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

Guillaume Fried

▶ **To cite this version:**

Guillaume Fried. Variations spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Bourgogne, 2007. Français. NNT : . tel-02004862

HAL Id: tel-02004862
https://hal.science/tel-02004862

Submitted on 2 Feb 2019

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

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

UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR EN SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE

Spécialité : Biologie des Populations, Génétique et Ecoéthologie
Formation Doctorale : Gènes, Sélection, Adaptation
Ecole Doctorale : Buffon, « Images et Modélisation des Objets Naturels »

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

Présentée et soutenue publiquement

par

Guillaume FRIED

Le 30 novembre 2007

Directeur de thèse : François BRETAGNOLLE

JURY

C. LAVIGNE, Chargée de recherche (INRA Avignon)	Examinatrice
M.-L. NAVAS, Professeur (SupAgro Montpellier)	Rapporteur
D. COUVET, Professeur (MNHN Paris)	Président
M. DELOS, Ingénieur (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche)	Invité
J.-F. SOUSSANA,Directeur de recherche (INRA Clermont-Ferrand)	Rapporteur
X. REBOUD, Directeur de recherche (INRA Dijon)	Co-encadrant de thèse

Remerciements

Je tiens à exprimer ma grande reconnaissance à l'égard de toutes les personnes qui m'ont aidé dans la réalisation de cette thèse. Plus particulièrement ces remerciements s'adressent…

A l'équipe qui m'a encadré,
Xavier Reboud, pour la confiance que tu m'as accordé, pour ton indéfectible disponibilité et tes encouragements soutenus. Ton enthousiasme et ton esprit de synthèse ont fait de toi un encadrant de thèse remarquable.
François Bretagnolle, pour tes conseils avisés et ton apport en écologie fondamentale.
Bruno Chauvel, pour ton aide constante tout au long de ces trois années. Je retiendrais particulièrement ton soutien durant les dernières semaines. Je sais que j'ai été un thésard privilégié en partageant le bureau avec un chercheur ayant d'aussi grandes qualités humaines et pédagogiques.
Fabrice Dessaint, un grand merci pour tes recommandations concernant les statistiques, pour les analyses et figures réalisées sous R et pour les réflexions intéressantes que l'on a engagées sur l'analyse des données diachroniques !
Jacques Gasquez, pour votre soutien concernant toutes les actions liées au réseau Biovigilance Flore, en particulier dans la réalisation des formations à la reconnaissance des adventices destinées aux agents SRPV-FREDON.
Sandrine Petit, mille mercis pour les pistes de réflexion sur les articles en cours et pour l'accueil et l'organisation de mon séjour au CEH de Lancaster ! J'en profite aussi pour remercier Lisa Norton, Simon Smart et Lindsay Maskell pour les discussions fructueuses autour du *Countryside Surveys*.

Aux membres du jury,
Merci à Marie-Laure Navas et Jean-François Soussana d'avoir bien voulu être rapporteur de cette thèse. Je remercie également Denis Couvet et Claire Lavigne d'avoir accepté de faire partie du jury.

Aux membres du comité de thèse,
Merci à Thierry Tatoni et Anne Bonis, pour leur sprécieux conseils.

Aux financeurs et au réseau Biovigilance Flore,
Je tiens à remercier la sous-direction de la qualité et de la protection des végétaux de la DGAL pour leur soutien et pour avoir cru à mon projet de thèse.
En particulier, je tiens à exprimer ici ma gratitude à l'égard de Marc Delos son grand professionnalisme et son enthousiasme inaltérable à l'égard du réseau Biovigilance Flore.
Mes plus vifs remerciements vont à l'ensemble des agents de la Protection des Végétaux et des FREDON qui réalisent les relevés de flore et les enquêtes agricoles dans le cadre du réseau Biovigilance Flore. Les données que vous récoltez sont une mine d'or ! Cette thèse vous est dédiée.
Merci à toutes les régions qui nous ont accueillis lors des formations ou réunions Biovigilance.

A Gilbert Barralis,
pour avoir initié l'étude des communautés adventices dans les années 1960. Ce fut un grand honneur pour moi de vous rencontrer et de vous emmener sur le terrain revisiter des parcelles que vous aviez étudiées il y a 30 ans. Ma thèse doit beaucoup à vos premiers travaux ! A qui le tour dans 30 ans ?

A l'ensemble du labo de « Biologie et Gestion des Adventices »,
j'ai pris beaucoup de plaisir à travailler en votre compagnie. Merci en particulier à toutes les personnes qui m'ont aidé sur le terrain lors des campagnes de relevés floristiques et pédologiques en Côte-d'Or et à Fenay, sous la pluie, contre le vent ou à 40°C, vous étiez toujours là pour m'épauler… Louis Assémat, Emilie Cadet, Bruno Chauvel, Arnaud Coffin, Fabrice Dessaint, Jacques Gasquez, Christian Gauvrit, Christophe Girod, Sylvie Granger, Bertrand Jacquemin, Gilles Louviot, Beryl Laitung, Damien Marage, Helmut Meiss, Xavier Reboud et Maurice Trémoy. Un grand merci à Dominique Meunier pour les conseils sur les analyses de terres et l'utilisation du GPS.
Merci à Claudine Chotel et Sandrine Geslain pour leur patience dans le règlement parfois compliqué des affaires administratives…

À tous les agriculteurs de Fénay et de Côte-d'Or qui m'ont surpris sur leur parcelle,
Merci pour votre accueil et votre compréhension

Aux collaborateurs extérieurs qui m'ont permis de répandre la bonne parole,
Philippe Royer, pour m'avoir donné l'opportunité d'enseigner plusieurs années de suite la « Biodiversité des champs cultivés » dans l'option « Agriculture-Environnement » de l'ENESAD.

Philippe Jauzein, pour les discussions intéressantes sur les messicoles,
Xavier Pinochet (CETIOM) pour son intérêt dans le réseau Biovigilance Flore et la possibilité qu'il m'a offert de présenter mes résultats aux professionnels.

Aux stagiaires que j'ai co-encadrés,
Loïc, Fabien, Aurélie et plus particulièrement Christophe Girod dont l'efficacité me fut d'une aide précieuse pour conduire des centaines de relevés floristiques dans la courte fenêtre du mois d'avril 2006 !

A l'origine de ma thèse sur les communautés adventices, je tiens à remercier Michel Hoff et Jean-Pierre Reduron qui m'ont permis de travailler sur la flore messicole en Alsace.
Je tiens également à remercier ici Jacques Caneill, qui fut mon Professeur d'agronomie à l'ENESAD et dont l'aide a été utile dans l'élaboration du dossier ayant permis de décrocher l'accès à la Formation Complémentaire Par la Recherche.

A mes collègues et amis,
Ces trois ans de dur labeur n'ont été supportables que grâce à des moments de détente autour d'une bonne bière : Bertrand (Euch te beuch 1), Boris, Cécile (Nietzsche & Cioran !), Emilie, Guillaume (Euch te beuch 2 !), Julie, Karel, Seb, Séverine merci pour les superbes soirées passées ensemble. Que Raph et Renaud soient également remerciés ici. Merci aussi à Virgile pour sa *Mandubienne* (le choix du site de Fénay n'était pas un hasard !).
Mention spéciale à Emilie qui fut durant ces trois années ma fidèle acolyte dans toutes les sorties botaniques à la découverte de la Côte-d'Or. Ce fut une grande joie de pouvoir partager ma passion avec toi en prospectant à la recherche de quelques messicoles mythiques…
A mes anciennes collègues de l'ENESAD : Véro, Fred & Céline.
Merci à Kalevi & Marti de m'avoir permis de m'évader du champ scientifique en exprimant mes pensées en musique…

A mon amie,
Aude, merci pour ta complicité, ton soutien, en particulier dans les dernières semaines, tu m'as beaucoup facilité la tâche pour finir dans les temps… Te remercier est un bien faible mot au regard de ce que tu as accompli !

A ma famille,
Merci à mes parents et à ma famille qui ont toujours cru en moi.

Et enfin, aux communautés adventices !
J'ai vécu trois ans avec vous, du terrain aux théories en passant par les espaces multivariées… Vous étudier est véritablement passionnant !

Liste des articles

Article I : Fried G., Norton L.R., Reboud X. Composition and richness of weed species communities do not correlate to the same environmental factors and management practices. En préparation.

Article II : Fried G., Reboud X. 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *Oléagineux, Corps gras, Lipides* 14 *: 130-138.*

Article III : Fried G., Reboud X., Gasquez J. Delos M., 2007. Le réseau « Biovigilance Flore » : Présentation du dispositif et première synthèse des résultats. *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007 : 315-325

Article IV : Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud, X. 2005. Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma-LDV* 586: 47-51.

Article V : Fried G., Chauvel B., Reboud X., Chollet D., Bombarde M., Delos M., 2006. Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ? *Phytoma-LDV* 596 : 37-43.

Article VI : Fried G., Reboud X., Bibard V., Bombarde M., Delos M. 2006. Mauvaises herbes du maïs. 25 ans d'évolution dans les grandes régions de production. *Perspectives Agricoles* 320 : 68-74.

Article VII : Fried G., Chauvel B., Reboud X. A functional analysis of large-scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000. *Journal of Vegetation Science*. Accepté avec modifications. (ref : JVS5284).

Article VIII : Fried G., Dessaint F., Reboud X. Increased cultivation of oilseed rape and N-fertilization as the main drivers in long-term changes of arable weed flora in Côte-d'Or (France). En préparation.

Article IX : Fried G., Reboud X. Arable weed classification along a specialist/generalist index highlights changes in agricultural land. *Oecologia*. Soumis. (ref : OEC-KG-2007-0828).

Article X : Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F., Chauvel, B. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Research*. Accepté. (ref : WRE-2007-0034).

