production sont convertis à l'agriculture biologique - extensive - depuis 2004.

Les trois hypothèses de travail que j'ai posées au début de mon mémoire sont les suivantes :

- 1) L'échelle spatiale pertinente à prendre en compte pour expliquer la diversité végétale des parcelles agricoles est l'exploitation agricole.
- 2) La compréhension de la diversité végétale des parcelles agricoles est meilleure si on considère la dynamique temporelle des différents facteurs en caractérisant la trajectoire des parcelles selon ces facteurs.
- 3) Pour mieux comprendre les processus déterminant la diversité végétale, il faut mener de front une étude sous une approche taxonomique et sous une approche fonctionnelle.

---

# 1. Synthèse des résultats et validation des hypothèses initiales

## 1.1. Synthèse des résultats obtenus

J'ai répondu à mes deux objectifs de thèse, d'une part, en déterminant si les interchamps et le stock semencier peuvent être des sources potentielles d'espèces pour le centre des parcelles et d'autre part, en quantifiant l'influence relative des deux types de trajectoires de parcelles relatifs aux pratiques agricoles ou à la mosaïque paysagère sur leur diversité végétale. J'ai démontré dans le cas de l'installation expérimentale de l'INRA ASTER Mirecourt que les deux compartiments testés, stock semencier et interchamps, ne constituent pas des sources d'espèces potentielles pour le centre des parcelles. Ces deux compartiments contiennent des espèces végétales non identifiées dans les centres des parcelles, qui ne possèdent pas les caractéristiques biologiques pour s'y installer et/ou y survivre. Seul le Pâturin annuel (*Poa annua*) présent dans les interchamps semble pouvoir résister aux stress et perturbations mises en œuvre dans les parcelles cultivées et donc s'y implanter. En revanche, ces deux compartiments sont de très bons refuges pour une grande partie des espèces du centre des parcelles, et particulièrement pour les espèces prairiales. Dans le cas des espèces adventices des champs cultivés, je fais l'hypothèse que les interchamps fonctionnent plus comme des puits d'espèces, au vu de mes résultats et des abondances de ces espèces au centre et dans les interchamps.

Les différences taxonomiques et fonctionnelles entre les interchamps et le centre des prairies permanentes m'ont conduit à identifier la structure du gradient de végétation entre ces deux compartiments, par une approche fonctionnelle uniquement. J'ai démontré, à partir de 11 gradients, un effet significatif du type d'interchamps sur les proportions d'espèces produisant des semences relativement lourdes. J'ai également démontré que le gradient a une faible ampleur puisque pour la majorité des propriétés fonctionnelles touchées par ce gradient, son étendue ne dépasse pas 2 m. Cette distance est légèrement plus faible que les données disponibles dans la littérature (entre 3 et 8 m - Luczaj and Sadowska, 1997; Piessens et al., 2006; Piessens et al., 2005).

Enfin, j'ai démontré que la diversité végétale des parcelles agricoles d'une même exploitation, à une date  $t$ , s'explique mieux en considérant : *i*) la trajectoire des parcelles, sur 9 années, selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère qui les entoure (à 300, 700 et 1500 m) et *ii*) les pratiques agricoles mises en œuvre durant la campagne correspondante à cette date  $t$ . En adoptant une caractérisation fonctionnelle de la diversité végétale, cette méthodologie permet d'expliquer jusqu'à 76 % de la variabilité de la diversité végétale en place au centre des parcelles.

## 1.2. Validation des hypothèses initiales

### 1.2.1. La pertinence de l'échelle de l'exploitation agricole

Pour aider l'agriculteur à gérer la diversité végétale des parcelles qu'il exploite, l'exploitation agricole est l'une des échelles pertinentes. C'est notamment cette échelle qui est considérée dans le projet CASDAR "IBIS" (Compte d'Affectations Spéciales pour le Développement Agricole et rural "Intégrer la Biodiversité dans les Systèmes d'exploitations agricoles") dont l'objectif était de mettre en place une méthodologie permettant un diagnostic de l'état de la biodiversité sur des exploitations agricoles ainsi qu'un référentiel de pratiques et d'aménagements (Cervek, 2009; Lesage et al., 2009). Cependant, mon travail n'avait pas l'ambition de démontrer la pertinence de cette échelle spatiale. En revanche, il apporte un certain nombre d'éléments justifiant, *a posteriori*, la prise en compte de cette échelle.

Les résultats décrits dans le chapitre 5 montrent que les caractéristiques de la mosaïque paysagère participent à la détermination de la diversité végétale des parcelles. La gestion de la végétation dans une parcelle donnée dépend donc des parcelles qui l'entourent, et ainsi d'une partie plus ou moins importante de l'exploitation, selon le type de parcellaire, groupé ou dispersé. Les pratiques agricoles ont aussi un fort impact sur la diversité végétale (Chapitre 5), que ce soit sur le cortège floristique, la composition spécifique ou la composition fonctionnelle. La diversité végétale des parcelles d'une exploitation est donc fortement dépendante des pratiques qui sont mises en œuvre sur ces parcelles. La diversité des pratiques mises en œuvre a pour objectif la cohérence globale de l'exploitation. Dans l'objectif finalisé qui est le mien, il ne serait pas pertinent d'utiliser une échelle parcellaire, qui ne prendrait alors pas en compte cette diversité des pratiques mises en œuvre sur l'exploitation. Pour améliorer l'aide à la gestion de la diversité végétale par un agriculteur, il faut certes identifier les relations entre les pratiques et la diversité végétale (Gaujour et al., soumis-b) mais surtout comprendre les raisons de la mise en œuvre de ces pratiques sur les parcelles. La modification d'une pratique quelconque dans une parcelle donnée aura inévitablement des répercussions, à plus ou moins long terme, sur les activités de l'agriculteur et potentiellement sur la diversité végétale des autres parcelles (Brunschwig et al., 2006; Fleury et al., 1996; Josien et al., 1994; Morlon and Benoît, 1990; Mottet et al., 2006; Tichit et al., 2008). Par exemple, le pâturage est commencé dans une parcelle pour des raisons d'abondance d'herbe, de portance, mais aussi en prévoyant les pratiques qui devront avoir lieu sur cette même parcelle quelques semaines ou mois plus tard (épandage de lisier, fauche, ensilage, ...). Gérer le flux de semences généré par les animaux, les épandages de fertilisants

organiques ou le matériel agricole souillé implique inévitablement une réflexion sur l'ensemble des pratiques mises en œuvre sur l'exploitation. L'exploitation agricole est donc bien l'une des entités de gestion du point de vue de l'agriculteur (Joannon et al., 2005).

Dans mon travail de thèse, j'ai considéré le territoire de l'exploitation agricole comme une mosaïque d'occupations du sol. Le parcellaire de l'exploitation fait partie intégrante de ce territoire et donc de cette mosaïque. J'ai choisi de représenter l'exploitation agricole comme un ensemble de parcelles et d'interchamps. Mais je n'ai pas spatialisé véritablement ces parcelles. Je n'ai pas pris en compte la distance entre ces parcelles, ni leur éloignement du siège de l'exploitation, ni même leur facilité d'accès. J'ai fait le choix de simplifier cette réalité complexe qu'est le territoire d'une exploitation agricole en faisant simplement une représentation a-spatiale.

Les agronomes et les zootechniciens ont établi d'autres entités de gestion intermédiaires à la parcelle et au territoire de l'exploitation. La définition spatiale de ces entités repose sur les usages mis en œuvre par l'agriculteur sur son parcellaire en fonction d'objectifs et de contraintes spécifiques à son système de production (Joannon et al., 2005). Ces entités de gestion peuvent être fondées sur des similarités d'usage telles que les lots de culture (Aubry, 2000) ou les blocs de culture (Aubry et al., 1998). Un lot de culture est l'ensemble des parcelles soumises au même itinéraire technique durant tout le cycle cultural. Un bloc de culture est constitué par l'ensemble des parcelles d'une exploitation agricole sur lequel la même succession culturale (Sébillotte, 1990) est appliquée.

Ces entités de gestion peuvent également être basées sur des proximités entre parcelles telles que les blocs de parcelles (Joannon et al., 2005). Il s'agit d'ensembles de parcelles proches, séparées des autres par des obstacles majeurs tels qu'une route, une rivière ou tout autre élément qui sera perçu comme un obstacle majeur par l'agriculteur.

Contrairement à la représentation de l'exploitation que j'ai considérée dans ma thèse, ces représentations tiennent compte de la spatialisation des activités agricoles. Mais dans le cas de ma thèse comme dans ces représentations intermédiaires entre la parcelle et le territoire de l'exploitation agricole, c'est bien la prise en compte des usages cohérents des parcelles qui guide le découpage du territoire en entités.

## 1.2.2. Les trajectoires de parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère sont à prendre en compte

Compte tenu du temps de latence qui sépare les changements de pratiques agricoles et la manifestation de ces changements dans la végétation (Albrecht, 2005; Bakker and ter Heerd, 2005; Hyvönen et al., 2003; Ozinga et al., 2007; Tiesca et al., 2001; Wardle, 1999), j'ai fait l'hypothèse que pour expliquer correctement la diversité végétale d'une parcelle agricole, il est important de prendre en compte les trajectoires des parcelles. J'ai distingué deux types de trajectoires : la trajectoire selon les pratiques agricoles et la trajectoire selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère. Le chapitre 5 indique clairement que dans le cas étudié, à partir de trajectoires caractérisées sur les 9 années qui précèdent les relevés floristiques, seule la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère apporte une part supplémentaire d'explication à l'état de la diversité végétale en place au centre des parcelles. En ce qui concerne les pratiques

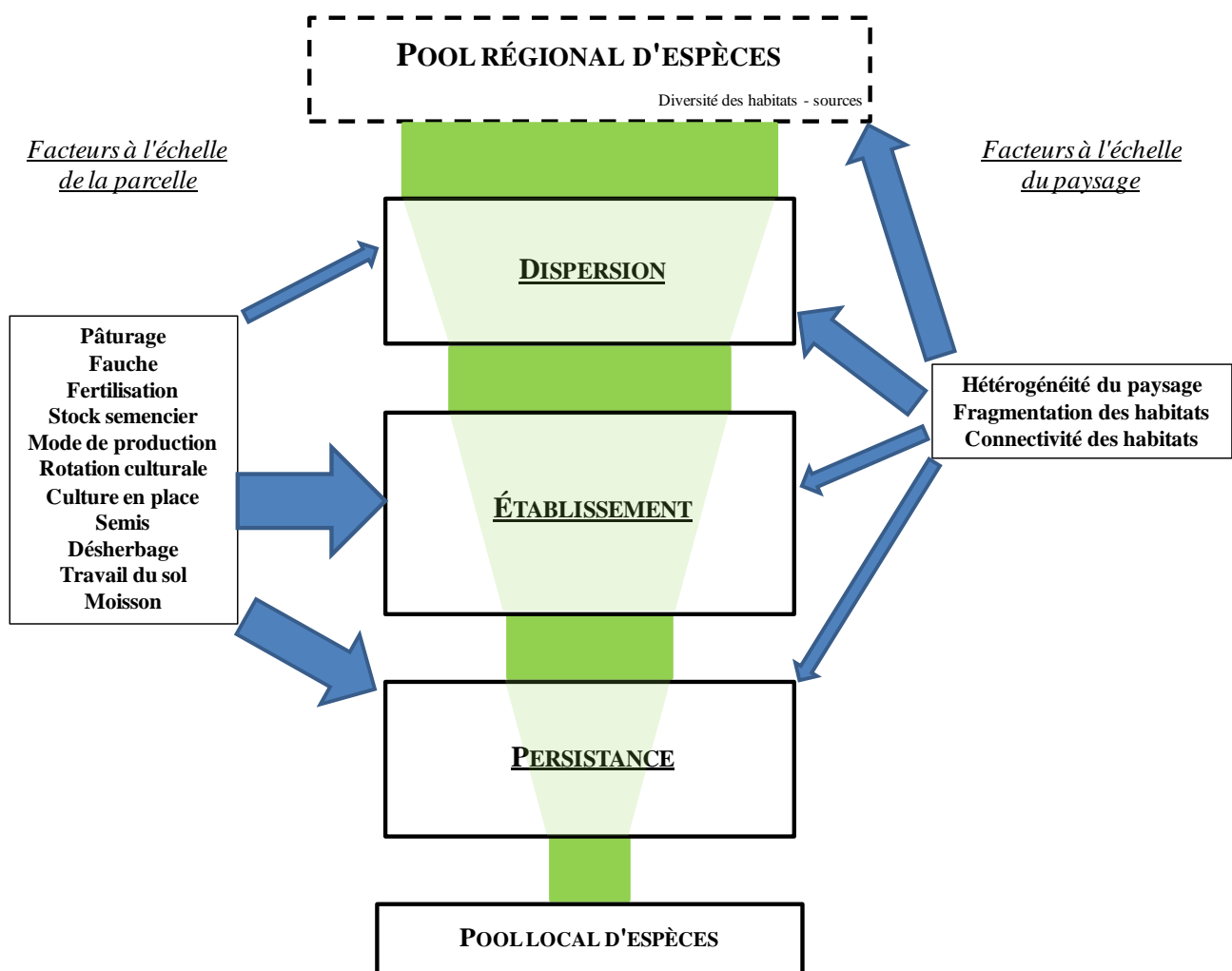


Figure 6. 1. Modèle conceptuel liant les trois challenges écologiques, pour la diversité végétale des parcelles agricoles, et les facteurs influençant cette diversité. La largeur des flèches reflète l'effet des deux groupes de facteurs sur les différents challenges.

agricoles, la prise en compte des pratiques durant la campagne au cours de laquelle les relevés sont réalisés est plus explicative que la trajectoire des parcelles selon ces pratiques. Mon hypothèse est donc vérifiée pour moitié.

Je fais l'hypothèse que les pratiques ont une influence à court terme alors que les caractéristiques paysagères influencent la diversité végétale à plus long-terme. Les pratiques constituent un filtre environnemental qui agit essentiellement sur cette diversité en sélectionnant les espèces végétales parmi celles qui sont établies dans la parcelle (Gaujour et al., soumis-b). La mosaïque paysagère quant à elle constitue d'abord une mosaïque de sources d'espèces végétales (les autres parcelles agricoles par exemple) (Forman and Godron, 1981; Rosenzweig, 1995) puis un filtre sur la dissémination de certaines de ces espèces (Eriksson et al., 1995; Eriksson, 1996; Pacha and Petit, 2008; Piessens et al., 2005; Piessens et al., 2004). La mosaïque paysagère agit donc plus en amont des pratiques agricoles dans la succession des différents challenges écologiques menant à la diversité végétale observée au centre d'une parcelle à partir du pool régional d'espèces (Figure 6. 1). L'expression de ce pool d'espèces dans l'une des parcelles peut être longue du fait d'un temps de dissémination parfois important. C'est l'une des hypothèses que j'avance pour expliquer l'intérêt d'intégrer la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère dans les facteurs expliquant la diversité végétale.

### **1.2.3. Les bénéfices d'une description fonctionnelle de la diversité végétale**

Les chapitres 3 et 5 montrent bien l'intérêt que présente l'approche fonctionnelle en comparaison de l'approche taxonomique classique. Une telle approche m'a permis d'infirmer le rôle potentiel des interchamps et du stock semencier comme sources d'espèces pour le centre des parcelles. Une approche uniquement taxonomique m'aurait conduit à déclarer ces deux compartiments comme des sources potentielles pour les espèces qui leur sont spécifiques. Or, la caractérisation fonctionnelle de ces végétations a montré que ces espèces n'étaient pas adaptées biologiquement aux régimes de perturbations en place dans les parcelles. Les deux approches sont donc complémentaires.

Dans le chapitre 5, la part de variabilité de la diversité végétale expliquée par les différents facteurs est nettement plus élevée lorsque je considère la composition fonctionnelle (76 %) par rapport à la composition taxonomique ou le cortège floristique (38 % et 41 % respectivement).

Les facteurs que j'ai retenus dans mon travail de thèse, à l'échelle de la parcelle et à l'échelle du paysage, sont issus de recherches bibliographiques précises, décrivant certes l'effet de chaque facteur

sur la diversité végétale, mais aussi les processus écologiques expliquant ces effets. Ces facteurs ne sont donc pas de simples indicateurs de diversité mais bien des effecteurs ("drivers") de cette diversité. Si les indicateurs ne sont pas systématiquement basés sur les liens de causalité (Devillers et al., 2005), les facteurs que j'ai considérés le sont. C'est pourquoi l'approche fonctionnelle donne des résultats supérieurs (chapitre 5) à l'approche taxonomique en termes de variabilité de la diversité végétale expliquée. L'approche fonctionnelle est basée sur les processus écologiques expliquant qu'une plante est ou non adaptée aux conditions de milieu. Les différents filtres environnementaux constitués par les différents facteurs n'agissent pas sur les espèces mais bien sur ces caractéristiques biologiques des plantes (Diaz et al., 1998; Diaz et al., 1999; Keddy, 1992; Lavorel and Garnier, 2002; Woodward and Diament, 1991). Par exemple, si une pratique défavorise les espèces de légumineuses - les apports d'ammonitrate par exemple (van Elsen, 2000) - la proportion globale de légumineuses dans la parcelle va diminuer mais la diminution ne touchera pas une espèce en particulier, mais bien un ensemble d'espèces indépendamment de leur nom.

L'approche fonctionnelle a un autre avantage en permettant de comparer des résultats obtenus avec des communautés végétales composées d'espèces totalement différentes. Pour reprendre le même exemple que précédemment, les apports d'ammonitrate défavorisent les légumineuses des climats tempérés (*e.g. Trifolium repens*) comme celles des climats tropicaux (*e.g. espèces du genre Vigna*). Une telle approche donne de la généralité aux résultats obtenus. Je fais donc l'hypothèse que mes résultats du chapitre 5, quant à la part de variabilité globale expliquée, demeurent valables pour d'autres systèmes de production. Par contre, il est possible que la part de chaque groupe de facteurs diffère.

## **2. Les leviers d'action de l'agriculteur pour gérer la diversité végétale des parcelles qu'il exploite**

Les résultats du chapitre 5 indiquent que les pratiques mises en œuvre par l'agriculteur dans ses parcelles expliquent une large part de la diversité végétale en place, que ce soit en champs cultivés ou en prairies permanentes. Cette part est même supérieure à 50 % (58 %) si la diversité végétale est décrite suivant sa composition fonctionnelle. L'agriculteur dispose donc de leviers d'action efficaces pour gérer cette diversité végétale : ces leviers sont les pratiques qu'il met en œuvre dans ses parcelles.

J'ai considéré dans ma thèse les pratiques qui ont été étudiées dans la littérature internationale et qui impactent la diversité végétale des parcelles de prairies permanentes ou de champs cultivés. Cependant, la multitude de pratiques agricoles existantes n'est pas (ou est peu) relatée dans la bibliographie quant à leurs effets sur cette diversité végétale. Parmi ces pratiques, je citerai la lutte biologique, l'absence d'épandage de produits phytosanitaires dans les bords de parcelles, la gestion de l'irrigation (drainage, irrigation des cultures), l'association des arbres et des cultures ou prairies (prés-vergers ou agro-foresterie ou implantation de taillis à courte durée dans la rotation) (Arnault et al., 2009). La faible occurrence de ces pratiques n'a sans doute pas encore permis de mener des travaux conséquents sur leur impact sur la diversité végétale.

Grâce à ses pratiques agricoles, l'agriculteur peut modifier la flore en place mais seulement dans une certaine mesure. En effet, les pratiques n'agissent que sur le pool parcellaire d'espèces, c'est-à-dire l'ensemble des espèces présentes dans la parcelle : végétation en place, stock semencier et bordure de la parcelle. Volontairement, l'agriculteur peut, en partie, gérer cette diversité végétale contenue dans sa parcelle en adaptant ses pratiques. Par contre, il ne peut gérer seul le pool régional d'espèces du fait du partage du territoire avec de multiples acteurs (autres agriculteurs, Direction Départementale de l'Équipement, Office National des Forêts, Communes, Communautés de Communes ...). Le pouvoir de l'agriculteur sur la diversité végétale de ses parcelles est donc grand mais pas total. Il s'agit alors de traiter cette gestion collective de l'aménagement du territoire en considérant les objectifs et les contraintes de chaque acteur partageant ce territoire (Joannon et al., 2006; Lherbiveau et al., 2007; Souchère et al., 2005).

Les deux synthèses bibliographiques du premier chapitre indiquent quels sont les effets des différentes pratiques sur la diversité végétale des parcelles. Ces effets, mis en évidence dans la littérature, portent souvent sur des groupes fonctionnels d'espèces et non sur des espèces particulières. Ceci complique donc la prise de décision pour l'agriculteur dont l'expertise est, le plus souvent, basée sur des espèces précises. Il est donc important que le lien entre ces groupes fonctionnels d'espèces et leur(s) intérêt(s) ou inconvénient(s) agronomique(s) soit développé.

Enfin, cette prise de décision va dépendre des objectifs fixés par l'agriculteur pour une parcelle donnée à une date donnée. Ces objectifs devront être hiérarchisés avant de mettre en place la réflexion sur les pratiques à mettre en œuvre afin d'atteindre ces objectifs.



### 3. Les perspectives de recherche

À l'issue de mon travail de thèse, je perçois trois grandes thématiques qui me semblent encore peu traitées et qui sont pourtant indispensables pour fournir une aide à la décision efficace et pertinente à l'agriculteur qui souhaite changer l'orientation de son système de production vers un système adapté aux conditions de son milieu. La première thématique concerne l'amélioration de la prise en compte et de la définition des trajectoires de parcelles dans les travaux reliant les facteurs qui influencent la biodiversité (animale et végétale) des territoires agricoles et les effets sur cette biodiversité. La seconde thématique est le développement de travaux sur le lien entre la diversité biologique (caractérisée selon des approches taxonomiques et fonctionnelles) installée dans les territoires agricoles et les services réellement rendus par cette diversité à la production agricole. Cette thématique doit également contenir des travaux sur les pratiques à mettre en œuvre pour favoriser ces relations bénéfiques à la production agricole. Enfin, la troisième thématique, qui découle de la précédente, concerne spécifiquement l'évaluation des flux d'espèces végétales au sein du territoire d'une exploitation agricole. Mes résultats laissent supposer que la gestion de la diversité végétale doit passer par une gestion de ces flux. Les travaux sur la dissémination des espèces par les activités agricoles sont encore cantonnés, pour la plupart, à des disséminations intraparcellaires.

#### 3.1. Prise en compte et définition des trajectoires de parcelles

Le chapitre 5 de ma thèse montre l'intérêt de considérer la trajectoire des parcelles, au moins selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère, pour expliquer et comprendre l'état de la diversité végétale des parcelles. Je n'ai trouvé aucune étude caractérisant des trajectoires de parcelles à partir de variables mesurées sur des pas de temps courts. J'ai utilisé des méthodes statistiques dont l'utilisation en écologie se développe mais qui sont totalement absentes en agronomie, ou en agronomie des territoires (*e.g.* Lardon et al., 2001) ou même en écologie du paysage. Il est donc, à mon sens, indispensable de développer ces méthodes statistiques et leur utilisation pour permettre de caractériser ces trajectoires de parcelles en faisant apparaître les différences entre parcelles d'un même territoire. Les caractéristiques de ces trajectoires seraient utilisables pour tenter d'expliquer les niveaux de diversité végétale et/ou animale de parcelles ou de territoires agricoles. Elles pourraient également être utilisées pour expliquer la qualité des eaux issues de ces parcelles : la rémanence des produits phytosanitaires dans le sol entraîne, d'une part, un décalage temporel entre l'épandage des

produits et leur détection dans ces eaux, et d'autre part, une détection encore positive plusieurs années après l'arrêt de ces épandages. Ces caractéristiques des trajectoires seraient aussi utilisables pour comprendre les niveaux de productivité agricole des parcelles ou des blocs de culture (Aubry et al., 1998).

L'étude de ces trajectoires de parcelles implique une réflexion préliminaire sur la prise en compte du temps (*i.e.* la dynamique des variables étudiées) au cours duquel se construit la trajectoire, et aussi sur la prise en compte de la répartition spatiale de ces trajectoires dans l'espace. Dans ma thèse, je me suis centré uniquement sur la dimension temporelle.

Il existe plusieurs méthodes statistiques permettant d'établir ces trajectoires. Ces méthodes se distinguent notamment par le nombre de facteurs qui peuvent être considérés. Elles sont essentiellement basées sur des techniques d'analyses multivariées et sur des modèles stochastiques visant à reconnaître des régularités dans le temps et/ou dans l'espace d'un ou plusieurs facteurs. Voici quelques unes de ces méthodes (sans ambition d'exhaustivité) :

La caractérisation de trajectoires à partir d'un seul facteur peut être réalisée à partir de la modélisation stochastique par modèles de Markov cachés d'ordre 2 (Lazrak et al., 2010; Le Ber et al., 2006; Mari and Le Ber, 2006). À partir des occupations du sol d'un territoire continu, cette modélisation permet notamment de reconnaître des régularités temporelles, telles que les successions culturales. Ces régularités peuvent ensuite être spatialisées. L'utilisation de ces méthodes devient complexe voire infaisable lorsque le territoire étudié est discontinu comme c'est le cas des exploitations agricoles dont le parcellaire est morcelé (Morlon, 2005). En effet, cette méthode nécessite que tous les éléments contenus dans le territoire étudié soient renseignés. Or, dans le cas du territoire d'une exploitation agricole donnée, les renseignements sur les parcelles n'appartenant pas à l'exploitation étudiée ne sont pas toujours connus.

Lorsqu'on considère plusieurs facteurs, différentes méthodes sont possibles : en analyse de données dites évolutives, les principales analyses sont la méthode STATIS (struturation de tableaux à trois indices de la statistique) (*e.g.* Chaya et al., 2004; Dazy and Le Barzic, 1996), l'analyse factorielle multiple et la double analyse en composantes principales (Dazy and Le Barzic, 1996). Excepté la méthode STATIS, ces méthodes statistiques sont basées sur un seul tableau de données. Or, comme dans le cas de ma thèse, l'analyse de ces trajectoires peut être faite sur de multiples tableaux. Les méthodes d'analyse de ces tableaux multiples sont dites méthodes k-tableaux (Blanc, 2000; Dray and Dufour, 2007; Escofier and Pages, 1994). Parmi elles, la plus utilisée est la méthode STATIS qui se décline ensuite selon les jeux de données dont on dispose : l'analyse triadique partielle, l'analyse factorielle multiple pour k-tableaux, l'analyse factorielle des correspondances selon Foucart, l'analyse de co-inertie multiple (Dray and Dufour, 2007).

Toutes ces méthodes permettent de caractériser des trajectoires qui peuvent ensuite être spatialisées à partir de logiciels dédiés. Cependant, la mise en œuvre de ces méthodes est très vite confrontée à la manipulation de données hétérogènes telles que celles présentées dans ma thèse. La trajectoire peut être bâtie à partir de variables quantitatives, discrètes ou continues, ou de variables qualitatives, ordonnées ou non, et plus couramment sur un mélange de tous ces types de variables. Cette extraction de connaissances à partir de telles variables hétérogènes constitue un champ de recherche à part entière, en particulier pour les informaticiens et les statisticiens qui illustrent généralement leurs méthodes à partir de jeux de données complets constitués uniquement de variables quantitatives (*e.g.* Blanc, 2000).

Un travail supplémentaire est également à mener pour identifier la durée optimale à considérer pour caractériser ces trajectoires, en particulier en faisant le lien avec l'objet étudié, que ce soit la diversité végétale ou bien la productivité de la parcelle. Cette durée ne sera donc pas identique pour tous les objets. En revanche, la méthode permettant de la déterminer pourra être générique.

### **3.2. Relations entre la diversité biologique des parcelles agricoles et les services agronomiques de cette diversité**

Les écologues et les agronomes n'utilisent pas les mêmes approches pour caractériser la diversité végétale : les écologues utilisent maintenant les approches par les traits ou propriétés fonctionnelles alors que les agronomes ont toujours recours aux caractéristiques taxonomiques de la végétation pour établir une expertise quant à l'impact de ces espèces sur la production. Or la liaison entre l'approche fonctionnelle de l'écologue et l'approche souvent taxonomique de l'agronome est encore peu étudiée et publiée. Les principaux travaux sur le lien entre les caractéristiques fonctionnelles et les services écosystémiques rendus par la diversité végétale concernent les écosystèmes prairiaux (Diaz and Cabido, 2001; Diaz et al., 2007a; McIntyre, 2008; McIntyre and Lavorel, 2007). De tels travaux doivent aussi être menés dans les agrosystèmes cultivés puisqu'ils sont les plus artificialisés. En effet, ces agrosystèmes reçoivent de grandes quantités d'intrants manufacturés tels que les produits phytosanitaires ou encore les engrais minéraux. Ce sont donc ces agrosystèmes qui seront les plus perturbés par la restriction à venir de l'utilisation de ces intrants. Ces agrosystèmes sont donc les plus complexes à adapter au milieu.

De nombreux services agronomiques sont attribués à la biodiversité des territoires agricoles (Le Roux et al., 2008). Cependant, peu de travaux traitent des pratiques à mettre en œuvre pour favoriser cette relation entre la biodiversité et la production agricole. Il est évident que l'itinéraire technique

favorisant cette relation est spécifique du territoire concerné et ne peut être généralisé. Cependant, la méthode qui permet de définir cet itinéraire technique est quant à elle généralisable. Sa mise au point nécessite en amont de vérifier la réalité de ces services agronomiques et d'identifier quels sont les moyens à mettre en œuvre, dans quelques sites d'études, pour les favoriser durablement.

### **3.3. Évaluation des flux d'espèces et de leurs vecteurs dans le territoire d'une exploitation agricole**

La synthèse bibliographique sur les facteurs influençant la diversité végétale des champs cultivés, présentée dans le premier chapitre, a mis en évidence un manque de travaux sur l'évaluation des flux d'espèces et des vecteurs mobilisés dans un territoire agricole. La gestion de ces flux est pourtant une des clés de la gestion de la végétation des parcelles.

J'ai relevé de nombreuses études sur les disséminations intra-parcellaires d'espèces, par le travail du sol des champs cultivés (Conn, 2006; Marshall and Brain, 1999; Mohler et al., 2006) ou la moisson (*e.g.* Bakker et al., 1996; Howard et al., 1993), mais les disséminations inter-parcelles ne sont analysées, à ma connaissance, que dans le seul cas du transport de semences par les outils de fauches (Strykstra et al., 1996; Strykstra et al., 1997). Le cas des flux de semences dans les fertilisants organiques est également traité (Menalled et al., 2005; Pleasant and Schlather, 1994) mais seulement en identifiant et en comptabilisant les semences apportées par différents types de fertilisants, ayant subi différents traitements. De tels travaux devraient être menés à l'échelle d'une exploitation (ou plus largement dans le cas d'importation de paille, d'aliments, de matériel, *etc*) en identifiant l'origine des semences retrouvées dans ces fertilisants. Il peut s'agir de semences contenues dans la paille ayant servi pour la litière des animaux, de semences provenant de l'alimentation des animaux qui les ont rejetées dans leurs fécès, ou encore des semences issues de la pluie de semences. L'identification de ces flux doit permettre ensuite d'identifier les pratiques à mettre en œuvre pour limiter ces flux (ou les favoriser si la volonté est d'accroître la diversité végétale d'une parcelle). Il peut s'agir de traiter les fertilisants, en les compostant (Larney and Blackshaw, 2003), de limiter la quantité de semences apportées par la paille (installation de récupérateur de menue pailles sur les moissonneuses-batteuses), ou encore de gérer l'épandage des fumiers en fonction de leur teneur supposée en semences. La gestion du pâturage doit également être réfléchi, en partie, à partir des conséquences potentielles sur la dissémination d'espèces *via* les fécès. Les semences de *Rumex obtusifolius* par exemple résistent au passage dans le tube digestif des bovins (Sarapatka et al., 1993) et peuvent donc

être disséminées dans une parcelle lors du pâturage des animaux qui en auraient ingéré avec un fourrage sec par exemple.

Une exploitation comporte souvent de nombreux matériels qui sont tous de potentiels vecteurs de semences ou de rhizomes. C'est le cas des outils de travail du sol qui quittent une parcelle avec très souvent des résidus de terre (exemple des herbes rotatives sur lesquelles des quantités de terre importantes se déposent ... et retombent au sol dans la parcelle suivante). Les semences de cultures peuvent également être souillées (Chauvel, com.pers.).

Je fais l'hypothèse que ces flux de semences générés par les activités agricoles concernent des densités plus faibles que la pluie de semences "non anthropique" (*i.e.* dissémination par le vent ou les animaux sauvages). Cependant, ils peuvent engendrer des problèmes conséquents sur la production agricole, en particulier lorsque des espèces difficilement gérables par des techniques bas intrants sont dispersées. Les espèces très contraignantes vont être les espèces qui produisent une très grande quantité de semences, telle *Rumex obtusifolius*, et qui sont à l'origine de concurrences fortes avec la culture pour les éléments minéraux, l'eau et la lumière. C'est le cas typique des plantes envahissantes telles que *Ambrosia artemisiifolia*, originaire d'Amérique du nord. Cette composée, en plus d'avoir un pouvoir allergène très élevé (Fumanal, 2007), a envahi les parcelles cultivées de la vallée du Rhône et du sud de la Bourgogne. L'arrivée récente de cette espèce dans certaines parcelles agricoles serait due soit à des semences de tournesol souillées (Figure 6. 2), soit à des moissonneuses-batteuses non



Figure 6. 2. Plant d'*Ambrosia artemisiifolia* et plant de tournesol se développant côte à côte sur un bord de route dans la Nièvre (Bourgogne).

nettoyées. Les conséquences agricoles sont souvent dévastatrices (Figure 6. 3). La parcelle de tournesol photographiée ici n'a pu être récoltée et a été détruite au broyeur.



Figure 6. 3. Champ de tournesol envahi par *Ambrosia artemisiifolia* dans la Nièvre (Bourgogne).

L'exemple de cette espèce envahissante démontre bien l'intérêt de gérer les flux d'espèces végétales dans un territoire agricole, en particulier ceux qui utilisent les activités agricoles comme vecteurs de dissémination. Les conséquences agronomiques, économiques et écologiques sont, à mon sens, suffisamment graves pour que des travaux soient menés de façon à connaître ces flux et permettre ensuite de les gérer.

Il existe de nombreux travaux visant à modéliser les flux de gènes dans les territoires agricoles, notamment les gènes issus d'organismes génétiquement modifiés (Arnaud et al., 2003; Colbach et al., 2010; Colbach et al., 2004; Sester et al., 2008; Tricault et al., 2009). Cependant, ces travaux ne traitent ni de la diversité végétale spontanée ni de la dissémination des semences de ces espèces. La méthodologie peut, par contre, être ré-investie dans des travaux sur le flux de semences d'espèces végétales non cultivées au sein d'un territoire agricole.

A close-up photograph of golden-brown grasses, likely a type of cereal grain, with a central text overlay. The grasses are in sharp focus, showing their long, thin blades and seed heads. The lighting is warm, creating a golden glow. The text "Références" is centered in a white serif font on a dark, semi-transparent rectangular background.

# Références





- Acosta A., Carranza M.L., Izzi C.F. (2005) Combining land cover mapping of coastal dunes with vegetation analysis, *Applied Vegetation Science* 8, 133-138.
- Agreste. 2008. Les rendements du blé et du maïs ne progressent plus 210.
- Akinola M.O., Thompson K., Hillier S.H. (1998a) Development of soil seed banks beneath synthesized meadow communities after seven years of climate manipulation, *Seed Science Research* 8, 493-500.
- Akinola M.O., Thompson K., Buckland S.M. (1998b) Soil seed bank of an upland calcareous grassland after 6 years of climate and management manipulations, *Journal of Applied Ecology* 35, 544-552.
- Albrecht H. (2005) Development of arable weed seedbanks during the 6 years after the change from conventional to organic farming, *Weed Research* 45, 339-350.
- Albrecht H., Forster E.-M. (1996) The weed seed bank of soils in a landscape segment in southern Bavaria- I. Seed content, species composition and spatial variability, *Vegetatio* 125, 1-10.
- Albrecht H., Pilgram M. (1997) The weed seed bank of soils in a landscape segment in southern Bavaria- II. Relation to environmental variables and to the surface vegetation, *Plant Ecology* 131, 30-43.
- Albrecht H., Mattheis A. (1998) The effects of organic and integrated farming on rare arable weeds on the Forschungsverbund Agrarökosysteme München (FAM) research station in southern Bavaria, *Biological Conservation* 86, 347-356.
- Albrecht H., Auerswald K. (2003) Arable seedbanks and their relation to soil properties, *Aspects of Applied Biology* 69, 11-20.
- Albrecht H., Auerswald K. (2009) Seed traits in arable weed seed banks and their relationship to land-use changes, *Basic and Applied Ecology* 10, 516-524.
- Amiaud B., Touzard B. (2004) The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France, *Flora* 199, 25-35.
- Anderson R.L. (1998) Seedling emergence of winter annual grasses as affected by limited tillage and crop canopy, *Weed Technology* 12, 262-267.
- Anderson R.L. (2004) Impact of subsurface tillage on weed dynamics in the Central Great Plains, *Weed Technology* 18, 186-192.
- Anderson R.L. (2007) Managing weeds with a dualistic approach of prevention and control. A review, *Agronomy for Sustainable Development* 27, 13-18.
- Anderson T.M., McNaughton S., Ritchie M. (2004) Scale-dependent relationships between the spatial distribution of a limiting resource and plant species diversity in an African grassland ecosystem, *Oecologia* 139, 277-287.
- Andow D.A. (1991) Vegetational diversity and arthropod population response, *Annual Review of Entomology* 36, 561-586.
- Andreasen C., Stryhn H., Streibig J.-C. (1996) Decline of the flora in Danish arable fields, *Journal of Applied Ecology* 33, 619-626.
- Andrieu N., Josien E., Duru M. (2007) Relationships between diversity of grassland vegetation, field characteristics and land use management practices assessed at the farm level, *Agriculture Ecosystems & Environment* 120, 359-369.
- Arnaud J.F., Viard F., Delescluse M., Cuguen J. (2003) Evidence for gene flow via seed dispersal from crop to wild relatives in *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae): consequences for the release