Article XI : Fried G., Reboud X., 2007. Au-delà du simple constat, comment analyser et prévoir les évolutions de la flore adventice ? *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 367-376.

Article XII : Dessaint, F., Fried, G., Barralis, G., 2007 - Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ? *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 417-426.

Article XIII : Fried G., Dessaint F., Reboud X. Long term trends in the weed flora of arable fields and crop edges in north eastern France. En préparation.

Article XIV : Fried G., Girod C., Jacquot M., Dessaint F. 2007. Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures. *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 346-355.

Article XV : Fried G., Dessaint F., Reboud X. Diversity in arable fields : losing the common and widespread weeds lead to species compositional differentiation. En préparation.

Sommaire

Contexte 4
Grille de lecture de la thèse 4
Objectifs de la thèse 4

Partie I : Synthèse des articles 7

Introduction: contexte général et définitions 7

Le poids de l'homme dans la trajectoire des communautés 7
La flore adventice des cultures annuelles comme modèle écologique 9
Le réseau Biovigilance Flore et les autres sources de données 12

Chapitre 1. Règles d'assemblage des communautés adventices 17

1.1. Variations du degré de structuration des communautés adventices en fonction de l'échelle spatiale et du pool d'espèces 18

1.2. Importance relative des facteurs abiotiques sur la composition des communautés adventices : vers la définition de règles d'assemblage ? 21
1.2.1. Hiérarchisation des filtres régulant l'assemblage des adventices 21
1.2.2. Influence du pool d'espèces considérés 24
1.2.3. Les mêmes facteurs sont-ils toujours actifs à trente années d'intervalles 24

1.3. Conclusion 24

Chapitre 2. Etat des lieux du statut des espèces adventices dans les principales cultures et son évolution depuis 1973 26

2.1. Fréquence et abondance des adventices des cultures annuelles 27
2.1.1. Diversité et distribution géographique 27
2.1.2. Fréquence et abondance des espèces adventices 28

2.2. Changements floristiques dans les principales cultures entre 1973 et 2005 30
2.2.1. Variations temporelles de la végétation : le cas de la flore adventice 30
2.2.2. Evolution du statut des principales mauvaises herbes entre 1973 et 2005 31
2.2.3. Intensité du *turnover* 32
2.2.4. Vers une spécialisation des flores de chaque culture ? 34
2.2.5. Conclusion 35

Chapitre 3. Traits d'histoire de vie, valeurs indicatrices écologiques et groupes fonctionnels 37

3.1. Introduction 37
3.1.1. Traits fonctionnels 37
3.1.2. Valeurs indicatrices écologiques 39
3.1.3. Groupes fonctionnels 41

3.2. Utilisation des traits pour mettre en évidence les processus sous-jacents aux variations temporelles des communautés adventices 42
3.2.1. Apports méthodologiques 42
3.2.2. Identification des principaux filtres ayant modelé la flore adventice depuis les années 1970 44

3.3. Conclusion : les communautés adventices offrent un exemple original de convergence de traits 47

Chapitre 4. Niche écologique et concept d'espèces généralistes/spécialistes 49

4.1. Introduction : le concept de la niche écologique 49

4.2. Le concept d'espèces généralistes/spécialistes 49
4.2.1. Théories 50
4.2.2. Applications à l'agrosystème cultivé 50

4.3. Position dans la niche et prédiction de l'abondance et de la tendance démographique des espèces 54

4.4. Conclusion 56

Chapitre 5. Déclin de la biodiversité dans les agrosystèmes cultivés 57

5.1. Introduction 57
5.1.1. Statut des espèces messicoles et des espèces communes : quelles différences ? 57
5.1.2. L'homogénéisation biologique 58
5.1.3. Quelles causes sous-jacentes ? 59

5.2. Déclin de la flore adventice des champs de cultivés 59
5.2.1. Statut des adventices : un déclin quasi-général 59
5.2.2. Diversité et turnover à l'échelle locale (diversité α) 62
5.2.3. Evolution de la diversité β : vers une homogénéisation de la flore ? 64
5.2.4. Evolution du partitionnement de la diversité γ à l'échelle régionale 67

5.3. Déterminants de la diversité des communautés adventices 68
5.3.1. Quels facteurs influencent la richesse spécifique ? 68
5.3.2. Effets des herbicides 68
5.3.3. Effet de la taille de la parcelle 69
5.3.4. Conclusion 70

5.4. Variation spatiale de la diversité entre plein champ et bords de champs 70
5.4.1. Patrons de diversité 70
5.4.2. Rôle des bordures dans la conservation des espèces adventices 73

5.5. Conclusion 74

Conclusions générales & perspectives 75

Quels apports méthodologiques ? 75
Qu'a-t-on appris sur le fonctionnement des communautés adventices ? 76
Quelles théories d'Ecologie s'appliquent aux communautés adventices ? 77
Perspectives 79

Références bibliographiques 81

Partie II : Articles 96

NB: les chiffres entre crochets correspondent à la pagination des articles publiés.

Article I. Composition and richness of weed species communities do not correlate to the same environmental factors and management practices 96

Article II. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures [130-138] 114

Article III. Le réseau « Biovigilance Flore » : Présentation du dispositif et première synthèse des résultats [315-325] 123

Article IV. Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans [47-51] 134

Article V. Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ? [37-43] 139

Article VI. Mauvaises herbes du maïs. 25 ans d'évolution dans les grandes régions de production [68-74] 146

Article VII. A functional analysis of large-scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000. 151

Article VIII. Increased cultivation of oilseed rape and N-fertilization as the main drivers in long-term changes of arable weed flora in Côte-d'Or (France) 179

Article IX. Arable weed classification along a specialist/generalist index highlights changes in agricultural land 201

Article X. Can the large ecological amplitude of Ambrosia artemisiifolia explain its invasive success in France? 241

Article XI. Au-delà du simple constat, comment analyser et prévoir les évolutions de la flore adventice ? [367-376] 281

Article XII. Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ? [417-426] 291

Article XIII. Long term trends in the weed flora of arable fields and crop edges in north eastern France 301

Article XIV. Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures [346-355] 329

Article XV. Diversity in arable fields: losing the common and widespread weeds lead to species compositional differentiation 339

Contexte

Ce travail de thèse prend place dans le contexte de la mise en place d'un réseau national d'observations (*monitoring*) de la flore adventice des grandes cultures, réseau soutenu et financé par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. Fruit d'une collaboration entre l'INRA et le Service de la Protection des Végétaux, ma thèse correspond à une Formation Complémentaire Par la Recherche (FCPR) visant à former un spécialiste de l'Ecologie des adventices, à l'interface entre recherche et gestion plus administrative des questions relatives à la flore adventice, aux espèces envahissantes et à la biodiversité dans l'espace agricole. Cette donnée n'est pas sans conséquence sur la manière dont s'est déroulée cette thèse. Une part importante de mon travail durant ces trois années a en effet consisté à coordonner l'action du réseau en affinant les protocoles d'échantillonnage, en assurant la formation des agents à la reconnaissance de la flore adventice et en garantissant un retour des résultats sous la forme d'articles de vulgarisation. Ce dernier point vient justifier la forte proportion d'articles présentés en français. Cette partie descriptive - avec les limites scientifiques liées à ce type de travail - était cependant nécessaire : i) afin que les acteurs du réseau perçoivent concrètement un retour à leurs investissements importants et ii) pour assurer la cohésion globale d'un réseau naissant dont aucun état des lieux n'était disponible après plusieurs années d'existence. Pour autant, avec 8 articles acceptés, soumis ou en préparation dans des revues à comité de lecture, la valorisation scientifique des résultats n'a pas été négligée. Le degré d'avancement de ces articles demeure cependant très variable. Il convient de préciser qu'une période de quelques mois après la thèse est prévue pour finaliser ces travaux et valoriser des parties qui n'ont pas encore fait l'objet d'articles ou qui sont encore actuellement en français.

Grille de lecture de la thèse

Nous avons fait le choix d'écrire une thèse basée sur une série d'articles publiés, soumis ou en préparation. La partie essentielle de l'exercice scientifique académique de la thèse est contenue dans ces 15 articles qui forment une progression cohérente et logique des idées. La première partie de ce document constitue une synthèse des articles resituant le travail de thèse dans un cadre plus général et expliquant la logique générale qui cimente les articles entre eux avec des éléments qui ne figurent pas dans les publications. Elle n'a pas vocation à développer *in extenso* tous les résultats qui sont en revanche détaillés dans la seconde partie de la thèse constituée par les 15 articles. Les paragraphes suivant énoncent les objectifs poursuivis dans cette thèse et dresse la logique générale de la succession des articles présentés.

Objectifs de la thèse

L'Ecologie des communautés semble avoir beaucoup progressé en cherchant à énoncer des règles générales d'assemblage des espèces en communautés (*assembly rules*) notamment à travers des approches utilisant les traits de vie des espèces ou en cherchant à transposer à l'échelle de la communauté des concepts jusque là développés par les généticiens ou biologistes des populations (théorie neutraliste, généralistes/spécialistes). L'étude des communautés adventices et de l'agrosystème cultivé est longtemps restée

(en France) l'apanage des agronomes. D'un côté les écologues ont jugé le milieu cultivé comme trop artificialisé, d'autre part, les agronomes ont souvent jugés les questions d'Ecologie trop théoriques et sans applications pratiques immédiates. Avec cette thèse nous avons voulu tester l'intérêt d'utiliser le modèle des communautés adventices en Ecologie et symétriquement d'utiliser les théories d'Ecologie pour mieux comprendre ou gérer les communautés adventices. Le fil conducteur de cette thèse est ainsi double et symétrique.

D'une part, il s'agit de tester des théories générales d'Ecologie (des communautés) en utilisant le modèle des communautés adventices des cultures annuelles. Cet angle de travail doit permettre de resituer le fonctionnement des communautés adventices, peu étudié par les écologues, par rapport aux communautés des autres écosystèmes. Ce faisant, nous tenterons de faire la distinction entre règles générales d'Ecologie s'appliquant à toutes les communautés et règles particulières propres aux communautés des agrosystèmes cultivés.

Symétriquement, il s'agit d'autre part d'appliquer les théories d'Ecologie pour explorer les patrons d'organisation et comprendre les processus à l'origine des variations spatiales et temporelles observées au sein des communautés adventices. Ce second point conduirait à : i) une meilleure capacité de prédiction des évolutions de flore, ii) une meilleure appréhension de la structuration et de la biodiversité de ces communautés végétales et iii) une gestion plus rationnelle des adventices. Evidemment cet objectif peut paraître ambitieux et je ne peux prétendre en avoir couvert qu'une partie au cours de ces trois années.

Plus précisément, cette thèse visait donc à répondre à 5 questions : i) quelles sont les règles gouvernant l'assemblage des espèces adventices en communautés ? Quel est le poids de l'homme par rapport à l'environnement dans ces règles ? ii) quelle est l'intensité des changements de flore au cours du temps ? iii) quel est l'impact de l'homme sur la diversité des communautés et quelles en sont les conséquences potentielles sur le fonctionnement de l'écosystème ? iv) les approches par les traits des espèces permettent-elles de mettre en évidence les processus de sélection des espèces au sein des communautés ? v) les caractéristiques de la niche écologique des espèces (taille, position) fournissent-elles des clés du comportement démographique des espèces et de la composition des communautés ?

Le Chapitre 1 aborde les règles générales d'assemblage des communautés adventices. L'artificialité du milieu cultivé peut laisser supposer la formation d'associations aléatoires d'espèces en communauté. L'existence d'une structuration non-aléatoire des communautés adventices est testée par des modèles nuls. La variation du degré de structuration des communautés est comparée à différentes échelles spatiales, à 30 ans d'intervalles et en fonction de différents sous-ensembles d'espèces. Les poids respectifs des techniques culturales et du milieu physique sur la composition des communautés sont évalués à différentes échelles par des méthodes multivariées (I, II). Le poids du type de culture est particulièrement détaillé comme un exemple de convergence de traits.

Le Chapitre 2 dresse l'état des lieux de la flore adventice à partir du réseau Biovigilance Flore (III). Le point sur le changement de statut des espèces est établi dans les principales cultures (II, III, IV, V, VI) et une

synthèse générale est produite. Au-delà de cet état des lieux volontairement descriptif, les chapitres 3 et 4 visent à interpréter les changements de flore à partir de différentes approches d'Ecologie.

Dans le Chapitre 3, nous montrons comment l'utilisation des traits d'histoire de vie et/ou des valeurs indicatrices écologiques des espèces et leur classement en groupes fonctionnels permettent de dépasser la simple description d'une liste d'espèces et de mettre en évidence les processus qui sélectionnent la flore adventice (VII, VIII).

Deux théories découlant du concept de la niche écologique sont testées dans le Chapitre 4. Le classement des adventices sur un gradient d'espèces généralistes/spécialistes permet de resituer l'évolution de la composition des communautés adventices dans le cadre plus général de l'hétérogénéité temporelle de l'habitat (IX). L'évolution du ratio généralistes/spécialistes au sein des communautés est analysée en fonction de la complexité de la rotation face à une monoculture et plus généralement à trente ans d'intervalle. L'amplitude de la niche est aussi évaluée dans le cas d'une espèce envahissante (*Ambrosia artemisiifolia* L.) (X). Une application générale du concept de niche consiste à évaluer comment le positionnement des parcelles cultivées au sein, dans la marge ou à l'extérieur de la niche écologique possibles des espèces peut canaliser l'abondance possible des espèces (XI).

L'impact de l'homme sur la biodiversité de l'agrosystème cultivé est abordé dans le Chapitre 5. L'évolution de la diversité α (richesse spécifique, abondance) par parcelle est quantifiée à partir d'un jeu de donnée diachronique collectée à l'échelle régionale (XII, XIII). L'évolution de la diversité β (similarité moyenne de la composition entre parcelles) est analysée pour tester l'hypothèse d'une homogénéisation biologique des communautés à l'échelle taxonomique et fonctionnelle (XV). Afin d'expliquer les facteurs potentiellement à l'origine de cette baisse de diversité, les gradients spatiaux de richesse spécifique sont analysés en fonction des techniques culturales, du milieu physique et du paysage à partir des données du réseau nationale Biovigilance Flore (I). Enfin, la structuration spatiale de la diversité des communautés est analysée à l'échelle des différents compartiments du paysage agricole (XIV) et le rôle des bordures dans la conservation des espèces en déclin est discuté (XIII, XIV).

Introduction : contexte général et définitions

Avant de vous exposer la synthèse des articles, il est nécessaire de rappeler différents points. L'introduction vise à i) resituer le travail dans un questionnement plus large autour de l'Ecologie des communautés et de l'impact de l'homme sur les modifications de la végétation ; ii) présenter, définir et expliquer le choix du modèle d'étude et iii) présenter la complémentarité des jeux de données analysés.

Le poids de l'homme dans la trajectoire des communautés

Les meilleures estimations suggèrent qu'entre 1,5 et 30 millions d'espèces vivent actuellement sur terre (May, 1990). L'infime fraction de cette collection globale d'espèces trouvées dans une portion de l'espace et du temps forme une communauté écologique (Begon *et al.*, 1990 ; Morin, 1999). Un des objectifs majeurs de l'Ecologie des communautés est de comprendre quelles sont les règles générales d'assemblage des espèces en communautés (*community assembly rules*) à partir d'un pool régional d'espèces plus large (Figure 1).

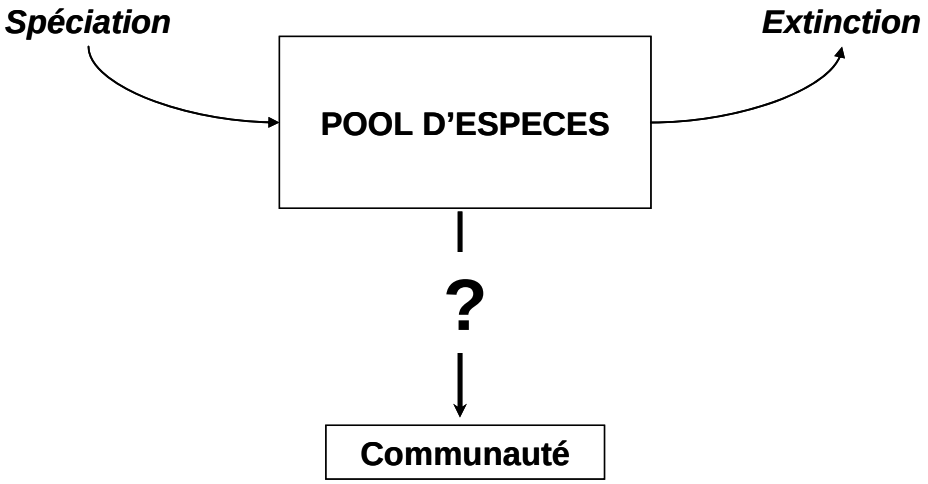
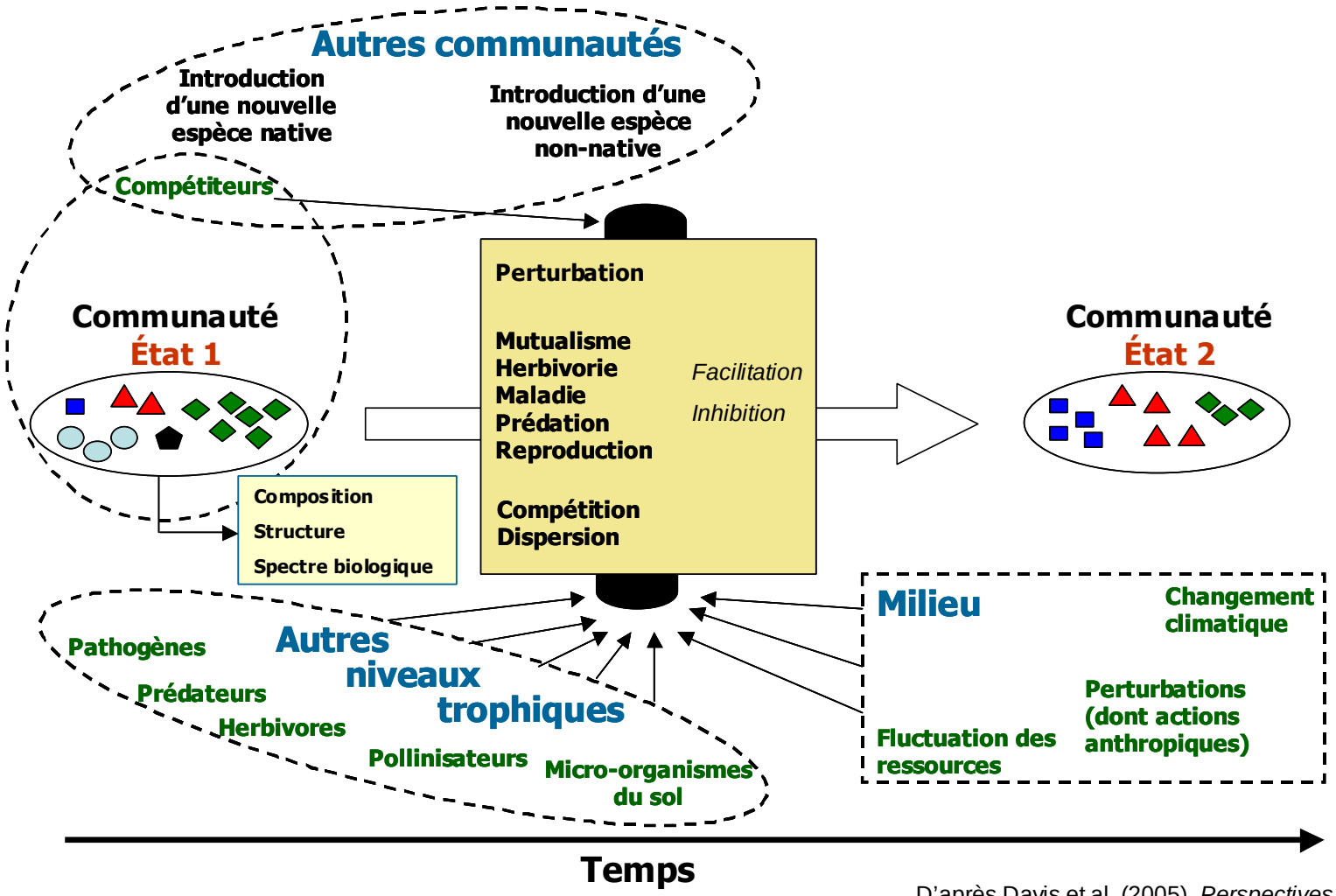