- of genetically modified crop species with weedy lineages, *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270, 1565-1571.
- Arnault I., Bouquet C., Bouron A., Chevallier N., Derieux A., Frene G., Fort J.-L., Garnier A., Guichard v., Guillou E., Le Bris C., Lesage J., Maillet Mezeray J., Olagnon J., Reynaud J.S., Wartelle r. 2009. *ibis : Espaces de Biodiversité - Pratiques*.
- Arrhénius O. (1921) Species and area, *Journal of Ecology* 9, 95-99.
- Asteraki E.J., Hart B.J., Ings T.C., Manley W.J. (2004) Factors influencing the plant and invertebrate diversity of arable field margins, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102, 219-231.
- Aubry C. (2000) Une modélisation de la gestion de production dans l'exploitation agricole, *Revue Française de Gestion* 129, 32-45.
- Aubry C., Biarnes A., Maxime F., Papy F. (1998) Modélisation de l'organisation technique de la production dans l'entreprise agricole: la constitution de systèmes de culture dans le bassin parisien, *Etudes et Recherches sur les Systemes Agraires et le Developpement* 31, 25-43.
- Aude E., Tybirk K., Bruus Pedersen M. (2003) Vegetation diversity of conventional and organic hedgerows in Denmark, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 99, 135-147.
- Aurousseau B. (2002) Oxygen radicals in farm animals. Physiological effects and consequences on animal products, *Productions Animales* 15, 67-82.
- Bach M., Breuer L., Frede H.G., Huisman J.A., Otte A., Waldhardt R. (2006) Accuracy and congruency of three different digital land-use maps, *Landscape and Urban Planning* 78, 289-299.
- Baessler C., Klotz S. (2006) Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115, 43-50.
- Bakker J.P., ter Heerdt G.N. (2005) Organic grassland farming in the Netherlands : a case study of effects on vegetation dynamics, *Basic and Applied Ecology* 6, 205-214.
- Bakker J.P., Poschlod P., Strykstra R.J., Bekker R.M., Thompson K. (1996) Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology, *Acta Botanica Neerl.* 45, 461-490.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services, *Ecology Letters* 9, 1146-1156.
- Barberi P., Lo Cascio B. (2001) Long-term tillage and crop rotation effects on weed seedbank size and composition, *Weed Research* 41, 325-340.
- Barberi P., Silvestri N., Bonari E. (1997) Weed communities of winter wheat as influenced by input level and rotation, *Weed Research* 37, 301-313.
- Barberi P., Macchia M., Bonari E. (1998) Comparison between the seed extraction and seedling emergence methods for weed seedbank evaluation, *Aspects of Applied Biology*
- Barberi P., Moonen A.C., Peruzzi A., Fontanelli M., Raffaelli M. (2009) Weed suppression by soil steaming in combination with activating compounds, *Weed Research* 49, 55-66.
- Barralis G., Chadoeuf R. (1980) Etude de la dynamique d'une communauté adventice. I- Evolution de la flore adventice au cours végétatif d'une culture, *Weed Research* 20, 231-237.
- Baskin C.C., Baskin J.M. (2001) *Seeds - Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, Academic Press, San Diego, California.

- Baudry J., Jouin A. (2003) De la haie aux bocages - Organisation, dynamique et gestion, INRA Editions, Paris.
- Baudry J., Thenail C. (2004) Interaction between farming systems, riparian zones, and landscape patterns: a case study in western France, *Landscape and Urban Planning* 67, 121-129.
- Bélangier L., Grenier M. (2002) Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Quebec, Canada, *Landscape Ecology* 17, 495-507.
- Bellinder R.R., Dillard H.R., Shah D.A. (2004) Weed seedbank community responses to crop rotation schemes, *Crop Protection* 23, 95-101.
- Belyea L.R. (2004) Beyond ecological filters: feedback networks in the assembly and restoration of community structure, p. 115-131, *In* V. M. Temperton, et al., eds. *Assembly Rules and Restoration Ecology. Briding the Gap between Theory and Practice*. Island Press, Washington.
- Belz R.G. (2007) Allelopathy in crop/weed interactions - an update, *Pest Management Science* 63, 308-326.
- Bengtsson A., Ahnström J., Weibull A.-C. (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis, *Journal of Applied Ecology* 42, 261-269.
- Bengtsson J., Angelstam P., Elmqvist T., Emanuelsson U., Folke C., Ihse M., Moberg F., Nystrom M. (2003) Reserves, resilience and dynamic landscapes, *Ambio* 32, 389-396.
- Benoît M., Papy F. (1997) Pratiques agricoles et qualités de l'eau sur le territoire alimentant un captage., p. 323-338, *In* C. Riou, et al., eds. *L'eau dans l'espace rural: production végétale et qualité de l'eau*. INRA, Paris.
- Benvenuti S. (2007) Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment, *Weed Biology and Management* 7, 141-157.
- Bertholdsson N.O. (2005) Early vigour and allelopathy - two useful traits for enhanced barley and wheat competitiveness against weeds, *Weed Research* 45, 94-102.
- Bhowmik P.C., Inderjit (2003) Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management, *Crop Protection* 22, 661-671.
- Bigwood D.W., Inouye D.W. (1988) Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling, *Ecology* 69, 497-507.
- Bischoff A. (2005) Analysis of weed dispersal to predict chances of re-colonisation, *Agriculture Ecosystems & Environment* 106, 377-387.
- Bischoff A., Mahn E.-G. (2000) The effects of nitrogen and diaspore availability on the regeneration of weed communities following extensification, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 77, 237-246.
- Blackshaw R.E., Molnar L.J., Larney F.J. (2005) Fertilizer, manure and compost effects on weed growth and competition with winter wheat in western Canada, *Crop Protection* 24, 971-980.
- Blanc L. 2000. Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation, Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- Blanc L., Chessel D., Dolédec S. (1998) Etude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyse d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés, *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 348, 1-21.
- Blanco-Moreno J.M., Chamorro L., Masalles R.M., Recasens J., Sans F.X. (2004) Spatial distribution of *Lolium rigidum* seedlings following seed dispersal by combine harvesters, *Weed Research* 44, 375-387.

- Bonny S. (1994) Les possibilités d'un modèle de développement durable en agriculture: le cas de la France, *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA* 23, 5-15.
- Borcard D., Legendre P., Drapeau P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation, *Ecology* 73, 1045-1055.
- Borg I., Groenen P.J.F. (2005) *Modern multidimensional scaling: theory and application*, Springer-Verlag, New-York.
- Boutin C., Baril A., Martin P.A. (2008) Plant diversity in crop fields and woody hedgerows of organic and conventional farms in contrasting landscapes, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123, 185-193.
- Bray J.R., Curtis J.T. (1957) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin, *Ecological Monographs* 27, 325-349.
- Bruinenberg M.H., Valk H., Korevaar H., Struik P.C. (2002) Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review, *Grass and Forage Science* 57, 292-301.
- Brummer J.E., Nichols J.T., Engel R.K., Eskridge K.M. (1994) Efficiency of different quadrat sizes and shapes for sampling standing crop, *Journal of Range Management* 47, 84-89.
- Brunschwig G., Josien E., Bernhard C. (2006) Contraintes géographiques et modes d'utilisation des parcelles en élevage bovin laitier et allaité, *Fourrages* 185, 83-95.
- Bullock J.M., Pywell R.F., Burke M.J.W., Walker K.J. (2001a) Restoration of biodiversity enhances agricultural production, *Ecology Letters* 4, 185-189.
- Bullock J.M., Franklin J., Stevenson M.J., Silvertown J., Coulson S.J., Gregory S.J., Tofts R. (2001b) A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment, *Journal of Applied Ecology* 38, 253-267.
- Burel F., Baudry J. (1999) *Ecologie du paysage - Concepts, méthodes et applications*, Tec&Doc ed., Paris.
- Cain M.L., Milligan B.G., Strand A.E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations, *American Journal of Botany* 87, 1217-1227.
- Carter M.R., Ivany J.A. (2006) Weed seed bank composition under three long-term tillage regimes on a fine sandy loam in Atlantic Canada, *Soil & Tillage Research* 90, 29-38.
- Carter P.E., Rypstra A.L. (1995) Top-down effects in soybean agroecosystems - spider density affects herbivore damage, *Oikos* 72, 433-439.
- Caussanel J.-P. (1989) Nuisibilité et seuils de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle: situation de concurrence bispécifique, *Agronomie* 9, 219-240.
- Cervek C. 2009. *ibis - Diagnostic d'exploitation. systèmes de production en grandes cultures et en poly-culture élevage*. Chambre Régionale d'agriculture du Centre.
- Chauvel B., Gasquez J., Darmency H. (1989) Changes of weed seed bank parameters according to species, time and environment, *Weed Research* 29, 213-219.
- Chauvel B., Colbach N., Munier-Jolain N. (1998) How to estimate weed flora in field? Comparison of sampling methods, *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection* 16, 265-272.
- Chaya C., Perez-Hugalde C., Judez L., Wee C.S., Guinard J.X. (2004) Use of the STATIS method to analyze time-intensity profiling data, *Food Quality and Preference* 15, 3-12.
- Cheng A.L., Vidyashankar A.N. (2006) Minimum Hellinger distance estimation for randomized play the winner design, *Journal of Statistical Planning and Inference* 136, 1875-1910.

- Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J. (2004) The ade4 package - I: One-table methods, *R News* 4, 5-10.
- Chia E., Dedieu B., Deffontaines J.-P., Dorado G. (2002) Espaces, exploitations, développement rural: proposition d'une démarche de diagnostic territorial (Argentine), *Agricultures* 11, 333-341.
- Chon S.U., Kim Y.M. (2004) Herbicidal potential and quantification of suspected allelochemicals from four grass crop extracts, *Journal of Agronomy and Crop Science* 190, 145-150.
- Cimalova S., Lososova Z. (2009) Arable weed vegetation of the northeastern part of the Czech Republic: effects of environmental factors on species composition, *Plant Ecology* 203, 45-57.
- Clergué B., Amiaud B., Pervanchon F., Lasserre-Joulin F., Plantureux S. (2005) Biodiversity: function and assessment in agricultural areas. A review, *Agronomy for Sustainable Development* 25, 1-15.
- Colbach N., Forcella F., Johnson G.A. (2000a) Spatial and temporal stability of weed populations over five years, *Weed Science* 48, 366-377.
- Colbach N., Molinari N., Clermont-Dauphin C. (2004) Sensitivity analyses for a model simulating demography and genotype evolutions with time application to GENESYS modelling gene flow between rape seed varieties and volunteers, *Ecological Modelling* 179, 91-113.
- Colbach N., Durr C., Roger-Estrade J. (2005) How to model the effects of farming practices on weed emergence, *Weed Research* 45, 2-17.
- Colbach N., Darmency H., Tricault Y. (2010) Identifying key life-traits for the dynamics and gene flow in a weedy crop relative: Sensitivity analysis of the GENESYS simulation model for weed beet (*Beta vulgaris* ssp *vulgaris*), *Ecological Modelling* 221, 225-237.
- Colbach N., Roger-Estrade J., Chauvel B., Caneill J. (2000b) Modelling vertical and lateral seed bank movements during mouldboard ploughing, *European Journal of Agronomy* 13, 111-124.
- Colbach N., Chauvel B., Gauvrit C., Munier-Jolain N. (2007a) Construction and evaluation of ALOMYSYS modeling the effects of cropping systems on the blackgrass life-cycle: from seedling to seed production, *Ecological Modelling* 201, 283-300.
- Colbach N., Chauvel B., Gauvrit C., Munier-Jolain N.M. (2007b) Construction and evaluation of ALOMYSYS modelling the effects of cropping systems on the blackgrass life-cycle: From seedling to seed production, *Ecological Modelling* 201, 283-300.
- Colbach N., Durr C., Roger-Estrade J., Chauvel B., Caneill J. (2006a) ALOMYSYS: Modelling black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics, tillage and soil climate - I. Construction, *European Journal of Agronomy* 24, 95-112.
- Colbach N., Busset H., Yamada O., Durr C., Caneill J. (2006b) ALOMYSYS: Modelling black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics, tillage and soil climate - II. Evaluation, *European Journal of Agronomy* 24, 113-128.
- Conn J.S. (2006) Weed seed bank affected by tillage intensity for barley in Alaska, *Soil & Tillage Research* 90, 156-161.
- Coquil X., Gerber M., Etienne C. (2009a) Dans les systèmes de culture biologiques le travail du sol économe en énergie, *Cultivar* 623, 24.

- Coquil X., Blouet A., Fiorelli J.-L., Bazard C., Trommenschlager J.-M. (2009b) Conception de systèmes laitiers en agriculture biologique : une entrée agronomique, *Productions Animales* 22, 221-234.
- Coquil X., Fiorelli J.-L., Mignolet C., Blouet A., Foissy D., Trommenschlager J.-M., Bazard C., Gaujour E., Gouttenoire L., Schrack D. (2009c) Evaluation multicritère de la durabilité agro-environnementale de systèmes de polyculture élevage laitiers biologiques, *Innovations Agronomiques* 4, 239-247.
- Côrtes C., Damasceno J.C., Jamot J., Prache S. (2006) Ewes increase their intake when offered a choice of herbage species at pasture, *Animal Science* 82, 183-191.
- Coulon J.-B., Priolo A. (2002) La qualité sensorielle des produits laitiers et de la viande dépend des fourrages consommés par les animaux, *INRA Productions Animales* 15, 333-342.
- Cousins S.A.O. (2009) Landscape history and soil properties affect grassland decline and plant species richness in rural landscapes, *Biological Conservation* 142, 2752-2758.
- Cousins S.A.O., Eriksson O. (2001) Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil, *Ecography* 24, 461-469.
- Cousins S.A.O., Lindborg R., Mattsson S. (2009) Land use history and site location are more important for grassland species richness than local soil properties, *Nordic Journal of Botany* 27, 483-489.
- Critchley C.N.R., Fowbert J.A., Sherwood A.J. (2006) The effects of annual cultivation on plant community composition of uncropped arable field boundary strips, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113, 196-205.
- Critchley C.N.R., Chambers B.J., Fowbert J.A., Sanderson R.A., Bhogal A., Rose S.C. (2002) Association between lowland grassland plant communities and soil properties, *Biological Conservation* 105, 199-215.
- Crutchfield D.A., Wicks G.A., Burnside O.C. (1986) Effect of winter wheat straw mulch level on weed control, *Weed Science* 34, 110-114.
- Dai X. (2000) Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland, *Journal of Vegetation Science* 11, 715-724.
- Dauber J., Hirsch M., Simmering D., Waldhardt R., Otte A., Wolters V. (2003) Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98, 321-329.
- Dazy F., Le Barzic J.-F. (1996) L'analyse des données évolutives - méthodes et applications, TECHNIP, Paris.
- de Bertoldi C., De Leo M., Braca A., Ercoli L. (2009) Bioassay-guided isolation of allelochemicals from *Avena sativa* L.: allelopathic potential of flavone C-glycosides, *Chemoecology* 19, 169-176.
- Debaeke P. (1988a) Population-dynamics of some broad-leaved weeds in cereals .1. Relation between standing vegetation and soil seed bank, *Weed Research* 28, 251-263.
- Debaeke P. (1988b) Population-dynamics of some broad-leaved weeds in cereals .2. Survival and seed production, *Weed Research* 28, 265-279.
- Delye C., Menchari Y., Guillemain J.P., Matejcek A., Michel S., Camilleri C., Chauvel B. (2007) Status of black grass (*Alopecurus myosuroides*) resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors in France, *Weed Research* 47, 95-105.

- Deregibus V.A., Casal J.J., Jacobo E.J., Gibson D., Kauffman M., Rodriguez A.M. (1994) Evidence that heavy grazing may promote the germination of *lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red far-red ratios, *Functional Ecology* 8, 536-542.
- Derksen D.A., Anderson R.L., Blackshaw R.E., Maxwell B. (2002) Weed dynamics and management strategies for cropping systems in the northern Great Plains, *Agronomy Journal* 94, 174-185.
- Dessaint F. (1991) La répartition spatiale du stock semencier: comparaison de techniques statistiques, *Weed Research* 31, 41-48.
- Dessaint F., Chadoeuf R., Barralis G. (1991) Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank, *Journal of Applied Ecology* 28, 721-730.
- Dessaint F., Barralis G., Caixinhas M.L., J-P. M., Recasens J., Zanin G. (1996) Precision of soil seedbank sampling: how many soil cores?, *Weed Research* 36, 143-151.
- Devillers J., Farret R., Girardin P., Rivière J.-L., Soulas G. (2005) Indicateurs pour évaluer les risques liés à l'utilisation des pesticides, TEC&Doc Lavoisier, Paris.
- Devlaeminck R., Bossuyt B., Hermy M. (2005) Seed dispersal from a forest into adjacent cropland, *Agriculture Ecosystems & Environment* 107, 57-64.
- Diaz S., Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes, *Trends in Ecology and Evolution* 16, 646-655.
- Diaz S., Cabido M., Casanoves F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale, *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- Diaz S., Cabido M., Casanoves F. (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities, p., *In* E. Weither and P. Keddy, eds. *Ecological assembly rules*.
- Diaz S., Lavorel S., de Bello F., Quetier F., Grigulis K., Robson M. (2007a) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 20684-20689.
- Diaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. (2007b) Plant trait responses to grazing - a global synthesis, *Global Change Biology* 13, 313-341.
- Dolédec S., Chessel D. (1994) Co-Inertia Analysis - an Alternative Method for Studying Species Environment Relationships, *Freshwater Biology* 31, 277-294.
- Dorrough J., Ash J., Bruce S., McIntyre S. (2007) From plant neighbourhood to landscape scales: how grazing modifies native and exotic plant species richness in grassland, *Plant Ecology* 191, 185-198.
- Dray S., Dufour A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists, *Journal of Statistical Software* 22, 1-20.
- Dray S., Chessel D., Thioulouse J. (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables, *Ecology* 84, 3078-3089.
- Ducérf G., Thiry C. (2003) Les plantes bio-indicatrices - Guide de diagnostic des sols, PromoNature ed., Briant.
- Duelli P. (1997) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 62, 81-91.
- Dumont B., Farrugia A., Garel J.P., Bachelard P., Boitier E., Frain M. (2009) How does grazing intensity influence the diversity of plants and insects in a species-rich upland grassland on basalt soils?, *Grass and Forage Science* 64, 92-105.