Figure 1. Les règles d'assemblage, une question centrale en Ecologie des communautés : comment les communautés s'assemblent-elles à partir d'un pool d'espèces ? En contraste, les évolutionnistes de leur côté traitent de la formation du pool d'espèces (D'après Keddy & Weiher, 1999).

A l'origine, comme pour d'autres disciplines, l'Ecologie des communautés était une science descriptive. L'objectif était d'identifier, de décrire et de classer (phytosociologie) les communautés présentes dans les différents écosystèmes terrestres (Clements, 1916). Plus récemment et notamment grâce à la mise au point d'outils d'analyse puissants utilisant l'informatique, l'Ecologie des communautés a progressé au-delà de la simple description des patrons et se focalise sur la compréhension des processus à l'origine des patrons observés. Les questions que pose l'Ecologie des communautés paraissent simples : comment évolue la structure des communautés au cours du temps ? Peut-on prédire les changements de composition au sein d'une communauté ? Pourquoi y a t'il autant (ou si peu) d'espèces dans une communauté ? Est-ce que les communautés contenant beaucoup d'espèces fonctionnent différemment des communautés en contenant peu ?



D'après Davis et al. (2005). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*

Figure 2. Les principaux processus pouvant être à l'origine de l'évolution de la végétation. Dans cette thèse on s'intéressera essentiellement aux conséquences des changements du milieu et en particulier des perturbations anthropiques.

Comment la composition de la communauté varie le long de gradients spatiaux ? Est-ce que l'addition ou la disparition d'une espèce affecte la distribution ou l'abondance des autres espèces ? Etc.. Mais face à la complexité exponentielle des interactions avec le nombre d'espèces considérées, nombres de ces questions ne sont en fait pas encore résolues et/ou font encore débat. Ces interrogations ont pris un relief considérable et un certain degré d'urgence avec la montée de préoccupations environnementales. Les impacts toujours plus grands et visibles des activités anthropiques questionnent désormais sur la viabilité limite des communautés et l'intérêt du suivi et de la protection de certaines espèces parapluies (Simberloff, 1998) ou des espèces communes (Gaston & Fuller, 2007).

L'écosystème terrestre est actuellement soumis à un niveau de perturbations anthropiques sans précédent et toujours croissant (Vitousek *et al.*, 1997). Le souci de distinguer le poids de l'homme de celui des cycles naturels dans les processus écologiques est ainsi devenu une question essentielle en Ecologie (Davies *et al.*, 2006). Dans les études concernant le réchauffement climatique, les climatologues estiment que les activités humaines sont à l'origine d'une hausse de 30% de la teneur en CO_2 dans l'atmosphère depuis la révolution industrielle (Schimel *et al.*, 1995). Selon Goudie (2000), la végétation serait le compartiment de notre environnement dont l'évolution a été le plus affecté par l'homme à travers l'utilisation des terres. Au-delà du poids de l'homme dans la modification des écosystèmes, une issue majeure des recherches en Ecologie des communautés consiste désormais surtout à déterminer quelles peuvent être les conséquences de ces changements (Tilman, 1999b). Les communautés les plus riches sont-elles les plus stables (Tilman & Downing, 1994) ou au contraire les plus dynamiques ? La richesse spécifique (Kennedy *et al.*, 2002) ou les patrons d'abondance-dominance (Smith *et al.*, 2004) d'une communauté peuvent-il expliquer sa résistance aux invasions ? Existe-t–il une situation de non-retour où l'appauvrissement d'une communauté entraîne son incapacité à répondre aux perturbations ? (Notion de résilience – Barbour *et al.*, 1999). Une communauté appauvrie devient-elle moins performante pour assurer le recyclage des flux de matière, le stockage de carbone (Hooper & Vitousek, 1998) ? Quelles propriétés doit présenter une communauté occupant un environnement très contraignant et/ou très fluctuant ?

De nombreux processus peuvent affecter la trajectoire d'une communauté végétale (Figure 2). A travers ses activités, l'homme crée des perturbations qui ont un impact direct sur la flore : modification de l'utilisation des terres (déforestation, mise en culture ou abandon des terres, urbanisation), feux, introduction de nouvelles espèces, etc. Les activités humaines peuvent également avoir un impact indirect sur la trajectoire des communautés végétales en affectant le milieu physique : composition chimique du sol (eutrophisation, pluies acides), climat (réchauffement climatique) ou l'environnement biologique en interaction avec la végétation (altération des communautés animales en particulier les espèces pollinisatrices et/ou celles participant à la dispersion des végétaux). Démêler la part de l'homme dans l'évolution de la végétation est donc une entreprise complexe car pour un même processus (évolution du milieu physique), il faut distinguer les effets les plus directs (proximaux) des impacts humains (défrichage), des effets indirects (distaux) telle que l'eutrophisation des sols ou des eaux de ruissellement.

Les champs cultivés constituent un écosystème (agrosystème) peu étudié par les écologues du fait de son histoire trop récente ou de son caractère trop artificialisé par le travail du sol et l'utilisation de pesticides. Il revêt pourtant un caractère exceptionnel du fait de la fréquence et de l'intensité des perturbations qui y sont conduites dans l'objectif de maintenir des conditions favorables à l'accumulation de biomasse (pour la récolte de la culture). Ainsi, la flore adventice des agrosystèmes cultivés pourrait fournir un modèle insolite pour étudier les règles d'assemblage des communautés ainsi que pour étudier les effets de l'activité humaine et ses conséquences sur la formation de ces associations.

La flore adventice des cultures annuelles comme modèle écologique

Les plantes adventices désignent toutes les plantes qui se développent spontanément dans les milieux modifiés par l'homme (Godinho, 1984). Selon cette définition, la flore adventice des cultures correspond à l'ensemble de la végétation spontanée présente dans un champ hormis l'espèce cultivée. Dans cette thèse on utilise le terme 'communauté adventice' pour désigner un ensemble d'espèces trouvées dans une même portion de l'espace (au sein d'une zone homogène dans une parcelle cultivée) et du temps (au moment où est effectué le relevé floristique). Dans la suite du texte, les termes 'adventice' et 'mauvaises herbes' seront utilisés sans distinction bien que le second terme soit en réalité inclus dans le premier et constitue une notion très relative.

En France, on trouve environ 1200 espèces adventices dans les cultures (Jauzein, 2001a). Cette diversité a fait l'objet de travaux de synthèse conduisant notamment à distinguer les espèces selon leurs origines paléoclimatiques d'appartenance (Aymonin, 1965 ; Maillet, 1993 ; Jauzein, 2001a) ou leur date de présence avérée sur un territoire. En effet, une partie de la flore adventice est composée d'espèces indigènes qui ont trouvé dans l'ouverture de la végétation des champs cultivés un milieu propice (apophytes). D'autres espèces ont été introduites en France (xénophytes) souvent via l'importation de semences d'espèces cultivées (François, 1929). Ce processus a démarré dès les prémices de l'agriculture au néolithique avec l'arrivée des premières céréales depuis le Proche-Orient. Les espèces adventices introduites durant cette période sont qualifiées d'archéophytes qui désignent aussi par extension les espèces (plus rares) introduites durant le Moyen-Âge. Une seconde vague d'introductions a débuté avec la découverte des Amériques qui a ouvert les échanges à une flore complètement différente de la flore paléo-tempérée. Ces espèces arrivées en France à partir du XVI^{ème} siècle sont désignées par le terme de néophytes. Les archéophytes sont traditionnellement intégrées à la flore spontanée par les botanistes (coquelicot, bleuet). Les néophytes qui n'ont commencé à se naturaliser qu'à partir de la fin du XVIII^{e} siècle sont en revanche considérées comme des espèces étrangères. Derrière cette diversité des origines, les espèces composant la flore adventice des champs cultivés ont cependant un point commun : l'adaptation aux perturbations et, à un moment ou un autre de l'histoire agricole, l'adaptation aux techniques culturales qui ont favorisé leur expansion.

Les communautés adventices comme modèle pour tester les théories d'Ecologie

Plusieurs caractéristiques font de l'agrosystème cultivé un modèle d'étude qui pourrait être plus propice que d'autres écosystèmes naturels pour tester des théories d'Ecologie et mesurer le poids de l'homme dans le processus d'évolution des communautés (Booth & Swanton, 2002). Premièrement, les champs cultivés constituent un milieu très artificialisé, en grande partie contrôlé par l'homme. Ainsi, l'espèce dominante de la communauté (l'espèce cultivée) est prédéterminée, le type et la fréquence des perturbations (i.e. les opérations de travail du sol, l'application d'herbicides) ainsi que le niveau d'éléments nutritifs apportés sont entièrement contrôlés par l'homme dans un objectif de créer la situation optimale à l'expression du potentiel productif de la seule espèce cultivée. Ces contraintes sont facilement manipulables et sont d'intensité modulable : à travers la diversité des techniques culturales existantes, on peut tester l'effet sur la flore de nombreux types de perturbations : date de travail du sol, complexité des rotations créant différents degrés d'hétérogénéité temporelle, etc., ou différents niveaux d'apports en éléments nutritifs. Deuxièmement, l'agrosystème cultivé est un système très dynamique où les contraintes (i.e. les techniques culturales) évoluent rapidement. En particulier au cours des 50 dernières années, l'agriculture a connu de profonds changements. Ainsi, entre 1950 et 1990, la quantité de fertilisants utilisés en France a été multipliée par dix, passant de 250 000 à 2 600 000 tonnes environ pour une surface cultivée ayant peu augmenté (Agreste, 2001). Le désherbage des cultures, longtemps manuel puis mécanisé, s'est ensuite rapidement développé par l'utilisation de substances chimiques de synthèses (herbicides) à partir des années 1950 (Gasquez, 2005). Parallèlement, le labour est d'abord devenu plus intense et plus profond grâce à l'augmentation de la puissance des machines agricoles puis, plus récemment une tendance à développer des pratiques de travail superficiel ou de non-travail du sol ont connu un succès grandissant auprès des agriculteurs. Les changements ne manquent pas et l'histoire a montré que les communautés adventices réagissaient généralement très rapidement à ces changements du milieu. Pour preuve, le statut des espèces adventices des cultures est aujourd'hui très contrasté. De nombreuses espèces semblant inadaptées aux évolutions récentes sont en déclin : c'est le cas des espèces messicoles[1] (*Agrostemma githago*, *Bromus secalinus* - Jauzein, 2001b). D'autres adventices ont à l'inverse développé des populations abondantes en partie à la faveur de mutations conférant une résistance aux herbicides : *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua*, *Lolium* spp. (Gasquez, 1996). Enfin, plusieurs espèces étrangères notamment des espèces estivales américaines (*Abutilon theophrasti*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Panicum* spp., *Xanthium strumarium*) ont rapidement envahi le territoire ces dernières années (Chauvel *et al.*, 2005) souvent à la faveur de niches écologiques vacantes dans les cultures estivales (Maillet & Lopez-Garcia, 1999).

L'utilisation des communautés adventices comme modèle a aussi quelques limites. Le statut de thérophyte implique souvent l'existence d'un stock de semences présentant différentes caractéristiques de longévité, d'intensité ou hétérogénéité des dormances, etc., aptes à assurer la survie des populations des différentes espèces. La conséquence est un stock de semences du sol important, avec suivant les espèces, entre 1% et 20 % de la flore potentielle qui s'exprime chaque année dans une parcelle cultivée (Barralis &

[1] Les espèces messicoles sont des espèces archéophytes annuelles ayant un cycle de vie calé sur celui des céréales d'hiver. La plupart sont originaires du Proche-Orient ou du Bassin méditerranéen (Jauzein, 1997).

Chadoeuf, 1988 ; Debaeke, 1988). Cela rend complexe l'étude de la végétation puisque le stock de semences peut agir comme un tampon dans la réponse des communautés face aux perturbations. La dispersion des semences par les outils agricoles, par les moissonneuses-batteuses (Shirtliffe & Entz, 2005) ou par le vent peut conduire à la présence d'adventices dans des sites qui d'un point de vue des conditions écologiques ne leurs conviennent pas obligatoirement. Cela peut donc conduire à un « bruit de fond » pouvant brouiller l'analyse des relations entre flore et milieu.

Enfin, en ne considérant que la flore adventice on ne prend pas en compte les autres niveaux trophiques pouvant interagir avec les communautés adventices : les oiseaux et les insectes (Holland *et al.*, 2006) ou les petits mammifères (Povey *et al.*, 1993) inféodés aux cultures. Ces derniers ont un rôle dans la prédation des graines (Mauchline *et al.*, 2005) mais aussi dans le succès reproducteur (pollinisation) et dans la dynamique d'extension spatiale des populations (dissémination des espèces zoochores).

En résumé, en dépit de quelques limites potentielles que nous avons soulevées et que nous supposerons mineures, le milieu cultivé présente plusieurs avantages pour appliquer les théories d'Ecologie des communautés : les principales contraintes sont connues, elles sont modulables et évoluent rapidement au cours du temps, et le statut des espèces est très contrasté entre populations envahissantes et en déclin.

Des approches écologiques pour comprendre l'agrosystème

Les approches développées en Ecologie peuvent symétriquement faire progresser la Malherbologie dont la recherche s'est longtemps focalisée sur la biologie et l'écologie des espèces les plus nuisibles, sur leur évolution génétique (résistance aux herbicides), sur les effets de la compétition d'une mauvaise herbe avec une culture et sur les moyens de contrôle d'un problème spécifique à une mauvaise herbe dans une culture donnée (Derksen, 1996). Plus récemment, le développement des moyens de lutte intégrée contre les adventices a amené les malherbologues à développer des approches à l'échelle de la communauté (Clements *et al.*, 1994). En effet, les individus d'une espèce adventice au sein d'une parcelle cultivée ne sont que rarement isolés ou en seule interaction avec la culture, mais sont incorporés dans une communauté adventice. Quand une mauvaise herbe nuisible dominante est éliminée d'une communauté, d'autres espèces, soit nouvelles, soit déjà présentes, peuvent envahir la niche laissée vacante (Booth & Swanton, 2002). Pour éviter ce type de remplacement en cascades, la gestion des adventices a tout intérêt à être raisonnée à l'échelle de la communauté. Une gestion des mauvaises herbes basée sur des principes d'Ecologie des communautés devrait permettre de savoir comment ne pas favoriser une ou deux espèces particulières mais chercher, au contraire, les conditions propices au développement de communautés équilibrées. Il reste à explorer l'existence d'une relation entre diversité des pratiques culturales et stabilité dans le cas des communautés adventices (Clements *et al.*, 1994 ; Booth & Swanton, 2002).

In fine, être capable de disséquer l'effet de chaque pratique culturale en terme de règles d'assemblage des espèces conduira logiquement à une meilleure capacité de prédiction de l'effet des changements de pratiques sur la flore adventice : passage au non-labour, agriculture à faible intrant (agriculture biologique, intégrée) ou basée sur l'utilisation de cultures génétiquement modifiées (GM).

Cette thèse vise à répondre à trois questions : (1) les théories développées en Ecologie (des communautés) s'appliquent-elles aux communautés adventices très fluctuantes ? (2) qu'apprend-t-on de l'application de concepts de l'Ecologie sur l'impact relatif du milieu et de l'homme dans le fonctionnement des communautés adventices ? et (3) quelles clefs de compréhension (et donc de prévision) ces modèles nous fournissent-ils en regard des changements de flore observés ?

Pour répondre à ces questions, nous avons besoin i) de données (spatiales) permettant de relier la flore adventice aux conditions écologiques des parcelles cultivées (techniques culturales incluses) et ii) de données permettant d'accéder à la dynamique temporelle des communautés adventices. Différentes échelles géographiques semblent devoir être prises en considération : des échelles les plus larges couvrant des flores de paléoclimats différents aux échelles locales où les plantes adventices peuvent persister depuis une zone refuge qui n'est pas directement couverte par des pratiques agricoles : la bordure.

Le réseau Biovigilance Flore et les autres sources de données

Le réseau Biovigilance Flore

Le réseau Biovigilance Flore (BF) a été mis en place par le Ministère de l'Agriculture à partir de 2002 avec pour objectif de détecter d'éventuels effets non-intentionnels associés aux nouvelles techniques culturales sur la flore et la faune des agrosystèmes (et des milieux directement voisins) (Delos *et al.*, 2006). Près de 1000 parcelles de grandes cultures réparties sur l'ensemble de la France métropolitaine sont suivies annuellement (Figure 3). Sur chacune des parcelles, des relevés exhaustifs de la végétation sont effectués et l'ensemble des pratiques culturales ainsi que quelques données majeures sur le milieu physique (pH et texture du sol) et l'environnement de la parcelle sont recueillies (Tableau 1).

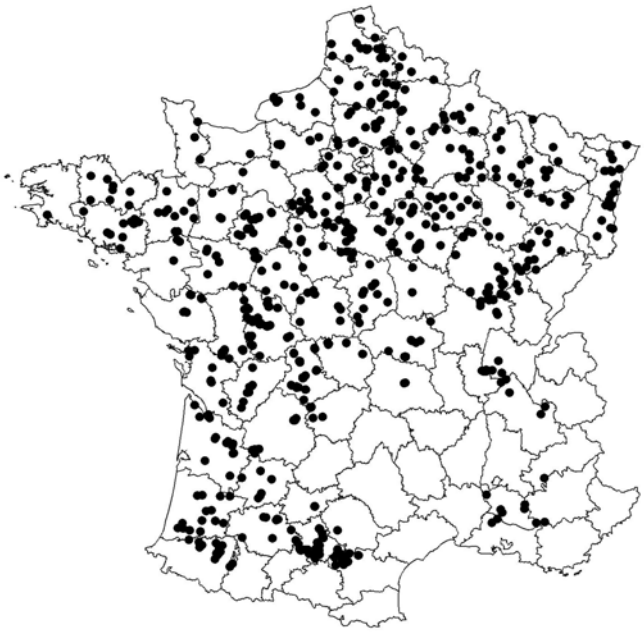


Figure 3. Distribution des 1130 parcelles de grandes cultures échantillonnées entre 2002 et 2004 au sein du réseau 'Biovigilance Flore'.