- Dupont Y.L., Nielsen B.O. (2006) Species composition, feeding specificity and larval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark, *Biological Conservation* 131, 475-485.
- Dupré C. (2000) How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions, *Oikos* 89, 128-136.
- Duru M., Hubert B. (2003) Management of grazing systems: from decision and biophysical models to principles for action, *Agronomie* 23, 689-703.
- Dutoit T., Gerbaud E. (2003) Les communautés messicoles ont-elles une mémoire?, *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional du Luberon* 7, 56-67.
- Dutoit T., Gerbaud E., Ourcival J.-M. (1999) Field boundary effects on soil seed banks and weed vegetation distribution in an arable field without weed control (Vaucluse, France), *Agronomie* 19, 579-590.
- Dutoit T., Buisson E., Roche P., Alard D. (2003a) Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (north-western France): new implications for their conservation management, *Biological Conservation* 115, 1-19.
- Dutoit T., Gerbaud E., Buisson E., Roche P. (2003b) Dynamique d'une communauté d'adventices dans un champs de céréales créé après le labour d'une prairie semi-naturelle: rôles de la banque de graines permanente, *Ecoscience* 10, 225-235.
- Dutoit T., Jäger M., Gerbaud E., Poschlod P. (2003c) Rôle des ovins dans le transport de graines d'espèces messicoles: le cas d'une exploitation agricole du Parc Naturel du Luberon, *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional du Luberon* 7, 68-75.
- Dutoit T., Buisson E., Gerbaud E., Roche P., Tatoni T. (2007) The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effect?, *Acta Oecologica* 31, 127-136.
- Dyer L.A., Stireman J.O. (2003) Community-wide trophic cascades and other indirect interactions in an agricultural community, *Basic and Applied Ecology* 4, 423-432.
- Edwards G.R., Crawley M.J. (1999) Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland, *Journal of Ecology* 87, 423-435.
- Eisele J.A. (1997) The influence of composting on seeds of *Vicia hirsuta* (L) S.F. Gray, *Seed Science and Technology* 25, 325-328.
- Elmqvist T., Folke C., Nystrom M., Peterson G., Bengtsson J., Walker B., Norberg J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience, *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488-494.
- Eriksson A., Eriksson O., Berglund H. (1995) Species abundance patterns of plants in swedish semi-natural pastures, *Ecography* 18, 310-317.
- Eriksson O. (1996) Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations, *Oikos* 77, 248-258.
- Ernault A. 2005. Les apports de l'histoire récente dans l'étude des relations biodiversité - paysage - Le cas de la plaine alluviale de la basse vallée de la Seine, Université de Rouen, Rouen.
- Ernault A., Freiré-Diaz S., Langlois E., Alard D. (2006a) Are similar landscapes the result of similar histories?, *Landscape Ecology* 21, 631-639.
- Ernault A., Tremauville Y., Cellier D., Margerie P., Langlois E., Alard D. (2006b) Potentiel landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: past and present patterns, *Biological Conservation* 127, 1-17.



- Escofier B., Pages J. (1994) Multiple factor-analysis (AFMULT package), *Computational Statistics & Data Analysis* 18, 121-140.
- EU. 1991. Règlement (CEE) n°2092/91 du conseil du 24 juin 1991 concernant le mode de production biologique de produits agricoles et sa présentation sur les produits agricoles et les denrées alimentaires.
- Farina A. (2007) *Principles and methods in landscape ecology*, Springer.
- Farrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (1995) *Nutrition des ruminants domestiques - Ingestion et digestion*, INRA Editions, Paris.
- Farrugia A., Martin B., Baumont R., Prache S., Doreau M., Hoste H., Durand D. (2008) Quels intérêts de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux?, *INRA Productions Animales* 21, 181-200.
- Fédoroff E., Ponge J.-F., Dubs F., Fernandez-Gonzales F., Lavelle P. (2005) Small-scale response of plant species to land-use intensification, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 283-290.
- Feldman S.R., Lewis J.P. (1990) Output and dispersal of propagules of *carduus acanthoides* L., *Weed Research* 30, 161-169.
- Feranec J., Jaffrain G., Soukup T., Hazeu G. (2010) Determining changes and flows in European landscapes 1990-2000 using CORINE land cover data, *Applied Geography* 30, 19-35.
- Fernandez-Aparicio M., Sillero J.C., Rubiales D. (2007) Intercropping with cereals reduces infection by *Orobanche crenata* in legumes, *Crop Protection* 26, 1166-1172.
- Fitter A.H., Peat H.J. (1994) The ecological flora database, *Journal of Ecology* 82, 415-425.
- Fleury P., Dubeuf B., Jeannin B. (1996) Forage management in dairy farms: A methodological approach, *Agricultural Systems* 52, 199-212.
- Fontaine C., Dajoz I., Meriguet J., Loreau M. (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities, *Plos Biology* 4, 129-135.
- Forman R.T.T., Godron M. (1981) *Landscape Ecology*, Jon Wiley and sons, New-York.
- Forman R.T.T., Baudry J. (1984) Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology, *Environmental Management* 8, 495-510.
- Frick B., Thomas A.G. (1992) Weed survey in different tillage systems in Southwestern Ontario, *Canadian Journal of Plant Science* 72, 1337-1347.
- Fried G., Norton L.R., Reboud X. (2008) Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France, *Agriculture Ecosystems & Environment* 128, 68-76.
- Fried G., Petit S., Dessaint F., Reboud X. (2009) Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation?, *Biological Conservation* 142, 238-243.
- Fumanal B. 2007. Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs d'une espèce envahissante en France : *Ambrosia artmeisiifolia* L., Université de Bourgogne - Inra, Dijon.
- Fumanal B., Chauvel B. (2007) Pourquoi un tel succès?, *Perspectives Agricoles* 332, 6-7.
- Gabriel D., Thies C., Tschardt T. (2005) Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7, 85-93.
- Gabriel D., Roschewitz I., Tschardt T., Thies C. (2006) Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture, *Ecological Applications* 16, 2011-2021.

- Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession, *Ecology* 85, 2630-2637.
- Gaujour E., Amiaud B., Plantureux S. (soumis-a) Understanding the taxonomic and functional role of field boundaries for grassland plant species diversity, *Basic and Applied Ecology*
- Gaujour E., Nerrière A., Mignolet C., Amiaud B., (2009) Landscape pattern dynamics differently affects permanent grassland vegetation according to seed dispersal agent, (ed.) INTECOL, Brisbane, Australia.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S. (soumis-b) Plant biodiversity factors and processes in permanent grasslands. A review, *Agronomy for Sustainable Development*
- Geertsema W., Opdam P., Kropff M.J. (2002) Plant strategies and agricultural landscape: survival in spatially and temporally fragmented habitat, *Landscape Ecology* 17, 263-279.
- Gerber M., Coquil X. (2008) Travail du sol économe en énergie : diversité de stratégies en systèmes de grandes cultures biologiques, *Alter AGri* 90, 9-11.
- Gimona A., Messenger P., Occhi M. (2009) CORINE-based landscape indices weakly correlate with plant species richness in a northern European landscape transect, *Landscape Ecology* 24, 53-64.
- Gleason H.A. (1922) On the relation between species and area, *Ecology* 2, 158-162.
- Gough L., Osenberg C.W., Gross K.L., Collins S.L. (2000) Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities, *Oikos* 89, 428-439.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (2007) *Comparative plant ecology-A functional approach to common British species*, Chapman & Hall ed., Ipswich, Suffolk.
- Gross N., Robson T.M., Lavorel S., Albert C., Le Bagousse-Pinguet Y., Guillemin R. (2008) Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture, *New Phytologist* 180, 652-662.
- Grubb P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche, *Biological Reviews* 52, 107-145.
- Grundy A.C., Mead A., Burston S. (2003) Modelling the emergence response of weed seeds to burial depth: interactions with seed density, weight and shape, *Journal of Applied Ecology* 40, 757-770.
- Gustafson E.J. (1998) Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art?, *Ecosystems* 1, 143-156.
- Gustavsson E., Lennartsson T., Emanuelsson M. (2007) Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape, *Biological Conservation* 138, 47-59.
- Guyot G. (1997) *Climatologie de l'environnement: de la plante aux écosystèmes*.
- Hald A.B. (1999) Weed vegetation (wild flora) of long established organic versus conventional cereal fields in Denmark, *Annals of Applied Biology* 134, 307-314.
- Hanski I. (1999) *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, New-York.
- Hanski K., Ovaskainen O. (2003) Metapopulation theory for fragmented landscapes, *Theoretical Population Biology* 64, 119-127.
- Heltshe J.F., Forrester N.E. (1983) Estimating species richness using the Jackknife procedure, *Biometrics* 39, 1-11.

- Hiltbrunner J., Scherrer C., Streit B., Jeanneret P., Zihlmann U., Tschachtli R. (2008) Long-term weed community dynamics in Swiss organic and integrated farming systems, *Weed Research* 48, 360-369.
- Hock S.M., Knezevic S.Z., Petersen C.L., Eastin J., Martin A.R. (2006) Germination techniques for common lambsquarters (*Chenopodium album*) and Pennsylvania smartweed (*Polygonum pensylvanicum*), *Weed Technology* 20, 530-534.
- Hodgson J.G., Grime J.P. (1990) The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape, p. 65-81, *In* R. G. H. Bunce and D. C. Howard, eds. *Species dispersal in agricultural habitats*. Belhaven Press, London.
- Hole D.G., Perkins A.J., Wilson J.D., Alexander I.H., Grice P.V., Evans A.D. (2005) Does organic farming benefit biodiversity, *Biological Conservation* 122, 113-130.
- Holland J.M. (2002) The agroecology of carabid beetles.
- Holland J.M., Smith B.M., Southway S.E., Birkett T.C., Aebischer N.J. (2008) The effect of crop, cultivation and seed addition for birds on surface weed seed densities in arable crops during winter, *Weed Research* 48, 503-511.
- Honek A., Martinkova Z., Saska P., Koprdoва S. (2009) Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum* agg.) plants, *Agriculture Ecosystems & Environment* 134, 126-135.
- Hopkins A. (1986) Botanical composition of permanent grassland in England and Wales in relation to soil, environment and management factors, *Grass and Forage Science* 41, 237-246.
- Hoste H., Jackson F., Athanasiadou S., Thamsborg S.M., Hoskin S.O. (2006) The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants, *Trends in Parasitology* 22, 253-261.
- Hovd H., Skogen A. (2005) Plant species in arable field margins and road verges of central Norway, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 110, 257-265.
- Howard C.L., Mortimer A.M., Gould A.M., Putwain P.D., Cousens R.D., Cussans G.W., (1993) *The dispersal of weeds: seed movement in agriculture*, (ed.) *Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference*, Farnham, UK. British Crop Protection Council.
- Hyvonen T. (2007) Can conversion to organic farming restore the species composition of arable weed communities?, *Biological Conservation* 137, 382-390.
- Hyvönen T., Salonen J. (2002) Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels - a six-year experiment, *Plant Ecology* 154, 73-81.
- Hyvönen T., Ketoja E., Salonen J., Jalli H., Tiainen J. (2003) Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 97, 131-149.
- INRA (2007) *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - Vauers des aliments*. Tables INRA 2007, Versailles.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. (2003) Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen, *Biological Conservation* 111, 137-147.
- Janssens F., Peeters A., Tallowin J.R.B., Bakker J.P., Bekker R.M., Fillat F., Oomes M.J.M. (1998) Relationship between soil chemical factors and grassland diversity, *Plant and Soil* 202, 69-78.
- Jensen K. (1998) Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation, *Flora* 193, 345-359.

- Joannon A., Souchère V., Tichit M. (2005) Analyse de la gestion spatialisée de l'exploitation agricole à partir de l'utilisation du parcellaire, p. 303, *In* C. Laurent and P. Thinon, eds. *Agricultures et territoires*. Lavoisier.
- Joannon A., Souchère V., Martin P., Papy F. (2006) Reducing runoff by managing crop location at the catchment level: considering agronomic constraints at farm level, *Land Degradation and Development* 17, 467-478.
- Josien E., Dedieu B., Chassaing C. (1994) Etude de l'utilisation du territoire en élevage herbager. L'exemple du réseau extensif bovin Limousin, *Fourrages* 138, 115-134.
- Jutila H.M.J.b. (1998) Effects of different treatments on the seed bank of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows, *Canadian Journal of Botanic* 76, 1188-1197.
- Kalamees R., Zobel M. (2002) The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community, *Ecology* 83, 1017-1025.
- Keddy P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology, *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Kegode G.O., Forcella F., Clay S. (1999) Influence of crop rotation, tillage, and management inputs on weed seed production, *Weed Science* 47, 175-183.
- King T.J. (2007) The roles of seed mass and persistent seed banks in gap colonisation in grassland, *Plant Ecology* 193, 233-239.
- Kirkham F.W., Kent M. (1997) Soil seed bank composition in relation to the above-ground vegetation in fertilized and unfertilized hay meadows on a Somerset peat moor, *Journal of Applied Ecology* 34, 889-903.
- Kleijn D., Snoeiijing G.I.J. (1997) Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer, *Journal of Applied Ecology* 34, 1413-1425.
- Kleijn D., Verbeek M. (2000) Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation, *Journal of Applied Ecology* 37, 256-266.
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C., Bakker J.P., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., Groenendael J.M.v., Klimes L., Klimesova J., Klotz S., Rusch G.M., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J.G., Jackel A.-K., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W.A., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H.J., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J.H.C., Eriksson O., Garnier E., Peco B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora, *Journal of Ecology* 96, 1266-1274.
- Kotanen P.M. (1997) Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies, *Canadian Journal of Botany* 75,
- Krauss J., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. (2003) How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies?, *Journal of Biogeography* 30, 889-900.
- Krauss J., Klien A.-M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. (2004) Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands, *Biodiversity and Conservation* 13, 1427-1439.
- Krebs C.J. (1999) *Ecological methodology*, 2nd ed. Green Jim.
- Krebs J.R., Wilson J.D., Bradbury R.B., Siriwardena G.M. (1999) The second Silent Spring ?, *Nature* 400, 611-612.

- Kremer R.G., Running S.W. (1996) Simulating seasonal soil water balance in contrasting semi-arid vegetation communities, *Ecological Modelling* 84, 151-162.
- Kruidhof H.M., Bastiaans L., Kropff M.J. (2008) Ecological weed management by cover cropping: effects on weed growth in autumn and weed establishment in spring, *Weed Research* 48, 492-502.
- Kruk B., Insausti P., Razul A., Benech-Arnold R. (2006) Light and thermal environments as modified by a wheat crop: effect on weed seed germination, *Journal of Applied Ecology* 43, 227-236.
- Landis D.A., Wratten S.D., Gurr G.M. (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture, *Annual Review of Entomology* 45, 175-201.
- Lardon S., Deffontaines J.-P., Osty P.L. (2001) Pour une agronomie du territoire: Prendre en compte l'espace pour accompagner le changement technique, *Comptes rendus de l'Académie d'agriculture de France* 87, 187-198.
- Larney F.J., Blackshaw R.E. (2003) Weed seed viability in composted beef cattle feedlot manure, *Journal of Environmental Quality* 32, 1105-1113.
- Lavorel S., Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail, *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Lavorel S., Lepart J., Debussche M., Lebreton J.D., Beffy J.L. (1994) Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in mediterranean old fields, *Oikos* 70, 455-473.
- Lazrak E., Mari J.F., Benoit M. (2010) Landscape regularity modelling for environmental challenges in agriculture, *Landscape Ecology* 25, 169-183.
- Le Ber F., Benoît M., Schott C., Mari J.-F., Mignolet C. (2006) Studying crop sequences with CarrotAge, a HMM-based data mining software, *Ecological Modelling* 191, 170-185.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F. (1997) Fields margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors, *Landscape and Urban Planning* 37, 57-71.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F., Thenail C. (2002) Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89, 23-40.
- Le Roux X., Barbault R., Baudry J., Burel F., Doussan I., Garnier E., Herzog F., Lavorel S., Lifran R., Roger-Estrade J., Sarthou J.-P., Trommetter M. 2008. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport. INRA, France.
- Legendre P., Gallagher E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data, *Oecologia* 129, 271-280.
- Légère A., Stevenson F.C., Benoit D.L. (2005) Diversity and assembly of weed communities: contrasting responses across cropping systems, *Weed Research* 45, 303-315.
- Lepart J., Escarre J. (1983) La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique, *Bulletin Ecologie* 14, 133-178.
- Lesage J., Cervek C., Blanvillain J.-M. 2009. ibis - espaces de biodiversité. Guide introductif IBIS. Chambre Régionale d'Agriculture du Centre.
- Lherbiveau M., Souchère V., Ouvry J.-F., Couturier A., Lechène S. (2007) Utilisation du modèle STREAM pour raisonner les aménagements fonciers, *Etudes et Gestion des Sols* 14, 179-194.

- Loehle C., Wein G. (1994) Landscape habitat diversity - a multiscale information-theory approach, *Ecological Modelling* 73, 311-329.
- Looman J., Campbell J.B. (1960) Adaptation of Sorensen's K (1948) for estimating unit affinities in prairie vegetation, *Ecology* 41, 409-416.
- Lopez-Mariño A., Luis-Calabuig E., Fillat F., Bermudez F.F. (2000) Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78, 273-282.
- Lososova Z., Cimalova S. (2009) Effects of different cultivation types on native and alien weed species richness and diversity in Moravia (Czech Republic), *Basic and Applied Ecology* 10, 456-465.
- Lososova Z., Chytry M., Kuhn I. (2008) Plant attributes determining the regional abundance of weeds on central European arable land, *Journal of Biogeography* 35, 177-187.
- Lososova Z., Chytry M., Cimalova S., Kropac Z., Otypkova Z., Pysek P., Tichy L. (2004) Weed vegetation of arable land in Central Europe: Gradients of diversity and species composition, *Journal of Vegetation Science* 15, 415-422.
- Lososova Z., Chytry M., Kuhn I., Hajek O., Horakova V., Pysek P., Tichy L. (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe, *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 8, 69-81.
- Luczaj L., Sadowska B. (1997) Edge effect in different groups of organisms: Vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border, *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 32, 343-353.
- Luzuriaga A.L., Escudero A., Olano J.M., Loidi J. (2005) Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance, *Acta Oecologica* 27, 57-66.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Oxfordshire.
- Macias F.A., Marin D., Oliveros-Bastidas A., Castellano D., Simonet A.M., Molinillo J.M.G. (2006) Structure-activity relationship (SAR) studies of benzoxazinones, their degradation products, and analogues. Phytotoxicity on problematic weeds *Avena fatua* L. and *Lolium rigidum* Gaud, *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54, 1040-1048.
- Macías F.A., Molinillo J.M.G., Varela R.M., Galindo J.C.G. (2007) Allelopathy - a natural alternative for weed control, *Pest Management Science* 63, 327-348.
- Maighany F., Khalghani J., Baghestani M.A., Najafpour M. (2007) Allelopathic potential of *Trifolium resupinatum* L. (Persian clover) and *Trifolium alexandrinum* L. (Berseem clover), *Weed Biology and Management* 7, 178-183.
- Malo J.E. (2000) Hardseedness and the accuracy of seed bank estimates obtained through germination, *Web Ecology* 1, 70-75.
- Malo J.E., Suarez F. (1995) Establishment of pasture species on cattle dung : the role of endozoochorous seeds, *Journal of Vegetation Science* 6, 169-174.
- Mandak B. (2003) Germination requirements of invasive and non-invasive *Atriplex* species: a comparative study, *Flora* 198, 45-54.
- Mann H., Cavers P.B. (1979) Regenerative capacity of root cuttings of *Taraxacum officinale* under natural conditions, *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 57, 1783-1791.

- Mansvelt J.D.v., Stobbelaar D.J., Hendriks K. (1998) Comparison of landscape features in organic and conventional farming systems, *Landscape and Urban Planning* 41, 209-227.
- Mari J.-F., Le Ber F. (2006) Temporal and spatial data mining with second-order hidden Markov models, *Software Computing* 10, 406-414.
- Marie M. 2009. Des pratiques des agriculteurs à la production de paysage de bocage - Etude comparée des dynamiques et des logiques d'organisation spatiale des systèmes agricoles laitiers en Europe (Basse-Normandie, Galice, Sud de l'Angleterre., Université de Cean / Basse-Normandie, Caen.
- Marini L., Fontana P., Scotton M., Klimek S. (2008) Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps, *Journal of Applied Ecology* 45, 361-370.
- Marshall E.J.P. (1989) Distribution patterns of plants associated with arable field edges, *Journal of Applied Ecology* 26, 247-257.
- Marshall E.J.P. (2004) Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production, *Journal of Crop Improvement* 12, 365-404.
- Marshall E.J.P. (2009) The impact of landscape structure and sown grass margin strips on weed assemblages in arable crops and their boundaries, *Weed Research* 49, 107-115.
- Marshall E.J.P., Smith B.D. (1987) Field margin flora and fauna: interaction with agriculture, *Field margins. Proc. workshop, London, 1986* 23-33.
- Marshall E.J.P., Arnold G.M. (1995) Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK, *Landscape and Urban Planning* 31, 205-216.
- Marshall E.J.P., Brain P. (1999) The horizontal movement of seeds in arable soil by different soil cultivation methods, *Journal of Applied Ecology* 36, 443-454.
- Mas M.T., Verdu A.M.C. (2003) Tillage system effects on weed communities in a 4-year crop rotation under Mediterranean dryland conditions, *Soil & Tillage Research* 74, 15-24.
- Maxwell B., Ghersa C. (1992) The influence of weed seed dispersion versus the effect of competition on crop yield, *Weed Technology* 6, 196-204.
- Mayfield M.M., Ackerly D., Daily G.C. (2006) The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes, *Journal of Ecology* 94, 522-536.
- McGarigal K., Marks J.B. (1995) *Fragstats: Spatial Analysis Program for Quantifying Landscape Structure*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351, Portland,OR: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- McIntyre S. (2008) The role of plant leaf attributes in linking land use to ecosystem function in temperate grassy vegetation, *Agriculture Ecosystems & Environment* 128, 251-258.
- McIntyre S., Lavorel S. (2007) A conceptual model of land use effects on the structure and function of herbaceous vegetation, *Agriculture Ecosystems & Environment* 119, 11-21.
- Menalled F.D., Kohler K.A., Buhler D.D., Liebman M. (2005) Effects of composted swine manure on weed seedbank, *Agriculture, Ecosystems and Environment*
- Menalled F.D., Smith R.G., Dauer J.T., Fox T.B. (2007) Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation, *Agriculture Ecosystems & Environment* 118, 49-54.

- Mesgaran M.B., Mashhadi H.R., Zand E., Alizadeh H.M. (2007) Comparison of three methodologies for efficient seed extraction in studies of soil weed seed banks, *Weed Research (Oxford)* 47,
- Milberg P. (1993) Seed bank and seedlings emerging after soil disturbance in a wet semi-natural grassland in Sweden, *Annales Botanici Fennici* 30, 9-13.
- Millenium\_Ecosystem\_Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: synthesis*, Island Press, Washington, DC.
- Ministère\_de\_l'Agriculture\_et\_de\_la\_Pêche. 2008a. *Objectif Terres 2020: Pour un nouveau modèle agricole français*, Paris.
- Ministère\_de\_l'Agriculture\_et\_de\_la\_Pêche. 2008b. *écophyto2018*, Paris.
- Mohler C.L., Frisch J.C., McCulloch C.E. (2006) Vertical movement of weed seed surrogates by tillage implements and natural processes, *Soil & Tillage Research* 86, 110-122.
- Moonen A.C., Barberi P. (2006) An ecological approach to study the physical and chemical effects of rye cover crop residues on *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crus-galli* and maize, *Annals of Applied Biology* 148, 73-89.
- Moonen A.-C., Barberi P. (2004) Size and composition of the weed seedbank after 7 years of different cover-crop-maize management systems, *Weed Research* 44, 163-177.
- Moreby S.J., Aebischer N.J., Southway S.E., Sotherton N.W. (1994) A comparison of the flora and arthropod fauna of organically and conventionally grown winter wheat in southern England, *Annals of Applied Biology* 125, 13-27.
- Morlon P. (2005) La dimension spatiale des pratiques agricoles: une approche agronomique, p. 303, *In C. Laurent and P. Thinon, eds. Agricultures et Territoires*.
- Morlon P., Benoît M. (1990) Etude méthodologique d'un parcellaire d'exploitation agricole en tant que système, *Agronomie* 6, 499-508.
- Mottet A., Ladet S., Coque N., Gibon A. (2006) Agricultural land-use change and its drivers in mountain landscapes: A case study in the Pyrenees, *Agriculture Ecosystems & Environment* 114, 296-310.
- Mouissie A.M., Lengkeek W., van Diggelen R. (2005) Estimating adhesive seed-dispersal distances: field experiments and correlated random walks, *Functional Ecology* 19, 478-486.
- Nathan R. (2006) Long-distance dispersal of plants, *Science* 313, 786-788.
- Nathan R., Muller-Landau H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitments, *Trends in Ecology and Evolution* 15, 278-285.
- Nathan R., Schurr F.M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A. (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal, *Trends in Ecology and Evolution* 23, 638-647.
- Nentwig W. (2003) Special feature: Management of biodiversity in agroecosystems, *Basic and Applied Ecology* 4, 105-106.
- Nerrière A. 2008. *Etude de la relation entre les caractéristiques paysagères et la diversité végétale prairiale*. Inra ASTER Mirecourt.
- Newman D., Tallmon D.A. (2001) Experimental evidence for beneficial fitness effects of gene flow in recently isolated populations, *Conservation Biology* 15, 1054-1063.
- Norton L., Johnson P., Joys A., Stuart R., Chamberlain D., Feber R., Firbank L., Manley W., Wolfe M., Hart B., Mathews F., MacDonald D., Fuller R.J. (2009) Consequences of organic and non-organic farming practices for field, farm and landscape complexity, *Agriculture Ecosystems & Environment* 129, 221-227.



- Oberndorfer E.C., Lundholm J.T. (2009) Species richness, abundance, rarity and environmental gradients in coastal barren vegetation, *Biodiversity and Conservation* 18, 1523-1553.
- Odum E.P. (1971) *Fundamentals of Ecology*, W.B. Sanders, 3rd ed., Philadelphia.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H., Wagner H. (2008) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.15-0.
- Olivier L., Galland J.-P., Maurin H. (1995) *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome I: espèces prioritaires*, Museum National d'Histoire Naturelle - Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité - Service du Patrimoine Naturel ed., Paris.
- Olsen J., Kristensen L., Weiner J. (2005a) Effects of density and spatial pattern of winter wheat on suppression of different weed species, *Weed Science* 53, 690-694.
- Olsen J., Kristensen L., Weiner J. (2006) Influence of sowing density and spatial pattern of spring wheat (*Triticum aestivum*) on the suppression of different weed species, *Weed Biology and Management* 6, 165-173.
- Olsen J., Kristensen L., Weiner J., Griepentrog H.W. (2005b) Increased density and spatial uniformity increase weed suppression by spring wheat, *Weed Research* 45, 316-321.
- Orloci L. (1978) *Multivariate analysis in vegetation research*, 2nd ed., Junk, The Hague.
- Orrock J.L., Levey D.J., Danielson B.J., Damschen E.I. (2006) Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant, *Journal of Ecology* 94, 838-845.
- Ozinga W.A., Hennekens S.M., Schaminée J.H.J., Smits N.A.C., Bekker R.M., Römermann C., Klimes L., Bakker J.P., Groenendaal J.M.v. (2007) Local above-ground persistence of vascular plants: life-history trade-offs and environmental constraints, *Journal of Vegetation Science* 18, 489-497.
- Pacha M.J., Petit S. (2008) The effect of landscape structure and habitat quality on the occurrence of *Geranium sylvaticum* in fragmented hay meadows, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123, 81-87.
- Palmer M.W., Maurer T.A. (1997) Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds, *Journal of Vegetation Science* 8, 235-240.
- Peco B., Espigares T., Levassor C. (1998) Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures, *Applied Vegetation Science* 1, 21-28.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S., Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions, *Ecology* 87, 2614-2625.
- Pervanchon F. 2004. *Modélisation de l'effet des pratiques agricoles sur la diversité végétale et la valeur agronomique des prairies permanentes en vue de l'élaboration d'indicateurs agri-environnementaux*, Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy.
- Petersen S., Axelsen J.A., Tybirk K., Aude E., Vestergaard P. (2006) Effects of organic farming on field boundary vegetation in Denmark, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113, 302-306.
- Peterson G.D. (2002) Contagious disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape pattern, *Ecosystems* 5, 329-338.
- Piessens K., Honnay O., Hermy M. (2005) The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species, *Biological Conservation* 122, 61-69.

- Piessens K., Honnay O., Nackaerts K., Hermy M. (2004) Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect?, *Journal of Biogeography* 31, 1683-1692.
- Piessens K., Honnay O., Devlaeminck R., Mermy M. (2006) Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114, 335-342.
- Piessens K., Stieperaere H., Honnay O., Hermy M. (2008) Effects of management and adjacent forest on the heathland bryophyte layer, *Basic and Applied Ecology* 9, 253-262.
- Pimm S.L. (2002) *Food webs*, IL: University of Chicago Press, Chicago.
- Pleasant J.M., Schlather K.J. (1994) Incidence of weed seed in cow (*Bos Sp*) manure and its importance as a weed source for cropland, *Weed Technology* 8, 304-310.
- Pollnac F.W., Rew L.J., Maxwell B.D., Menalled F.D. (2008) Spatial patterns, species richness and cover in weed communities of organic and conventional no-tillage spring wheat systems, *Weed Research* 48, 398-407.
- Poudel D.D., Horwath W.R., Lanini W.T., Temple S.R., Bruggen A.H.C. (2002) Comparison of soil N availability and leaching potential, crop yields and weeds in organic, low-input and conventional farming systems in northern California, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 90, 125-137.
- Powell W., Dean G.J., Dewar A. (1985) The influence of weeds on polyphagous Arthropod predators in winter-wheat, *Crop Protection* 4, 298-312.
- Pulliam H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation, *American Naturalist* 132, 652-661.
- Rabbinge R. (1993) The ecological background in food production, p. 2-29, *In* J. W. a. Sons, ed. *Crop protection and sustainable agriculture*, Vol. Symposium 177. Ciba Foundation, Chichester.
- Rajaniemi T.K. (2002) Why does fertilization reduce plant species diversity ? Testing three competition-based hypotheses, *Journal of Applied Ecology* 90, 316-324.
- Rasmussen I.A., Askegaard M., Olesen J.E., Kristensen K. (2006) Effects on weeds of management in newly converted organic crop rotations in Denmark, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113, 184-195.
- Read R.A. (1964) Tree windbreaks for the central Great Plains.
- Rew L.J., Cousens R.D. (2001) Spatial distribution of weeds in arable crops: are current sampling and analytical methods appropriate?, *Weed Research* 41, 1-18.
- Rew L.J., Froud-Williams R.J., Boatman N.D. (1996) Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* seed within arable field margins, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 59, 107-114.
- Risch S.J. (1981) Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures - an experimental test of 2 hypotheses, *Ecology* 62, 1325-1340.
- Roberts H.A., Ricketts M.E. (1979) Quantitative relationships between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil, *Weed Research* 19, 269-275.
- Romero A., Chamorro L., Sans F.X. (2008) Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in NE Spain, *Agriculture Ecosystems & Environment* 124, 97-104.
- Rook A.J., Tallowin J.R.B. (2003) Grazing and pasture management for biodiversity benefit, *Animal Research* 52, 181-189.

- Roschewitz I., Gabriel D., Tschardt T., Thies C. (2005a) The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming, *Journal of Applied Ecology* 42, 873-882.
- Roschewitz I., Hücker M., Tschardt T., Thies C. (2005b) The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108, 218-227.
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*, Cambridge.
- Sagar G.R., Mortimer A.M. (1976) An approach to the study of the population dynamics of plants with special reference to weeds, *Advances in Applied Biology* 1, 1-47.
- Santos T., Telleria J.L., Virgos E. (1999) Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape, *Ecography* 22,
- Sarapatka B., Holub M., Lhotska M. (1993) The effect of farmyard manure anaerobic treatment on weed seed viability, *Biological Agriculture & Horticulture* 10, 1-8.
- Satterthwaite F.E. (1946) An approximate distribution of estimates of variance components, *Biometrics Bulletin* 2, 110-114.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review, *Conservation Biology* 5, 18-32.
- Scheiner S.M. (2003) Six types of species-area curves, *Global Ecology and Biogeography* 12, 441-447.
- Schellberg J., Moseler B.M., Kuhbauch W., Rademacher I.F. (1999) Long-term effects of fertilizer on soil nutrient concentration, yield, forage quality and floristic composition of a hay meadow in the Eifel mountains, Germany, *Grass and Forage Science* 54, 195-207.
- Scherer-Lorenzen M., Palmborg C., Prinz A., Schulze E.D. (2003) The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands, *Ecology* 84, 1539-1552.
- Sébillotte M. (1974) *Agronomie et agriculture. Essai d'analyse des tâches de l'agronome*, Cahiers ORSTOM, Série Biologie 24, 3-25.
- Sébillotte M. (1990) Systèmes de culture, un concept opératoire pour les agronomes, p. 195, *In* L. Combes and D. Picard, eds. *Les systèmes de culture*. INRA, Paris.
- Sester M., Tricault Y., Darmency H., Colbach N. (2008) GeneSys-Beet: A model of the effects of cropping systems on gene flow between sugar beet and weed beet, *Field Crops Research* 107, 245-256.
- Shannon C., Weaver W. (1949) *The mathematical theory of communication*, University of Illinois Press ed., Urbana, Illinois.
- Shrestha A., Knezevic S.Z., Roy R.C., Ball-Coelho B.R., Swanton C.J. (2002) Effect of tillage, cover crop and crop rotation on the composition of weed flora in a sandy soil, *Weed Research* 42, 76-87.
- Smart S.M., Bunce R.G.H., Firbank L.G., Coward P. (2002) Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscape in Britain ?, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 91, 73-87.
- Smith L.M., Haukos D.A. (2002) Floral diversity in relation to playa wetland area and watershed disturbance, *Conservation Biology* 16, 964-974.
- Smith R.S., Shiel R.S., Millwards D., Corkhill P., Sanderson R.A. (2002) Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial, *Journal of Applied Ecology* 39, 279-293.

- Söderström B., Svensson B., Vessby K., Glismskär A. (2001) Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors, *Biodiversity and Conservation* 10, 1839-1863.
- Souchère V., Cerdan O., Dubreuil N., Le Bissonnais Y., King C. (2005) Modelling the impact of agrienvironmental scenarios on runoff in a cultivated catchment (Normandy, France), *Catena* 61, 229-240.
- Sparkes D.L., Jaggard K.W., Ramsden S.J., Scott R.K. (1998) The effect of field margins on the yield of sugar beet and cereal crops, *Annals of Applied Biology* 132, 129-142.
- Spencer S.R., Cameron G.N., Eshelman B.D., Cooper L.C., Williams L.R. (1985) Influence of pocket gopher mounds on a Texas coastal prairie, *Oecologia* 66, 111-115.
- Spiegelberger T., Hegg O., Matthies D., Hedlund K., Schaffner U. (2006) Long-term effects of short-term perturbation in a subalpine grassland, *Ecology* 87,
- Squire G.R., Rodger S., Wright G.M. (2000) Community-scale seedbank response to less intense rotation and reduced herbicide input at three sites, *Annals of Applied Biology* 136, 47-57.
- Strykstra R.J., Bekker R.M., Verweij G.L. (1996) Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing machinery, *Acta Botanica Neerlandica* 45, 557-562.
- Strykstra R.J., Verweij G.L., Bakker J.P. (1997) Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system, *Acta Botanica Neerlandica* 46, 387-401.
- Suarez-Seoane S., Baudry J. (2002) Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change: relationships with species' perception, *Ecography* 25, 499-511.
- Sutcliffe O.L., Kay Q.O.N. (2000) Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s, *Biological Conservation* 93, 1-8.
- Tabaglio V., Gavazzi C., Schulz M., Marocco A. (2008) Alternative weed control using the allelopathic effect of natural benzoxazinoids from rye mulch, *Agronomy for Sustainable Development* 28, 397-401.
- Teasdale J.R. (1993) Interaction of light, soil-moisture, and temperature with weed suppression by hairy vetch residue, *Weed Science* 41, 46-51.
- Teasdale J.R., Mohler C.L. (1993) Light transmittance, soil-temperature, and soil-moisture under residue of hairy vetch and rye, *Agronomy Journal* 85, 673-680.
- Teasdale J.R., Mangum R.W., Radhakrishnan J., Cavigelli M.A. (2004) Weed seedbank dynamics in three organic farming crop rotations, *Agronomy Journal* 96, 1429-1435.
- ter Heerdt G.N.J., Schutter A., Bakker J.P. (1999) The effect of water supply on seed-bank analysis using the seedling-emergence method, *Functional Ecology* 13, 428-430.
- Thenail C. 1996. Exploitations agricoles et territoire(s): contribution à la structuration de la mosaïque paysagère, Université de Rennes, Rennes.
- Thioulouse J., Chessel D. (1987) Les analyses multitableaux en écologie factorielle. 1- De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique, *Acta Oecologica* 8, 463-480.
- Thompson K., Grime J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats, *Journal of Ecology* 67, 893-921.
- Thompson K., Ceriani R.M., Bakker J.P., Bekker R.M. (2003) Are seed dormancy and persistence in soil related?, *Seed Science Research* 13, 97-100.

- Tichit M., Havet A., Renault O., Potter T. (2008) Gérer l'hétérogénéité des prairies à différentes échelles: une clé pour la conception d'un système d'élevage performant sur le plan environnemental, p. 253-263, *In* B. Dedieu, et al., eds. Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires, Paris.
- Tilman D. (1983) Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient, *Oecologia* 60, 285-292.
- Tilman D., Wedin D., Knops J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems, *Nature* 379, 718-720.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E. (1998) Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence?, *American Naturalist* 151, 277-282.
- Tilman D., Cassman K.G., Matson P.A., Naylor R., Polasky S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices, *Nature* 418, 671-677.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment, *Science* 294, 843-845.
- Tomasoni C., Borrelli L., Pecetti L. (2003) Influence of fodder crop rotations on the potential weed flora in the irrigated lowlands of Lombardy, Italy, *European Journal of Agronomy* 19, 439-451.
- Touzard B., Amiaud B., Langlois E., Lemauviel S., Clément B. (2002) The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in an eutrophic alluvial wetland of Western France, *Flora* 197, 175-185.
- Tracy B.F., Renne I.J., Gerrish J., Sanderson M.A. (2004) Effects of plant diversity on invasion of weed species in experimental pasture communities, *Basic and Applied Ecology* 5, 543-550.
- Tricault Y., Darmency H., Colbach N. (2009) Identifying key components of weed beet management using sensitivity analyses of the GeneSys-Beet model in GM sugar beet, *Weed Research* 49, 581-591.
- Trommschlager J.-M., Gaujour E. 2010. Documentation attachée à la base de données *ASTER-ix* - version 1.0.
- Trommschlager J.-M., Gaujour E., Fontana E., Harmand M., Foissy D., Huguet J., Bazard C. (2010) Gérer et organiser les données agricoles et de recherche d'un site expérimental - Réalisation d'une base de données dans le cadre de l'expérimentation-système en place sur l'Installation Expérimentale de l'UR ASTER Mirecourt, *Cahier des Techniques INRA* 69, 5-27.
- Tuesca D., Puricelli E., Papa J.C. (2001) A long-term study of weed flora shifts in different tillage systems, *Weed Research* 41, 369-382.
- Turner M.G., Gardner R.H., O'Neill R.V. (2001) *Landscape Ecology in theory and practice - Pattern and process*, Springer.
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. (1964-1980) *Flora Europaea*, Press C.U.s ed., Cambridge, London, New-York, Melbourne.
- Twigg L.E., Lowe T.J., Taylor C.M., Calver M.C., Martin G.R., Stevenson C., How R. (2009) The potential of seed-eating birds to spread viable seeds of weeds and other undesirable plants, *Austral Ecology* 34, 805-820.
- Ugland K.I., Gray J.S., Ellingsen K.E. (2003) The species-accumulation curve and estimation of species richness, *Journal of Animal Ecology* 72, 888-897.