Tableau 1. Données floristiques et écologiques disponibles au sein des trois jeux de données collectés.

	Réseau Biovigilance Flore (BF)	**Réseau 'Barralis-Chadoeuf' (BC)**	**Plateforme 'Fénay'**
Couverture temporelle	2002-2004	1968-1976* et 2005-2006**	2005 et 2006
Couverture spatiale	France : 860 km (Nord-Sud) x 900 km (Est-Ouest)	Côte-d'Or : 115 km (N-S) x 88 km (E-O)	5 km x 3 km
Couverture spatiale à l'échelle de la parcelle	(1) Plein champ (1a) Zone témoin et (1b) Zone traitée	(1) Plein champ et (2) Bord de champ**	(1) Plein champ, (2) Bord de champ, (3) interface, (4) bordures herbacées
Nombre de parcelles	1130	245 * et 162 **	82
Nombres de relevés	2896	1105 * et 324 **	328
Techniques culturales	Culture Précédent cultural		
	Date de semis Travail du sol (outils, profondeur, date) Traitements herbicides (produits, dose, date) Irrigation		
Sol (analyses de sol)	pH Texture		
	Matière organique	Azote (N) total Carbone (C) total ** Calcaire (CaCO3) total Phosphore (P2O5) CEC Metson Calcium (Cao) Magnésium (MgO) Potassium (K2O) Sodium (Na2O) ** Teneur en cailloux * Teneur en gravier *	
Climat (moyennes mensuelles sur 30 ans)	Températures min., moy. et max. Précipitations ETP		
Environnement	Présence de haie, fossé Cultures voisines		

L'échantillonnage et les données du réseau BF présentent une série d'avantages et de limites. La précision des données agronomiques relevées est sans équivalent sur un nombre aussi important de parcelles (Tableau 1). L'ampleur de la couverture spatiale (gradients Nord-Sud et Est-Ouest d'environ 1000 km) doit *a priori* permettre de mettre en évidence des patrons d'organisation généraux au sein des communautés dépassant les particularismes régionaux. A l'inverse, le réseau ne permet pas de quantifier les processus spatiaux opérant à des échelles spatiales fines : dispersion des espèces entre parcelles voisines à l'échelle d'un paysage ou distribution des espèces depuis l'intérieur du champ jusqu'aux bordures des parcelles. Le suivi permanent d'un ensemble de parcelles permet d'accéder à la trajectoire des communautés. Avec trois années de données compilées au début de ce travail de thèse, nous ne disposons cependant pas encore d'un recul suffisant pour utiliser le réseau BF comme son propre référentiel pour analyser les changements temporels de la flore. Afin de combler ces limites et pour être en mesure de couvrir les processus opérant à différentes échelles spatiales et temporelles, nous avons organisé et réalisé la collecte de données complémentaires.

Variations temporelles (1)

D'un point de vue temporel, il n'existe pas en France de données équivalentes à celles du réseau BF avant 2002. Les premiers relevés disponibles pour la végétation des champs cultivés sont ceux réalisés par les phytosociologues à partir des années 1930 (Braun-Blanquet *et al.*, 1936 ; Breton, 1956) et jusque dans les années 1980 (Lacourt, 1977, Le Maignan, 1981). Cependant, la méthodologie de conduite des relevés diffère à plus d'un titre : i) les relevés sont souvent effectués au stade floraison, ii) la position spatiale du relevé est souvent localisée en bordure de parcelle et iii) l'échantillonnage est souvent biaisé en faveur des zones géographiquement riches en espèces rares ou caractéristiques.

Les données floristiques issues des essais pour l'homologation des herbicides présentent plus de similitudes avec celles récoltées par le réseau BF : distribution sur tout le territoire métropolitain, relevés effectués au stade plantule et présence d'une zone témoin. Ces données ont été compilées sur une période couvrant 1973 à 2001. Elles ne sont malheureusement pas disponibles sous forme d'une matrice floristique (relevés x espèces). Seules la fréquence et l'abondance des espèces les plus communes par culture sont données (soit de 25 à 32 espèces selon l'importance de la culture) dans des synthèses nationales effectuées pour la période 1973-1976 pour la plupart des cultures (Barralis, 1977) puis pour les seules céréales d'hiver entre 1986 et 1991 (Orlando *et al.*, 1992). La comparaison de ces données avec celles du réseau BF permet cependant d'évaluer le changement de statut des espèces les plus communes à l'échelle nationale sur une période de 30 ans.

La détection d'un changement de statut des espèces n'est toutefois pas une information suffisamment générale pour avoir un intérêt scientifique en soi ; cependant à partir de cette information, rechercher pourquoi certaines espèces sont en déclin et d'autres en extension devient possible (Krebs *et al.*, 1999 ; Warren *et al.*, 2001). La nature des données disponibles à l'échelle nationale nous oblige à nous focaliser sur les seules espèces communes : une partie des processus émergeant à l'échelle des communautés ou concernant les espèces rares peut donc nous échapper (voir le paragraphe suivant). Toutefois, on peut trouver un intérêt à ne

travailler que sur les seules espèces communes comme le montre le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (réseau STOC - Julliard *et al.*, 2003) mis en place par le Muséum National d'Histoire Naturelle: i) les espèces communes ont une large répartition géographique constituant ainsi un indicateur biologique couvrant assez uniformément tout un territoire ; ii) pour ces espèces à large répartition spatiale, un changement de statut représente une extinction ou un envahissement de plusieurs centaines ou milliers de parcelles cultivées ce qui reflète un événement ayant eu un impact *a priori* majeur ; iii) enfin, elles offrent une puissance statistique qui fait défaut dans l'étude des espèces rares.

La comparaison du statut des principales mauvaises herbes ne donne pas accès au processus affectant les propriétés émergentes à l'échelle de la communauté : évolution de la diversité et de la composition spécifique. D'autre part, les parcelles échantillonnées dans les témoins des essais herbicides des années 1970 ou 1980 ne sont pas les mêmes que celles du réseau BF entre 2002 et 2004. Afin d'éliminer les biais potentiellement liés aux différences de distribution géographique des échantillons dans les patrons de changements détectés, nous avons choisi de bâtir un jeu de données floristiques diachroniques basé sur l'échantillonnage des mêmes parcelles à quelques 30 années d'intervalles.

Variations temporelles (2) : le réseau 'Barralis-Chadoeuf'

De 1968 à 1976, les communautés adventices des cultures annuelles ont été étudiées par G. Barralis et R. Chadoeuf (Laboratoire de Malherbologie - INRA Dijon) sur 245 parcelles régulièrement travaillées et réparties sur l'ensemble du département de la Côte d'Or (réseau BC - Dessaint *et al.*, 2001). Cent soixante deux parcelles, représentant un transect de Beaune à Châtillon-sur-Seine (excluant l'Auxois et le Morvan) ont pu être précisément retrouvées et ont été ré-échantillonnées en 2005 et en 2006 (Figure 4).

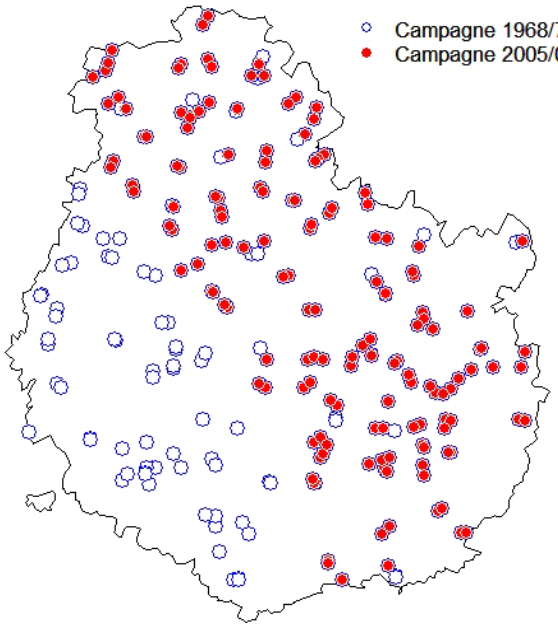


Figure 4. Localisation des parcelles échantillonnées en Côte-d'Or en 1968-76 (cercles bleu) et 2005-2006 (cercles plein rouge) au sein du réseau 'Barralis-Chadoeuf'.

Pour chacune des deux campagnes, une analyse des caractéristiques physico-chimiques du sol et une série de relevés floristiques ont été effectuées selon le même protocole (Barralis, 1976). Les protocoles d'échantillonnages et des relevés floristiques et pédologiques sont détaillés dans la section *Matériel et Méthodes* des articles VIII, XII, XIII et XV.

Variations spatiales à l'échelle du paysage : la plateforme de Fénay

Dans les réseaux BF et BC, qui couvrent respectivement une échelle biogéographique et une échelle régionale, chaque relevé est séparé d'au moins plusieurs centaines de mètres et plus souvent de plusieurs kilomètres. L'échantillonnage dans ces deux réseaux ne permet donc pas d'étudier plus spécifiquement les patrons d'organisation et les processus opérant à l'échelle d'un paysage. Or, les populations de nombreuses espèces adventices des cultures occupent un espace plus important que la seule parcelle cultivée dans le paysage agricole notamment dans les bords de champs et les habitats rudéraux voisins (Marshall, 1989 ; Wilson & Aebischer, 1995). Ainsi, les populations adventices au sein des parcelles cultivées peuvent être alimentées par des populations sources extérieures aux parcelles cultivées (talus, haies, bosquets, lisières de bois). Ces processus semblent toutefois relativement limités (Smith *et al.*, 1999), ce phénomène peut être plus ou moins important pour certaines espèces (cf. cas de *Stellaria media* - Devlaeminck *et al.*, 2005).

Du fait de ces interactions entre populations adventices des bordures et des pleins champs, la compréhension de la dynamique temporelle des communautés adventices au sein des cultures nécessite l'intégration d'une dimension spatiale supérieure au champ cultivé. Ainsi, certaines espèces adventices en danger auraient désormais leur optimum dans les bordures de parcelles (Kleinj & van der Voort, 1997). A cet égard, durant la seconde campagne 2005-2006 de relevés effectués sur le réseau BC, en plus du relevé floristique effectué dans le centre de la parcelle, des relevés ont été réalisés dans le bord de champ (Figure 5) afin de détecter des espèces qui auraient disparues du plein champ (Tableau 1).

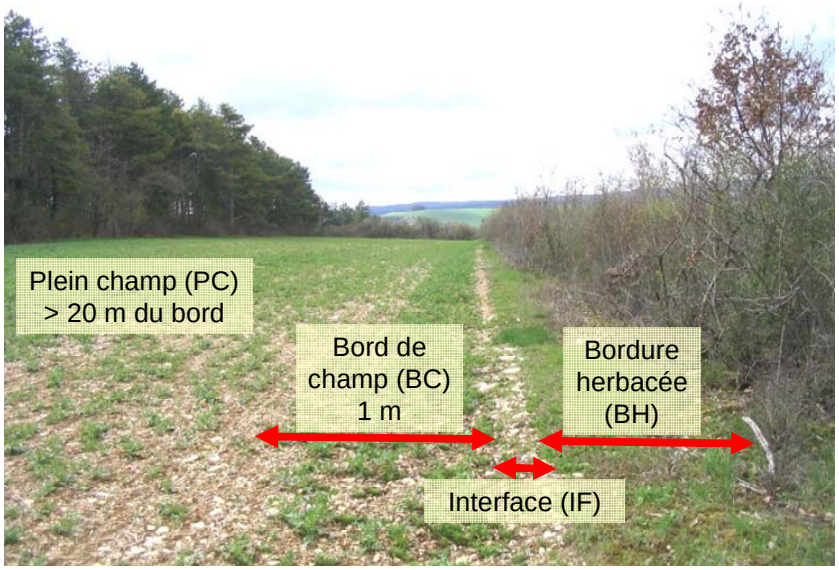
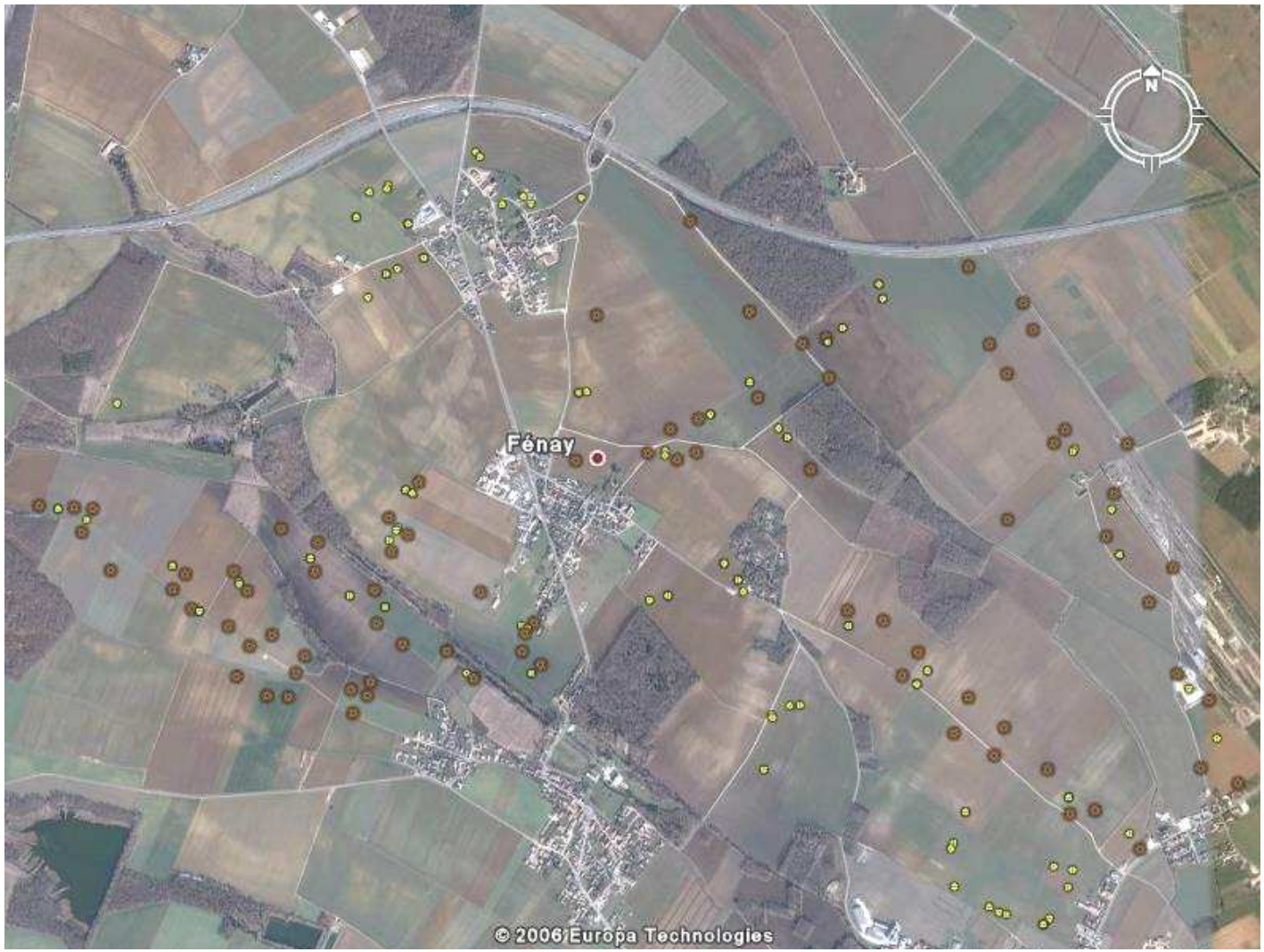


Figure 5. Différentes zones de la parcelle cultivée ayant fait l'objet de relevés de végétation distinct dans le réseau BC et la plateforme de Fénay.

Figure 6. Distribution des parcelles échantillons à l'échelle du paysage. En jaune les parcelles échantillonnées durant la campagne de 2005 ; en marron, les parcelles échantillonnées durant la campagne de 2006.



A l'échelle d'un paysage agricole, un ensemble de 82 parcelles de grandes cultures contiguës a été échantillonné sur environ 800 ha réparties sur trois communes proches de Dijon (Fénay, Saulon-la-Rue, Saulon-la-Chapelle : Figure 6). Dans chaque parcelle agricole échantillonnée, quatre zones présentant *a priori* une physionomie végétale différente ont été distinguées depuis la zone centrale de la parcelle jusque dans la bordure herbacée entourant la parcelle (Figure 5). Cet échantillonnage permet d'analyser la distribution des adventices entre plein champ et bordures. On peut alors distinguer les mauvaises herbes capables d'utiliser tous les compartiments du paysage de celles restreintes à un seul compartiment. Une partie de cette dernière étude a été réalisée par un étudiant (Christophe Girod) que j'ai encadré dans le cadre d'un stage de césure de 6 mois (SupAgro Montpellier).

Chapitre 1 : Règles d'assemblage des communautés adventices

Article I: Fried G., Norton L.R., Reboud X. Composition and richness of weed species communities do not correlate to the same environmental factors and management practices. En préparation.

Article II : Fried G., Reboud X. 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *Oléagineux, Corps gras, Lipides* 14 : 130-138.

Une des questions fondamentales en Ecologie, est de savoir si les communautés sont structurées par des règles générales d'assemblage. Les règles d'assemblage peuvent être définies comme un ensemble de contraintes qui façonnent une communauté à partir d'un pool d'espèces régionales disponibles (Weiher & Keddy, 1999). Diamond (1975) introduit le premier le terme de règles d'assemblage (*assembly rules*) pour expliquer les patrons de co-occurrence dans la distribution des oiseaux entre les différentes îles d'un archipel. Du fait de certaines combinaisons d'espèces jamais observées (et supposées impossibles), Diamond conclut que la compétition interspécifique était la principale règle d'assemblage dans les communautés d'avifaune. Connor & Simberloff (1979) ont fait remarquer que les patrons de co-occurrence observés par Diamond pouvaient aussi bien être générés par le seul hasard. Cela a initié une controverse de plus de vingt ans sur l'importance relative du hasard et des contraintes dans la formation des communautés (Weiher & Keddy, 1995). Cette controverse a permis d'améliorer considérablement la manière de tester l'hypothèse nulle : « les communautés sont structurées aléatoirement ». Les preuves s'accumulent aujourd'hui dans différents écosystèmes en faveur de l'existence et de l'importance des contraintes et par conséquent de la répétition des mêmes patrons d'organisation des communautés (Weiher & Keddy, 1995). L'étape suivante est donc de mettre en évidence les mécanismes sous-jacents aboutissant aux patrons observés.

Les contraintes qui empêchent l'établissement d'une espèce dans une communauté (ou qui conduisent à son élimination) sont communément appelées *filtres*. Différents types de *filtres* opèrent suivant les conditions et suivant l'échelle. Belyea & Lancaster (1999) ont proposé une terminologie adaptée de Kelt *et al.* (1995) pour les facteurs déterminant l'assemblage des communautés en trois groupes de contraintes : les *filtres* de dispersion, les *filtres* environnementaux et les *filtres* correspondant à la dynamique interne à la communauté. Cette terminologie fait la distinction entre les facteurs externes à la communauté (*filtres* de dispersion et environnementaux) et les processus internes (compétition interspécifique, facilitation, inhibition) qui vont tous deux déterminer quel sous-ensemble d'espèces formera une communauté dans un site à partir d'un pool d'espèce plus large (Figure 7).