- van de Ven G.W.J., de Ridder N., van Keulen H., van Ittersum M.K. (2003) Concepts in production ecology for analysis and design of animal and plant-animal production systems, *Agricultural Systems* 76, 507-525.
- van Elsen T. (2000) Species diversity as a task for organic agriculture in Europe, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 77, 101-109.
- van Ittersum M.K., Rabbinge R. (1997) Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combinations, *Field Crops Research* 52, 197-208.
- Vengris J., Dunn S., Stacewicz-Sapuncakis M. (1972) Life history studies as related to weed control in the notheast. 7-common purslane, Agricultural Experimental Station, College of Food and Natural Resources. The University of Massachussetts, Amherst, USA. *Research Bulletin* 598, 1-45.
- Verdu A.M.C., Mas M.T. (2004) Comparison of *Polygonum aviculare* L. seedling survival under different tillage systems in Mediterranean dryland agroecosystems, *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25, 119-127.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou H., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional, *Oikos* 116, 882-892.
- Vittoz p., Engler R. (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits, *Botanica Helvetica* 117, 109-124.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S.I., Juday G.P., Parmenter R. (1999) The relationship between productivity and species richness, *Annual Review of Ecology and Systematics* 30, 257-300.
- Waldhardt R., Fuhr-Bossdorf K., Otte A. (2001) The significance of the seed bank as a potential for the reestablishment of arable-land vegetation in a marginal cultivated landscape, *Web Ecology* 2, 83-87.
- Waldhardt R., Simmering D., Otte A. (2004) Estimation and prediction of plant species richness in a mosaic landscape, *Landscape Ecology* 19, 211-226.
- Walker S., Wilson J.B., Steel J.B., Rapson G.L., Smith B., King W.M., Cottam Y.H. (2003) Properties of ecotones: Evidence from five ecotones objectively determined from a coastal vegetation gradient, *Journal of Vegetation Science* 14, 579-590.
- Walter A.M., Christensen S., Simmelsgaard S.E. (2002) Spatial correlation between weed species densities and soil properties, *Weed Research* 42, 26-38.
- Wardle D.A. (1999) Biodiversity, ecosystems and interactions that transcend the interface, *Trends in Ecology & Evolution* 14, 125-127.
- Wardle D.A. (2001) Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility - evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect?, *Oikos* 95, 161-170.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M., Yeates G.W., Nicholson K.S., Bardgett R.D., Watson R.N., Ghani A. (1999) Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties, *Ecological Monographs* 69, 535-568.
- Warnes G.R. (2006) Includes R source code and/or documentation contributed by Ben Bolker and Thomas Lumley. *gplots* : Various R programming tools for plotting data. R package version 2.6.0,

- Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S.T. (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies and the atmosphere, *Conservation Biology* 15, 1506-1514.
- Weibull A.-C., Östman Ö. (2003) Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management, *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.
- Weibull A.-C., Bengtsson J., Nohlgren E. (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity, *Ecography* 23, 743-750.
- Weibull A.-C., Östman Ö., Granqvist A. (2003) Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management, *Biodiversity and Conservation* 12, 1335-1355.
- Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O. (1999) Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology, *Journal of Vegetation Science* 10, 609-620.
- Weiner J., Griepentrog H.W., Kristensen L. (2001) Suppression of weeds by spring wheat *Triticum aestivum* increases with crop density and spatial uniformity, *Journal of Applied Ecology* 38, 784-790.
- Welch B.L. (1947) The generalization of "Student's" problem when several different population variances are involved, *Biometrika* 34, 28-35.
- Westerman P.R., Wes J.S., Kropff M.J., Van der Werf W. (2003a) Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields, *Journal of Applied Ecology* 40, 824-836.
- Westerman P.R., Hofman A., Vet L.E.M., van der Werf W. (2003b) Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeaic weed seed predation in organic cereal fields, *Agriculture Ecosystems & Environment* 95, 417-425.
- White T.A., Barker D.J., Moore K.J. (2004) Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands, *Agriculture Ecosystems & Environment* 101, 73-84.
- Wicks G.A., Crutchfield D.A., Burnside O.C. (1994) Influence of wheat (*Triticum aestivum*) straw mulch and metolachlor on corn (*Zea mays*) growth and yield, *Weed Science* 42, 141-147.
- Wilson P.J., Aebischer N.J. (1995) The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge, *Journal of Applied Ecology* 32,
- Woodward F.I., Diament A.D. (1991) Functional Approaches to Predicting the Ecological Effects of Global Change, *Functional Ecology* 5, 202-212.
- Wu J. (2004) Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations, *Landscape Ecology* 19, 125-138.
- Wu J.J., Karunamuni R.J. (2009) On minimum Hellinger distance estimation, *Canadian Journal of Statistics-Revue Canadienne De Statistique* 37, 514-533.
- Yachi S., Loreau M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96, 1463-1468.
- Zanin G., Otto S., Riello L., Borin M. (1997) Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems, *Agriculture, Ecosystems & Environment* 66, 177-188.
- Zimmergren D. (1980) The dynamics of seed banks in an area of sandy soil in southern Sweden, *Botaniska Notiser* 133, 633-641.
- Zobel M. (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence?, *Trends in Ecology and Evolution* 12, 266-269.







# Glossaire



- abiotique** : se dit des facteurs non liés directement à l'activité des êtres vivants et agissant sur la distribution des espèces animales et végétales d'un biotope donné, et sur la production des systèmes agricoles.
- adventice** : plante poussant spontanément dans une culture ou une prairie dont la présence est plus ou moins nocive à celles-ci.
- agrosystème** : ensemble des relations entre les cultures, les animaux élevés, les techniques de production agricole et le milieu environnant.
- allélopathie** : tout effet positif ou négatif, direct ou indirect d'un végétal (micro-organismes compris) sur un autre par la production de composés chimiques libérés dans l'environnement.
- approche fonctionnelle** : ensemble des méthodes qui permettent de caractériser la diversité végétale en se basant sur des propriétés biologiques des espèces.
- approche taxonomique** : ensemble des méthodes qui permettent de caractériser la diversité végétale en se basant sur les espèces présentes dans la végétation étudiée.
- autogame** : se dit des espèces végétales ayant les capacités morphologiques et physiologiques de se polliniser elles-mêmes.
- barochore** : se dit d'une espèce végétale dont les semences sont libérées au pied de la plante-mère du fait de la seule pesanteur.
- biotique** : se dit des facteurs liés à l'activité des êtres vivants et agissant sur la distribution des espèces animales et végétales d'un biotope donné, et sur la production des systèmes agricoles.
- chamaephyte** : se dit d'une plante vivace rampante plus ou moins ligneuse dont les organes vitaux passent la mauvaise saison à quelques dizaines de centimètres de haut, soit dans la couche de neige soit juste au dessus.
- composition fonctionnelle** : elle correspond dans ma thèse à la liste des attributs fonctionnels présents dans la végétation relevée sur une zone donnée.
- composition spécifique** : elle correspond à la liste des différentes espèces identifiées sur une zone donnée, en spécifiant explicitement leur nom.
- diversité spécifique de Shannon** : indice de caractérisation de la diversité végétale. Il rend compte de la diversité des espèces présentes sur une zone donnée, en considérant l'abondance de chacune d'elles.
- édaphique** : relatif au sol.
- entomogame** : se dit des espèces végétales pollinisées par les insectes.
- fitness** : ce terme décrit la capacité d'un individu possédant un génotype donné à se reproduire. On parle parfois de succès reproducteur.
- généraliste** : se dit d'une espèce ayant les capacités morphologiques et surtout physiologiques de se développer dans de multiples milieux. (contraire de spécialiste)
- géophyte** : se dit d'espèces végétales dont les organes vitaux sont enfouis sous la surface du sol lors de la mauvaise période (hiver dans l'hémisphère Nord).
- hémicryptophyte** : se dit d'une espèce végétale qui ne conserve que la partie de ses organes aériens situés au contact direct du sol durant la mauvaise période (hiver dans l'hémisphère Nord) de façon à ce que la litière végétale et/ou la couche de neige la protège contre les gelées.

**homoscédasticité** : terme statistique signifiant que les variances de plusieurs échantillons ne sont pas significativement différentes.

**intrans de synthèse** : produits issus d'une synthèse chimique permettant d'augmenter la production agricole. Les plus utilisés sont les produits phytosanitaires, les produits pharmaceutiques allopathiques et des engrais minéraux.

**itinéraire technique** : combinaison logique et ordonnée des techniques mises en œuvre sur une parcelle agricole en vue d'obtenir une production (Sébillotte, 1974). Cette définition a deux dimensions essentielles : la prise en charge de la cohérence et interactions, et la référence explicite à un objectif de production.

**maladie cryptogamique** : maladie des plantes due à un champignon microscopique.

**messicole** : se dit des espèces végétales annuelles, non cultivées, associées aux cultures céréalières.

**nitrophile** : se dit d'une espèce végétale dont le développement est favorisé dans des milieux riches en azote.

**orthophotographie** : document photographique obtenu par redressement, mise à l'échelle et assemblages des surfaces élémentaires d'une photographie.

**pluie de semences** : ensemble du flux de semences à partir des plantes-mères en considérant explicitement leur déplacement dans l'espace (Nathan and Muller-Landau, 2000).

**réseau trophique** : ensemble des interactions entre les êtres vivants d'un écosystème en considérant particulièrement les liens entre consommateur et consommé.

**richesse spécifique** : indice de caractérisation de la diversité végétale. Il correspond au nombre d'espèces relevées dans une zone donnée.

**rotation culturale** : ordre de succession, sur une même parcelle, de plantes appartenant à des espèces ou des variétés différentes et éventuellement de jachères, cette succession se répétant dans le temps.

**rudéral** : se dit d'une espèce se développant dans des milieux très perturbés, ces perturbations pouvant être naturelles (*e.g.* avalanches, feux sauvages) ou engendrées par les activités humaines.

**sciophile** : se dit d'une espèce végétale dont le développement est favorisé par l'ombre.

**spécialiste** : se dit d'une espèce végétale capable de se développer uniquement dans des habitats très spécifiques. (contraire de généraliste).

**stock semencier du sol** : ensemble des semences viables localisées à la surface du sol ou dans le sol (Nathan and Muller-Landau, 2000).

**stratégie de sélection** (MacArthur and Wilson, 1967) : la théorie de sélection  $r / K$  est basée sur la combinaison des traits relatifs d'une part à la quantité et d'autre part à la qualité des descendants pour assurer le succès ou la survie de la population dans un environnement donné. Cette théorie a été développée par MacArthur and Wilson, 1967 dans leurs travaux sur les îlots biogéographiques.

Les espèces à **stratégie de sélection  $r$**  sont des espèces qui exploitent les niches écologiques les plus disponibles, et qui produisent un grand nombre de descendants ayant chacun une faible probabilité de survie jusqu'à l'âge adulte (= de reproduction). On utilise souvent le terme opportuniste pour qualifier ces espèces.

Les espèces à **stratégie de sélection  $K$**  sont des espèces très compétitives, pouvant ainsi se développer dans des niches écologiques déjà occupées, qui investissent beaucoup d'énergie dans un faible nombre de descendants chacun ayant une probabilité relativement élevée de survivre jusqu'à l'âge de reproduction. On parle parfois d'espèces à l'équilibre.

**succession culturale** : ensemble des cultures et jachères qui se succèdent sur une même parcelle.

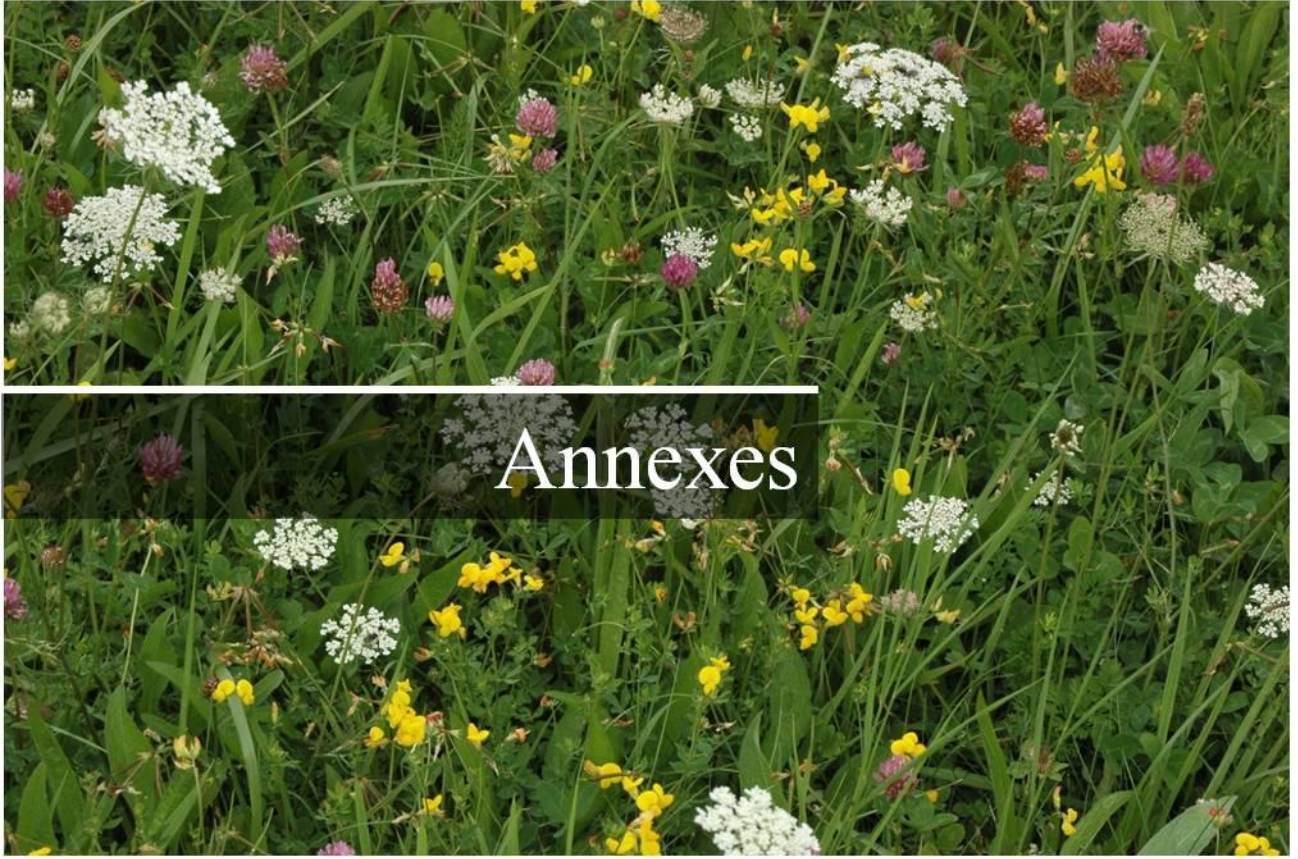
**succession végétale secondaire** : processus écologique de reconstitution de la végétation après destruction totale ou partielle d'une communauté végétale pré-existante.

**sur-semis** : opération agricole mise en œuvre en prairie le plus souvent consistant à semer des espèces végétales sans préparation du sol et sans destruction de la végétation existante

**système de culture** : ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur les parcelles traitées de manière identique. Chaque système de culture se définit par : i) la nature des cultures et leur ordre de succession; ii) les itinéraires techniques appliqués à ces différentes cultures (Sébillotte, 1990).

**vernalisation** : traitement des semences par le froid permettant de lever les dormances et favorisant ainsi leur germination.





Annexes





## **Annexe 1**

Listes des différents attributs fonctionnels considérés dans ma thèse avec les espèces végétales identifiées sur l'Installation Expérimentale de l'Inra ASTER Mirecourt



| Mode de dissémination des semences |                                    |                                  |
|------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|
| DiasDisp_Zoo                       | DiasDisp_Auto                      | DiasDisp_Anemo                   |
| Agrimonia eupatoria                | Achillea millefolium               | Achillea millefolium             |
| Ajuga reptans                      | Alopecurus myosuroides             | Alopecurus myosuroides           |
| Alopecurus myosuroides             | Alopecurus pratensis               | Agrostis capillaris              |
| Anthoxanthum odoratum              | Anthoxanthum odoratum              | Agrostis stolonifera             |
| Anthriscus sylvestris              | Bellis perennis                    | Avena fatua                      |
| Arctium lappa                      | Bromus erectus                     | Bromus secalinus                 |
| Arrhenatherum elatius              | Bromus sterilis                    | Capsella bursa-pastoris          |
| Brassica oleracea                  | Campanula patula                   | Cardamine hirsuta                |
| Bromus erectus                     | Cardamine hirsuta                  | Cardamine pratensis              |
| Bromus hordeaceus                  | Cardamine pratensis                | Carduus nutans                   |
| Bromus secalinus                   | Centaurea jacea subsp. grandiflora | Chaenorrhinum minus subsp. minus |
| Bromus sterilis                    | Cichorium intybus                  | Cirsium arvense                  |
| Capsella bursa-pastoris            | Cynosurus cristatus                | Cirsium dissectum                |
| Chenopodium polyspermum            | Dactylis glomerata                 | Crepis capillaris                |
| Cirsium arvense                    | Echinochloa crus-galli             | Dipsacus fullonum                |
| Convolvulus arvensis               | Equisetum arvense                  | Elytrigia repens                 |
| Daucus carota                      | Erophila verna                     | Epilobium hirsutum               |
| Elytrigia repens                   | Geranium dissectum                 | Erophila verna                   |
| Euphorbia helioscopia              | Glechoma hederacea                 | Geranium thuyllieri              |
| Festuca pratensis                  | Holcus lanatus                     | Gaudinia fragilis                |
| Festuca rubra                      | Kickxia spuria                     | Gnaphalium uliginosum            |
| Fragaria vesca                     | Lathyrus aphaca                    | Heracleum sphondylium            |
| Galium aparine                     | Lathyrus latifolius                | Hieracium umbellatum             |
| Geranium dissectum                 | Lathyrus tuberosus                 | Hordeum secalinum                |
| Geum urbanum                       | Lepidium campestre                 | Hypericum perforatum             |
| Hedera helix                       | Leucantherum vulgare               | Hypochaeris radicata             |
| Heracleum sphondylium              | Linaria arvensis                   | Leontodon autumnalis             |
| Holcus mollis                      | Lithospermum arvense               | Leontodon hispidus               |
| Hordeum secalinum                  | Lysimachia nummularia              | Leucantherum vulgare             |
| Lamium album                       | Medicago lupulina                  | Papaver dubium                   |
| Lamium purpureum                   | Mercurialis annua                  | Papaver rhoeas                   |
| Lepidium campestre                 | Oxalis corniculata                 | Pastinaca sativa                 |
| Myosotis arvensis                  | Plantago lanceolata                | Phleum pratense                  |
| Oxalis corniculata                 | Plantago major                     | Picris hieracioides              |
| Phleum pratense                    | Portulaca oleracea                 | Poa annua                        |
| Plantago lanceolata                | Primula veris                      | Poa pratensis                    |
| Plantago major                     | Ranunculus bulbosus                | Primula veris                    |
| Poa trivialis                      | Ranunculus ficaria                 | Scrophularia nodosa              |
| Polygonum aviculare                | Ranunculus repens                  | Senecio jacobaea                 |
| Portulaca oleracea                 | Thlaspi arvense                    | Senecio vulgaris                 |
| Potentilla anserina                | Trifolium pratense                 | Sonchus arvensis                 |
| Potentilla reptans                 | Veronica arvensis                  | Sonchus asper                    |
| Prunella vulgaris                  | Veronica chamaedrys                | Taraxacum officinale             |
| Ranunculus acris                   | Veronica persica                   | Thlaspi arvense                  |
| Ranunculus arvensis                | Veronica polita                    | Tragopogon pratensis             |
| Ranunculus bulbosus                | Veronica serpyllifolia             | Trisetum flavescens              |
| Ranunculus ficaria                 | Vicia hirsuta                      | Urtica dioica                    |
| Rubus fruticosus                   | Vicia sativa subsp. nigra          |                                  |
| Rumex acetosa                      | Vicia tetrasperma                  |                                  |

| DiasDisp_NS              | DiasDisp_Baro           | DiasDisp_Anthro        |
|--------------------------|-------------------------|------------------------|
| Aethusa cynapium         | Allium vineale          | Alopecurus myosuroides |
| Alopecurus geniculatus   | Anagallis arvensis      | Alopecurus pratensis   |
| Anagallis arvensis       | Arctium lappa           | Brassica napus         |
| Anagallis foemina        | Brassica oleracea       | Cynosurus cristatus    |
| Aphanes arvensis         | Centaurea thuyllieri    | Dactylis glomerata     |
| Cerastium fontanum       | Chenopodium album       | Equisetum arvense      |
| Chaerophyllum temulentum | Chenopodium hybridum    | Festuca pratensis      |
| Chenopodium album        | Chenopodium polyspermum | Leucantherum vulgare   |
| Cruciata laevipes        | Convolvulus arvensis    | Lolium multiflorum     |
| Fallopia convolvulus     | Galium mollugo          | Lolium perenne         |
| Filago vulgaris          | Galium uliginosum       | Lolium perenne         |
| Galium saxatile          | Lithospermum arvense    | Poa annua              |
| Hypericum humifusum      | Medicago lupulina       | Poa pratensis          |
| Lathyrus pratensis       | Papaver rhoeas          | Poa trivialis          |
| Lotus corniculatus       | Poa annua               | Ranunculus repens      |
| Lotus pedunculatus       | Polygonum aviculare     | Stellaria media        |
| Medicago sativa          | Polygonum persicaria    | Veronica persica       |
| Selinum carvifolia       | Ranunculus bulbosus     | Veronica polita        |
| Sinapis arvensis         | Rubus fruticosus        | Vicia faba             |
| Stellaria graminea       | Veronica persica        |                        |
| Stellaria holostea       | Vicia faba              |                        |
| Veronica officinalis     |                         |                        |

| DiasDisp_Hydro       | DiasDisp_Myrm                  | DiasDisp_NA           |
|----------------------|--------------------------------|-----------------------|
| Caltha palustris     | Centaurea thuyllieri           | Carex sp.             |
| Cichorium intybus    | Euphorbia exigua subsp. exigua | Centaurium pulchellum |
| Equisetum arvense    | Mercurialis annua              | Cynodon dactylon      |
| Polygonum persicaria | Veronica chamaedrys            | Euphorbia stricta     |
| Rumex acetosa        | Viola arvensis                 | Fagopyrum esculentum  |
| Rumex crispus        | Viola tricolor                 | Kickxia elatine       |
| Rumex obtusifolius   |                                | Lathyrus nissolia     |
| Veronica arvensis    |                                | Matricaria recutita   |
| Veronica persica     |                                | Silaum silaus         |
| Veronica polita      |                                |                       |

| Forme de vie                       |                          |                        |
|------------------------------------|--------------------------|------------------------|
| LifForm_H                          | LifForm_Th               | LifForm_Ch             |
| Agrimonia eupatoria                | Aethusa cynapium         | Achillea millefolium   |
| Agrostis capillaris                | Agrimonia eupatoria      | Alopecurus myosuroides |
| Agrostis stolonifera               | Alopecurus myosuroides   | Anagallis foemina      |
| Avena fatua                        | Aphanes arvensis         | Brassica napus         |
| Alopecurus geniculatus             | Anagallis foemina        | Brassica oleracea      |
| Alopecurus pratensis               | Anthoxanthum odoratum    | Cerastium fontanum     |
| Anthoxanthum odoratum              | Aphanes arvensis         | Festuca pratensis      |
| Anthriscus sylvestris              | Arctium lappa            | Hedera helix           |
| Carduus nutans                     | Atriplex patula          | Hypericum humifusum    |
| Arrhenatherum elatius              | Avena fatua              | Hypericum perforatum   |
| Cirsium arvense                    | Brassica napus           | Lysimachia nummularia  |
| Cirsium dissectum                  | Bromus erectus           | Oxalis corniculata     |
| Crepis capillaris                  | Bromus hordeaceus        | Poa trivialis          |
| Capsella bursa-pastoris            | Bromus secalinus         | Stellaria holostea     |
| Cardamine pratensis                | Bromus sterilis          | Trifolium repens       |
| Carduus nutans                     | Capsella bursa-pastoris  | Urtica dioica          |
| Centaurea jacea subsp. grandiflora | Cardamine hirsuta        | Veronica chamaedrys    |
| Chaerophyllum temulentum           | Centaurium pulchellum    | Veronica officinalis   |
| Cichorium intybus                  | Centaurea thuyllieri     | Veronica serpyllifolia |
| Cirsium arvense                    | Chaerophyllum temulentum |                        |
| Cirsium dissectum                  | Cichorium intybus        |                        |
| Chenopodium album                  | Cirsium arvense          |                        |
| Chenopodium hybridum               | Chenopodium album        |                        |
| Chenopodium polyspermum            | Chenopodium hybridum     |                        |
| Crepis capillaris                  | Cirsium dissectum        |                        |
| Echinochloa crus-galli             | Cruciata laevipes        |                        |
| Equisetum arvense                  | Cynodon dactylon         |                        |
| Hieracium umbellatum               | Crepis capillaris        |                        |
| Poa pratensis                      | Echinochloa crus-galli   |                        |
| Ranunculus bulbosus                | Elytrigia repens         |                        |
| Ranunculus ficaria                 | Euphorbia helioscopia    |                        |
| Rumex acetosa                      | Euphorbia stricta        |                        |
| Rumex crispus                      | Fallopia convolvulus     |                        |
| Rumex obtusifolius                 | Filago vulgaris          |                        |
| Rumex acetosa                      | Galium aparine           |                        |
| Rumex obtusifolius                 | Gaudinia fragilis        |                        |
| Rumex acetosa                      | Geranium dissectum       |                        |
| Rumex obtusifolius                 | Gnaphalium uliginosum    |                        |
| Rumex acetosa                      | Heracleum sphondylium    |                        |
| Rumex acetosa                      | Kickxia elatine          |                        |
| Rumex acetosa                      | Kickxia spuria           |                        |
| Rumex acetosa                      | Lamium purpureum         |                        |
| Rumex acetosa                      | Lathyrus aphaca          |                        |
| Rumex acetosa                      | Lathyrus nissolia        |                        |
| Rumex acetosa                      | Lepidium campestre       |                        |
| Rumex acetosa                      | Linaria arvensis         |                        |
| Rumex acetosa                      | Lithospermum arvense     |                        |
| Rumex acetosa                      | Matricaria recutita      |                        |
| Rumex acetosa                      | Medicago lupulina        |                        |
| Rumex acetosa                      | Mercurialis annua        |                        |
| Rumex acetosa                      | Myosotis arvensis        |                        |
| Rumex acetosa                      | Oxalis corniculata       |                        |
| Rumex acetosa                      | Papaver dubium           |                        |
| Rumex acetosa                      | Papaver rhoeas           |                        |
| Rumex acetosa                      | Poa annua                |                        |
| Rumex acetosa                      | Polygonum aviculare      |                        |
| Rumex acetosa                      | Polygonum persicaria     |                        |
| Rumex acetosa                      | Portulaca oleracea       |                        |
| Rumex acetosa                      | Ranunculus arvensis      |                        |
| Rumex acetosa                      | Senecio vulgaris         |                        |
| Rumex acetosa                      | Sinapis arvensis         |                        |
| Rumex acetosa                      | Sonchus asper            |                        |
| Rumex acetosa                      | Stellaria media          |                        |
| Rumex acetosa                      | Thlaspi arvense          |                        |
| Rumex acetosa                      | Tragopogon pratensis     |                        |
| Rumex acetosa                      | Trisetum flavescens      |                        |
| Rumex acetosa                      | Urtica dioica            |                        |
| Rumex acetosa                      | Veronica beccabunga      |                        |
| Rumex acetosa                      | Veronica chamaedrys      |                        |
| Rumex acetosa                      | Viola tricolor           |                        |

| Histoire de vie                  |                                    |                                    |
|----------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| LifHist_As                       | LifHist_Aw                         | LifHist_P                          |
| Aethusa cynapium                 | Alopecurus myosuroides             | Achillea millefolium               |
| Alopecurus myosuroides           | Anagallis arvensis                 | Agrimonia eupatoria                |
| Anagallis arvensis               | Anagallis foemina                  | Agrostis capillaris                |
| Aphanes arvensis                 | Aphanes arvensis                   | Agrostis stolonifera               |
| Brassica napus                   | Brassica napus                     | Ajuga reptans                      |
| Bromus erectus                   | Bromus hordeaceus                  | Allium vineale                     |
| Bromus secalinus                 | Bromus sterilis                    | Alopecurus geniculatus             |
| Brassica oleracea                | Capsella bursa-pastoris            | Alopecurus pratensis               |
| Cardamine hirsuta                | Cardamine hirsuta                  | Anthoxanthum odoratum              |
| Cerastium fontanum               | Cerastium fontanum                 | Anthriscus sylvestris              |
| Chaenorrhinum minus subsp. minus | Centaurea jacea subsp. grandiflora | Arrhenatherum elatius              |
| Chenopodium album                | Chenopodium album                  | Bellis perennis                    |
| Chenopodium hybridum             | Chenopodium polyspermum            | Bromus erectus                     |
| Chenopodium polyspermum          | Echinochloa crus-galli             | Callitha palustris                 |
| Cardamine hirsuta                | Euphorbia exigua subsp. exigua     | Cardamine pratensis                |
| Centaurea thuyllieri             | Euphorbia helioscopia              | Centaurea jacea subsp. grandiflora |
| Centaurium pulchellum            | Euphorbia stricta                  | Centaurium pulchellum              |
| Cichorium intybus                | Fragaria vesca                     | Cichorium intybus                  |
| Cirsium arvense                  | Galium aparine                     | Cirsium arvense                    |
| Cirsium dissectum                | Gaudinia fragilis                  | Cirsium dissectum                  |
| Crepis capillaris                | Geranium dissectum                 | Convolvulus arvensis               |
| Dipsacus fullonum                | Kickxia elatine                    | Cruciata laevipes                  |
| Elytrigia repens                 | Lamium purpureum                   | Cynodon dactylon                   |
| Euphorbia helioscopia            | Lathyrus nissolia                  | Mercurialis annua                  |
| Euphorbia stricta                | Lepidium campestre                 | Cynosurus cristatus                |
| Fallopia convolvulus             | Linaria arvensis                   | Dactylis glomerata                 |
| Filago vulgaris                  | Lithospermum arvense               | Elytrigia repens                   |
| Galium aparine                   | Matricaria recutita                | Epilobium hirsutum                 |
| Gaudinia fragilis                | Medicago lupulina                  | Equisetum arvense                  |
| Geranium dissectum               | Mercurialis annua                  | Festuca arundinacea                |
| Gnaphalium uliginosum            | Myosotis arvensis                  | Festuca pratensis                  |
| Heracleum sphondylium            | Papaver rhoeas                     | Festuca rubra                      |
| Hieracium umbellatum             | Papaver rhoeas                     | Fragaria vesca                     |
| Holcus lanatus                   | Poa annua                          | Galium mollugo                     |
| Holcus mollis                    | Polygonum aviculare                | Galium saxatile                    |
| Hypochaeris radicata             | Polygonum persicaria               | Galium uliginosum                  |
| Leontodon autumnalis             | Portulaca oleracea                 | Geum urbanum                       |
| Leontodon hispidus               | Ranunculus arvensis                | Glechoma hederacea                 |
| Leucantherum vulgare             | Rumex crispus                      | Hedera helix                       |
| Lolium multiflorum               | Senecio vulgaris                   | Heracleum sphondylium              |
| Lolium perenne                   | Sinapis arvensis                   | Hieracium umbellatum               |
| Lotus corniculatus               | Sonchus asper                      | Holcus lanatus                     |
| Lotus pedunculatus               | Stellaria media                    | Holcus mollis                      |
| Medicago lupulina                | Thlaspi arvense                    | Hypericum humifusum                |
| Medicago lupulina                | Tragopogon pratensis               | Hypericum perforatum               |
| Mercurialis annua                | Trisetum flavescens                | Hypochaeris radicata               |
| Myosotis arvensis                | Urtica dioica                      | Lamium album                       |
| Oxalis corniculata               |                                    | Lathyrus latifolius                |
| Papaver dubium                   |                                    | Lathyrus pratensis                 |
| Papaver rhoeas                   |                                    | Lathyrus tuberosus                 |
| Pastinaca sativa                 |                                    | Leontodon autumnalis               |
| Phleum pratense                  |                                    | Leontodon hispidus                 |
| Picris hieracioides              |                                    | Leucantherum vulgare               |
| Poa annua                        |                                    | Lolium multiflorum                 |
| Poa pratensis                    |                                    | Lolium perenne                     |
| Poa trivialis                    |                                    | Lolium perenne                     |
| Ranunculus repens                |                                    | Poa annua                          |
| Stellaria media                  |                                    | Poa pratensis                      |
| Veronica persica                 |                                    | Poa trivialis                      |
| Veronica polita                  |                                    | Ranunculus repens                  |
| Vicia faba                       |                                    | Stellaria media                    |
| Vicia hirsuta                    |                                    | Veronica persica                   |
| Vicia sativa subsp. nigra        |                                    | Veronica polita                    |
| Vicia tetrasperma                |                                    | Vicia faba                         |
| Viola tricolor                   |                                    | Vicia hirsuta                      |
|                                  |                                    | Vicia sativa subsp. nigra          |
|                                  |                                    | Vicia tetrasperma                  |
|                                  |                                    | Viola tricolor                     |

| LifHist_M                | LifHist_NA | LifHist_B            |
|--------------------------|------------|----------------------|
| Chaerophyllum temulentum | Carex sp.  | Arctium lappa        |
| Cirsium dissectum        |            | Brassica oleracea    |
| Cynodon dactylon         |            | Campanula patula     |
| Daucus carota            |            | Carduus nutans       |
| Galium mollugo           |            | Dipsacus fullonum    |
| Heracleum sphondylium    |            | Hordeum secalinum    |
| Oxalis corniculata       |            | Hypochaeris radicata |
| Senecio jacobaea         |            | Lepidium campestre   |
| Silaum silaus            |            | Lolium multiflorum   |
|                          |            | Pastinaca sativa     |
|                          |            | Picris hieracioides  |
|                          |            | Plantago lanceolata  |
|                          |            | Rumex acetosa        |
|                          |            | Taraxacum officinale |
|                          |            | Tragopogon pratensis |
|                          |            | Urtica dioica        |







| Stratégie d'établissement        |   |                               |   |
|----------------------------------|---|-------------------------------|---|
| Strat_CSR                        | Strat_R                                 | Strat_CR                      | Strat_SR                                |
| <i>Achillea millefolium</i>      | <i>Aethusa cynapium</i>                 | <i>Achillea millefolium</i>   | <i>Anagallis arvensis</i>               |
| <i>Agrimonia eupatoria</i>       | <i>Anagallis arvensis</i>               | <i>Agrostis stolonifera</i>   | <i>Anagallis foemina</i>                |
| <i>Agrostis capillaris</i>       | <i>Anagallis foemina</i>                | <i>Allium vineale</i>         | <i>Anthoxanthum odoratum</i>            |
| <i>Ajuga reptans</i>             | <i>Aphanes arvensis</i>                 | <i>Alopecurus geniculatus</i> | <i>Aphanes arvensis</i>                 |
| <i>Alopecurus pratensis</i>      | <i>Atriplex patula</i>                  | <i>Anthriscus sylvestris</i>  | <i>Cardamine hirsuta</i>                |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i>     | <i>Bellis perennis</i>                  | <i>Arctium lappa</i>          | <i>Centaurium pulchellum</i>            |
| <i>Arrhenatherum elatius</i>     | <i>Brassica oleracea</i>                | <i>Bromus sterilis</i>        | <i>Chaenorrhinum minus subsp. minus</i> |
| <i>Bellis perennis</i>           | <i>Bromus hordeaceus</i>                | <i>Carduus nutans</i>         | <i>Crepis capillaris</i>                |
| <i>Bromus erectus</i>            | <i>Bromus sterilis</i>                  | <i>Chenopodium album</i>      | <i>Daucus carota</i>                    |
| <i>Caltha palustris</i>          | <i>Capsella bursa-pastoris</i>          | <i>Cichorium intybus</i>      | <i>Erophila verna</i>                   |
| <i>Cardamine pratensis</i>       | <i>Cardamine pratensis</i>              | <i>Convolvulus arvensis</i>   | <i>Euphorbia exigua subsp. exigua</i>   |
| <i>Centaurea thuilieri</i>       | <i>Carduus nutans</i>                   | <i>Cynodon dactylon</i>       | <i>Gaudinia fragilis</i>                |
| <i>Cerastium fontanum</i>        | <i>Cerastium fontanum</i>               | <i>Dipsacus fullonum</i>      | <i>Geranium dissectum</i>               |
| <i>Chaerophyllum temulentum</i>  | <i>Chaenorrhinum minus subsp. minus</i> | <i>Elytrigia repens</i>       | <i>Hypericum humifusum</i>              |
| <i>Cruciata laevipes</i>         | <i>Chaerophyllum temulentum</i>         | <i>Equisetum arvense</i>      | <i>Hypericum perforatum</i>             |
| <i>Cynosurus cristatus</i>       | <i>Chenopodium album</i>                | <i>Galium aparine</i>         | <i>Linaria arvensis</i>                 |
| <i>Dactylis glomerata</i>        | <i>Crepis capillaris</i>                | <i>Heracleum sphondylium</i>  | <i>Lithospermum arvense</i>             |
| <i>Daucus carota</i>             | <i>Euphorbia helioscopia</i>            | <i>Lamium album</i>           | <i>Medicago lupulina</i>                |
| <i>Festuca arundinacea</i>       | <i>Fallopia convolvulus</i>             | <i>Leucanthemum vulgare</i>   | <i>Myosotis arvensis</i>                |
| <i>Festuca pratensis</i>         | <i>Geranium dissectum</i>               | <i>Lolium multiflorum</i>     | <i>Ranunculus bulbosus</i>              |
| <i>Festuca rubra</i>             | <i>Gnaphalium uliginosum</i>            | <i>Lolium perenne</i>         | <i>Ranunculus ficaria</i>               |
| <i>Fragaria vesca</i>            | <i>Hordeum secalinum</i>                | <i>Oxalis corniculata</i>     | <i>Trifolium dubium</i>                 |
| <i>Geum urbanum</i>              | <i>Lamium purpureum</i>                 | <i>Poa trivialis</i>          | <i>Valerianella locusta</i>             |
| <i>Glechoma hederacea</i>        | <i>Leontodon autumnalis</i>             | <i>Portulaca oleracea</i>     | <i>Veronica arvensis</i>                |
| <i>Hieracium umbellatum</i>      | <i>Lepidium campestre</i>               | <i>Potentilla anserina</i>    | <i>Viola tricolor</i>                   |
| <i>Holcus lanatus</i>            | <i>Lolium multiflorum</i>               | <i>Potentilla reptans</i>     |   |
| <i>Hordeum secalinum</i>         | <i>Medicago lupulina</i>                | <i>Ranunculus repens</i>      |   |
| <i>Hypochaeris radicata</i>      | <i>Myosotis arvensis</i>                | <i>Rumex crispus</i>          |   |
| <i>Lathyrus latifolius</i>       | <i>Papaver dubium</i>                   | <i>Rumex obtusifolius</i>     |   |
| <i>Lathyrus pratensis</i>        | <i>Papaver rhoeas</i>                   | <i>Scrophularia nodosa</i>    |   |
| <i>Leontodon autumnalis</i>      | <i>Plantago major</i>                   | <i>Senecio jacobaea</i>       |   |
| <i>Lepidium campestre</i>        | <i>Poa annua</i>                        | <i>Sonchus arvensis</i>       |   |
| <i>Leucanthemum vulgare</i>      | <i>Polygonum aviculare</i>              | <i>Sonchus asper</i>          |   |
| <i>Lolium perenne</i>            | <i>Polygonum persicaria</i>             | <i>Tragopogon pratensis</i>   |   |
| <i>Lotus corniculatus</i>        | <i>Ranunculus ficaria</i>               | <i>Trifolium repens</i>       |   |
| <i>Lysimachia nummularia</i>     | <i>Rumex crispus</i>                    | <i>Veronica beccabunga</i>    |   |
| <i>Medicago sativa</i>           | <i>Senecio jacobaea</i>                 |                               |   |
| <i>Phleum pratense</i>           | <i>Senecio vulgaris</i>                 |                               |   |
| <i>Plantago lanceolata</i>       | <i>Sinapis arvensis</i>                 |                               |   |
| <i>Plantago major</i>            | <i>Sonchus asper</i>                    |                               |   |
| <i>Poa pratensis</i>             | <i>Stellaria media</i>                  |                               |   |
| <i>Poa trivialis</i>             | <i>Taraxacum officinale</i>             |                               |   |
| <i>Potentilla anserina</i>       | <i>Thlaspi arvense</i>                  |                               |   |
| <i>Potentilla reptans</i>        | <i>Trifolium dubium</i>                 |                               |   |
| <i>Prunella vulgaris</i>         | <i>Veronica persica</i>                 |                               |   |
| <i>Ranunculus acris</i>          | <i>Veronica polita</i>                  |                               |   |
| <i>Ranunculus bulbosus</i>       | <i>Veronica serpyllifolia</i>           |                               |   |
| <i>Rumex acetosa</i>             | <i>Vicia hirsuta</i>                    |                               |   |
| <i>Stellaria graminea</i>        | <i>Vicia sativa subsp. nigra</i>        |                               |   |
| <i>Stellaria holostea</i>        | <i>Viola arvensis</i>                   |                               |   |
| <i>Taraxacum officinale</i>      | <i>Viola tricolor</i>                   |                               |   |
| <i>Tragopogon pratensis</i>      |   |                               |   |
| <i>Trifolium hybridum</i>        |   |                               |   |
| <i>Trifolium pratense</i>        |   |                               |   |
| <i>Trifolium repens</i>          |   |                               |   |
| <i>Trisetum flavescens</i>       |   |                               |   |
| <i>Veronica chamaedrys</i>       |   |                               |   |
| <i>Veronica officinalis</i>      |   |                               |   |
| <i>Veronica serpyllifolia</i>    |   |                               |   |
| <i>Vicia hirsuta</i>             |   |                               |   |
| <i>Vicia sativa subsp. nigra</i> |   |                               |   |

| Strat_C                      | Strat_S                     | Strat_SC                         | Strat_NA                                  |
|------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|---|
| <i>Alopecurus pratensis</i>  | <i>Allium vineale</i>       | <i>Bromus erectus</i>            | <i>Alopecurus myosuroides</i>             |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> | <i>Caltha palustris</i>     | <i>Galium uliginosum</i>         | <i>Avena fatua</i>                        |
| <i>Cirsium arvense</i>       | <i>Filago vulgaris</i>      | <i>Hedera helix</i>              | <i>Brassica napus</i>                     |
| <i>Dactylis glomerata</i>    | <i>Galium saxatile</i>      | <i>Lotus pedunculatus</i>        | <i>Bromus secalinus</i>                   |
| <i>Elytrigia repens</i>      | <i>Galium uliginosum</i>    | <i>Rubus fruticosus</i>          | <i>Campanula patula</i>                   |
| <i>Epilobium hirsutum</i>    | <i>Geum urbanum</i>         | <i>Vicia sativa subsp. nigra</i> | <i>Carex sp.</i>                          |
| <i>Holcus mollis</i>         | <i>Hieracium umbellatum</i> |                                  | <i>Centaurea jacea subsp. grandiflora</i> |
| <i>Lathyrus latifolius</i>   | <i>Hypericum humifusum</i>  |                                  | <i>Chenopodium hybridum</i>               |
| <i>Medicago sativa</i>       | <i>Hypericum perforatum</i> |                                  | <i>Echinochloa crus-galli</i>             |
| <i>Urtica dioica</i>         | <i>Leontodon hispidus</i>   |                                  | <i>Euphorbia stricta</i>                  |
|                              | <i>Lotus corniculatus</i>   |                                  | <i>Fagopyrum esculentum</i>               |
|                              | <i>Primula veris</i>        |                                  | <i>Kickxia elatine</i>                    |
|                              | <i>Veronica chamaedrys</i>  |                                  | <i>Kickxia spuria</i>                     |
|                              | <i>Veronica officinalis</i> |                                  | <i>Lathyrus aphaca</i>                    |
|                              | <i>Vicia faba</i>           |                                  | <i>Lathyrus nissolia</i>                  |
|                              | <i>Vicia tetrasperma</i>    |                                  | <i>Lathyrus tuberosus</i>                 |
|                              |                             |                                  | <i>Matricaria recutita</i>                |
|                              |                             |                                  | <i>Pastinaca sativa</i>                   |
|                              |                             |                                  | <i>Ranunculus arvensis</i>                |
|                              |                             |                                  | <i>Selinum carvifolia</i>                 |
|                              |                             |                                  | <i>Silaum silaus</i>                      |





## Annexe 2

Listes des différentes communications que j'ai effectuées ou auxquelles j'ai participé.

### Articles

**Gaujour E.**, Mignolet C., Plantureux S., Amiaud B., *soumis*. Field and landscape factors and mechanisms determining vegetation diversity in permanent grasslands : a review. *Agronomy for Sustainable Development*.

**Gaujour E.**, Amiaud B., Plantureux S., *soumis*. From functional characterization, field boundaries are not sources of plant species for permanent grasslands centres. *Basic and Applied Ecology*.

Trommenschlager J-M, **Gaujour E.**, Fontana E., Harmand M., Foissy D., Huguet J., Bazard C., 2010. Gérer et organiser les données agricoles et de recherche d'un site expérimental - Réalisation d'une base de données pour l'expérimentation-système en place sur l'installation expérimentale de l'unité ASTER Mirecourt. *Les Cahiers des Techniques de l'INRA 69 : 5-27*.

**Gaujour E.**, Minolet C., Amiaud B., 2009. La diversité et l'intensité des pratiques agricoles affectent les diversités taxonomique et fonctionnelle de la végétation des prairies permanentes. *Ecole Doctorale RP2E Nancy*.

**Gaujour E.**, Amiaud B., Fiorelli J-L, Mignolet C., Coquil X., 2009. Effets de la dynamique des pratiques culturales lors de la conversion à l'Agriculture Biologique sur la végétation des prairies permanentes. *Innovations Agronomiques 4 : 229-238*.

Coquil X., Fiorelli J-L., Mignolet C., Blouet A., Foissy D., Trommenschlager J-M., Bazard C., **Gaujour E.**, Gouttenoire L., Schrack D., 2009. Evaluation multicritère de la durabilité agro-environnementale de systèmes de polyculture élevage laitiers biologiques. *Innovations Agronomiques 4 : 239-247*.

Amiaud B., Merlin A., **Gaujour E.**, Plantureux S. Patrons spatiaux d'espèces végétales en prairies permanentes pâturées et fauchées. *In prep.* pour *Canadian Journal of Botany*.

**Gaujour E.**, Mignolet C., Amiaud B. A methodological framework to study dynamics of agrosystem plant determinisms. *In prep.* pour *Methods in Ecology and Evolution*.

### Communications Orales

**Gaujour E.**, Nerrière A., Mignolet C., Amiaud, B., 2010. Les effets de l'organisation spatiale du paysage sur la dispersion des espèces végétales en prairies permanentes. *EcoVeg6*, Rouen, France.

**Gaujour E.**, Nerrière A., Mignolet C., Amiaud, B., 2009. Effects of landscape configuration on functional and taxonomical diversity of permanent grassland vegetation. *10th Intecol congress*, Brisbane, Australia.

**Gaujour E.**, Amiaud B., Fiorelli J-L, Mignolet C., Coquil X., 2008. Effets de la dynamique des pratiques culturales lors de la conversion à l'Agriculture Biologique sur la végétation des prairies permanentes. *DinABio*, Montpellier.

**Gaujour E.**, Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S., 2007. Grassland field margins are able to maximise plant diversity at field scale. *EcoSummit 2007 Congress*, Beijing, China.

Amiaud B., Merlin A., Damour A., **Gaujour E.**, Plantureux S., 2008. Effets des pratiques agricoles sur les patrons de dispersion d'espèces végétales en prairies permanentes. *EcoVeg 4*, Rennes.

## Posters

**Gaujour E.**, Mignolet C., Amiaud B., 2009. La diversité et l'intensité des pratiques agricoles affectent les diversités taxonomique et fonctionnelle de la végétation des prairies permanentes. *Séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E Nancy*.

Amiaud B., Merlin A., Damour A., **Gaujour E.**, Plantureux S., 2008. Effects of agricultural practices on spatial dispersal patterns of permanent grassland species. *EGF Congress*, Upsalla, Sueden.

Fiorelli J-L, Coquil X., Gouttenoire L., **Gaujour E.**, Bazard C., Trommenschlager J-M, Mignolet C., 2008. Evaluating an organic low input grassland dairy system farming permanent pastures in Eastern France (Vosges lowland). *EGF Congress*, Upsalla, Sueden.

Fumanal B., Roulin A., **Gaujour E.**, Bretagnolle F., 2005. Pollen and seed production of an allergenic invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. In "**Invasions biologiques et traits d'histoire de vie**", Rennes (France), 30 juin-1 juillet 2005.

## Communications au "grand public"

**Gaujour E.**, 2010. Agriculture et biodiversité : un dialogue à développer. Projet "Les Chercheurs dans l'Herbe 2010" organisé par l'Université Henry Poincaré Nancy 1. 25 mai 2010, Champenoux, Ferme de La Bouzule.

Coquil C., **Gaujour E.**, 2007. L'AB comme prototype de l'agriculture durable : Le cas des systèmes de production de la station expérimentale de Mirecourt. Fête de l'Agriculture Biologique "*RelangesBio*", Relanges (88), France.

AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE  
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL  
POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

o0o

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :

**Madame Sandrine PETIT, Directeur de Recherche, INRA, Dijon**

**Monsieur Paolo BARBERI, Professeur, Ecole Supérieure d'Agronomie, Pisa, Italie**

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

**Monsieur GAUJOUR Etienne**

à soutenir devant un jury de l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE,  
une thèse intitulée :

« **Evaluation des sources d'espèces et des déterminants de la diversité végétale des parcelles agricoles. – Interchamps, stock semencier, pratiques agricoles et paysage de l'Installation Expérimentale Inra ASTER Mirecourt** ».

en vue de l'obtention du titre de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Spécialité : « **Sciences agronomiques** »

Fait à Vandoeuvre, le 28 avril 2010

Le Président de l'IN.P.L.,

F. LAURENT



NANCY BRABOIS  
2, AVENUE DE LA  
FORET-DE-HAYE  
BOITE POSTALE 3  
F - 5 4 5 0 1  
VANDŒUVRE CEDEX





# **Titre : Evaluation des sources d'espèces et des déterminants de la diversité végétale des parcelles agricoles**

## **RÉSUMÉ**

L'un des moyens pour faire face à la réduction de l'utilisation d'intrants de synthèse est de favoriser durablement les services agro-écologiques de la diversité végétale. Pour cela, l'agriculteur devra adapter ses modes de gestion. Ma thèse s'inscrit dans l'objectif finalisé d'apporter à l'agriculteur, de l'aide à la gestion de cette diversité végétale sur le territoire de son exploitation. Je me suis fixé 2 objectifs de recherche : *i*) vérifier si les interchamps et le stock semencier constituent des sources d'espèces pour le centre des parcelles agricoles et *ii*) quantifier l'influence de la dynamique de deux grands groupes de facteurs, représentée sous la forme de trajectoires de parcelles, sur la diversité végétale : les pratiques agricoles et les caractéristiques de la mosaïque paysagère.

J'ai mené ce travail sur l'ensemble du parcellaire de l'Installation Expérimentale de l'Inra ASTER Mirecourt, dont les systèmes de production (polyculture-élevage bovin laitier) sont convertis à l'agriculture biologique depuis 2004. J'ai caractérisé la végétation - en place dans les interchamps et au centre des parcelles, et dans le stock semencier - des parcelles en prairies permanentes et en champs cultivés selon deux approches complémentaires : taxonomique au rang de l'espèce et fonctionnelle à partir de sept propriétés rendant compte de la dissémination, de l'établissement et de la survie des espèces végétales. J'ai caractérisé les trajectoires des parcelles, sur une durée de neuf ans, soit à partir des pratiques agricoles mises en œuvre chaque année, soit à partir des caractéristiques annuelles de la mosaïque paysagère. Cette mosaïque correspond aux différentes occupations du sol obtenues à partir de relevés de terrain ou d'enquêtes auprès des exploitants.

Je montre que le stock semencier et les interchamps ne constituent pas des sources potentielles d'espèces végétales pour le centre des parcelles, champs cultivés ou prairies permanentes. En revanche, ce sont des refuges importants pour une grande partie des espèces prairiales. Au vu de mes résultats, je fais l'hypothèse que les interchamps sont des puits d'espèces adventices en champs cultivés. J'ai également mis en évidence que le gradient fonctionnel de la végétation prairiale entre la bordure et le centre s'étend jusqu'à 2 m seulement.

Enfin, la diversité végétale des parcelles étudiées est principalement influencée par la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques de la mosaïque paysagère et par les pratiques agricoles mises en œuvre durant l'année en cours. Les caractéristiques du sol ont un rôle très minoritaire. Ces trois groupes de facteurs expliquent à eux seuls plus des trois quarts de la variabilité de la composition fonctionnelle de la végétation.

La gestion de la diversité végétale des parcelles agricoles d'une exploitation peut donc être menée en partie par l'agriculteur. Cependant, compte-tenu des effets de la trajectoire des parcelles selon les caractéristiques paysagères, il est nécessaire de mettre aussi en place une gestion collective de la végétation entre les différents acteurs partageant le territoire.

**mots clés** : agriculture biologique, analyse de co-inertie, analyse triadique partielle, champ cultivé, gradient de végétation, méthodes k-tableaux, paysage, prairie permanente, systèmes de production agricoles, trajectoire de parcelle, traits fonctionnels.

# **Titre : Assessment of species sources and determinants of plant diversity established in agricultural fields**

## **SUMMARY**

One of the means to offset the decrease of pesticide use is to favour agro-ecological services of plant diversity. In this aim, farmer will have to adapt its farming management. My work partly answers to the following applied objective: to bring to the farmer some advices for the management of plant diversity on the farm territory. I have two scientific objectives: *i*) to verify if field boundaries and soil seed bank are potential sources of plant species for field centres; *ii*) to quantify the relative influence of dynamics of two factor groups, characterized as field paths, on plant diversity: farming practices and characteristics of landscape mosaïc.

I have carried out this study on the experimental farm of INRA ASTER Mirecourt. Its farming systems (mixed crop-dairy systems) have been converted to organic farming since 2004. I have characterized vegetation - established vegetation in field boundaries and in field centres, and vegetation in the soil seed bank - of permanent grasslands and arable fields with complementary approaches: taxonomical approach based on the species, and functional approach based on seven functional properties about dispersal, establishment and persistence of plant species. I have characterized field paths, along nine years, either from farming practices set up on field, either from annual characteristics of landscape mosaïc. I have represented this landscape mosaïc as a mosaïc of distinct land-uses. All of them and their spatialization have been determined from farmer surveys or landscape observations.

My results show that soil seed bank and field boundaries are not potential sources of plant species for field centres, in both permanent grasslands and arable fields. On the other hand, they are efficient refuges for a large part of grassland species. According to my results, I hypothesize that field boundaries are species sinks in arable fields. I also highlight that functional gradient of grassland vegetation in the field edge, between field margins and field centres, is spread until 2 m only.

Finally, plant diversity in studied fields is mainly influenced by field path according landscape mosaïc and by farming practices set up the same year of vegetation sampling. Soil characteristics have a minor influence. These three groups of influent factors explain more than 75 % of the functional composition variability of the vegetation in field centres.

The management of plant diversity in agricultural fields of a given farm can be partly reach by the farmer. However, according to the effects of field paths about landscape mosaïc, it is necessary to set up a collective management of plant diversity with all actors sharing the studied territory.

**Keywords** : co-inertia analysis, crop field, field path, functional traits, k-tables methods, landscape, organic farming, partial triadic analysis, permanent grassland, systems of farming production, vegetation gradient.