Le pool total d'espèces (*total species pool* – TSP) disponible dans une région est déterminé par des processus évolutifs et migratoires à l'échelle biogéographique. Un sous-ensemble du TSP est le pool géographique d'espèces (*geographical species pool* – GSP) qui rassemble les espèces capables de coloniser le site. Le pool stationnel d'espèces (*habitat species pool* – HSP) est un autre sous-ensemble du TSP qui comprend les espèces capables de s'établir et de se développer dans les conditions environnementales du site. Le GSP et le HSP comportent tous deux des espèces pouvant potentiellement s'établir dans un site, mais seules

les espèces appartenant simultanément aux deux ensembles seront capables de se maintenir dans le site. Ces espèces forment le pool écologique d'espèces (*ecological species pool* – ESP). Toutes les espèces capables de survivre dans les conditions abiotiques de l'habitat ne vont pas forcément persister dans la communauté (*actual species pool* – ASP) du fait d'une dynamique interne entre espèces (compétition, inhibition, etc.).

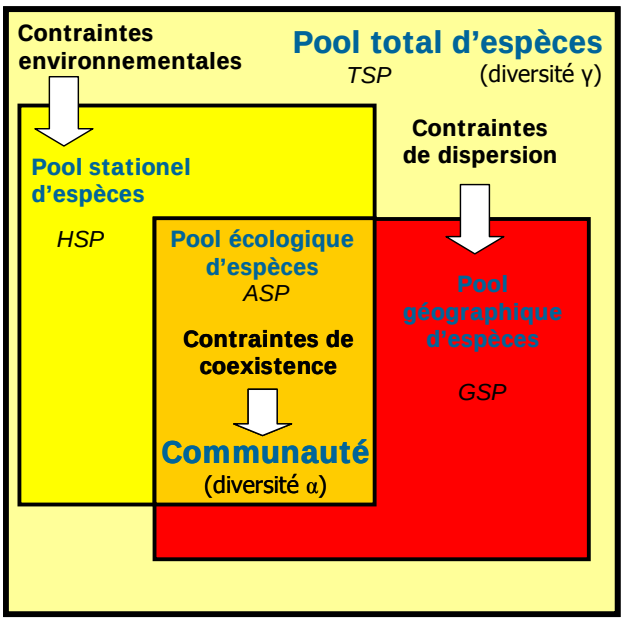


Figure 7. Les différents *pools* d'espèces et les *filtres* (=contraintes) correspondants (redessiné d'après Belyea & Lancaster, 1999). La définition de chaque pool est donnée dans le texte.

L'objet poursuivi dans ce chapitre est de tester l'existence de règles d'assemblage à différentes échelles spatiales et pour différents sous-ensembles d'espèces (partie 1.1.). Dans un second temps, de progresser dans la définition des règles d'assemblage en hiérarchisant le poids des principaux facteurs influençant la composition des communautés adventices (partie 1.2.).

1.1. Variations du degré de structuration des communautés adventices en fonction de l'échelle spatiale et du pool d'espèces

L'existence d'une structuration dans les communautés adventices a été testée en comparant les patrons de co-occurrence des espèces observés à ceux générés par des modèles nuls (Gotelli & Rohde, 2002). Nous avons utilisé quatre métriques complémentaires (Gotelli, 2000) dont la signification est résumée dans le Tableau 2. Ces métriques permettent de dissocier les communautés conduites par les seules forces du hasard de celles modelées par des contraintes environnementales fortes. Le principe de chacune de ces analyses est de considérer que si les patrons de co-occurrence observés diffèrent significativement de la distribution des patrons de co-occurrence générés par le hasard, les communautés ont une structure écologiquement interprétable (voir dernière ligne du Tableau 2).

Tableau 2. Description sommaire des métriques de co-occurrence utilisées.

	Métriques			
	« CHEKKER »	C-Score	*V*-ratio	« COMBO »
Description	Nombre de paires d'espèces jamais co-occurentes	Mesure le degré de ségrégation des espèces	Mesure les patrons dans les totaux marginaux de la matrice espèce-relevé	Nombre de combinaison d'espèces
Calcul		$\Sigma (S_i - Q)(S_k - Q)/((R)(R-1)/2)$	σ^2 (somme des colonnes) / Σ lignes σ^2	
Source	Diamond (1975)	Stone and Roberts (1990)	Robson (1972) ; Schluter (1984)	Pielou & Pielou (1968)
Patron attendu dans une communauté structurée	Observé > simulé	Observé > simulé	Observé < simulé	Observé < simulé

Notes : S_i = total pour la ligne i ; R = nombre de lignes (=espèces) dans la matrice ; Q = nombre de sites dans lesquels les deux membres d'une paire d'espèces sont présentes.

La comparaison du *C-score* et du *V-ratio* obtenus à partir des matrices observées d'une part et des matrices simulées d'autre part, montre l'existence de patrons de co-occurrence très nettement non aléatoires au sein des communautés adventices à toutes les échelles spatiales considérées (Tableau 3). Les deux autres indices utilisés (nombre de combinaisons d'espèces et nombre de paires d'espèces jamais co-occurrentes) montrent des résultats plus variables aux échelles régionales et locales. Cependant ces deux derniers indices sont très sensibles aux erreurs d'échantillonnages et sont considérés comme pouvant conduire à accepter l'hypothèse nulle de manière erronée (Gotelli, 2000).

Tableau 3. Ratio entre valeur observée et valeur simulée pour les quatre métriques de co-occurrence à trois échelles spatiales. Plus le ratio est élevé (en valeur absolue), plus la structuration des communautés est importante.

Métriques Ratio Observée/Simulée		Echelle biogéographique France	Echelle régionale Côte-d'Or		Echelle locale Fénay	
		2002-2004	1970-1971	2005-2006	Toutes cultures	Blé d'hiver
C-Score	Total	18.67 ***	7.33 ***	10.63 ***	6.69 ***	5.20 ***
	Généralistes[a]	18.40***	8.65***	1.03 n.s.	3.08***	1.64 n.s
	Spécialistes[b]	-0.41 n.s.	3.96**	4.61 ***	1.66 n.s.	2.77**
V-ratio	Total	92.79 ***	21.28 ***	24.11 ***	18.42***	9.55 ***
	Généralistes	328.04***	11.32***	20.50 ***	11.95***	4.48 ***
	Spécialistes	30.25***	6.18***	113.00 ***	1.79 n.s.	13.75***
COMBO	Total	-3.43 ***	0.00 n.s.	-0.56 n.s.	0.10 n.s.	0.00 n.s.
	Généralistes	0.00 n.s.	0.55 n.s.	-0.12 n.s.	-1.53 n.s.	0.01 n.s.
	Spécialistes	-6.51***	-2.13*	-2.83 **	-0.43 n.s.	-2.35 *
CHEKKER	Total	8.11 ***	-0.60 n.s.	0.00 n.s.	1.34 n.s.	1.39 n.s.
	Généralistes	-6.63***	1.21 n.s.	0.00 n.s.	0.36 n.s.	0.65 n.s.
	Spécialistes	6.14***	-1.54 n.s.	0.00 n.s.	-0.60 n.s.	0.00 n.s.

Notes : a,b : la distinction entre espèces généralistes et spécialistes est détaillée dans l'article IX. n.s. : non significatif ; * *P<0.05* ; ** *P<0.01* ; *** *P<0.001*

L'échelle d'observation a une influence importante sur le degré de structuration que l'on perçoit dans les communautés. A l'échelle de la France, tous les indices sont significatifs et le ratio observée/simulée est élevé. La significativité de l'indice CHEKKER (paires d'espèces jamais co-occurentes), uniquement observée à cette

échelle, pourrait être expliquée par l'existence de plusieurs pools régionaux d'espèces adventices qui diffèrent à l'échelle de la France (ce point sera à nouveau abordé dans la partie 1.2. et le Chapitre 2, partie 2.1.1). Aux échelles plus fines, les indices COMBO et CHEKKER ne sont plus différents du hasard tandis que pour le *C-score* et le *V-ratio*, le ratio observée/simulée décroît régulièrement de l'échelle régionale à l'échelle locale. Les phénomènes de dispersion possibles entre parcelles contiguës peuvent être à l'origine de la réduction de la structuration écologique à l'échelle locale. De même la restriction à un « habitat » tel que défini par la culture, ici une culture de blé d'hiver, réduit encore le degré de structuration. Enfin la considération de sous-ensembles d'espèces montre des comportements contrastés. Dans de nombreux cas, la distribution des espèces généralistes n'est pas différente de celle générée par le hasard tandis que la distribution des espèces spécialistes demeure structurée.

D'un point de vue général, il est possible dans certains milieux, au cours de la succession, de passer d'un modèle structuré à un modèle aléatoire. Le suivi des communautés des pelouses sèches du Larzac entre 1978 et 2004 (Alard *et al.*, 2006) a montré le passage progressif d'assemblages structurés par la compétition et l'herbivorie à des communautés structurées aléatoirement par les phénomènes de dispersion [la compétition ayant comme effet d'éliminer les espèces les moins aptes, il ne reste que les espèces de compétence similaire assemblées au hasard]. Dans la colonne 'Echelle régionale' du Tableau 3, le degré de structuration des communautés adventices d'un même ensemble de parcelles est comparé à 30 ans d'intervalle. (ce point est abordé plus en détail dans l'article XV et le Chapitre 5). Avec l'intensification des pratiques depuis les années 1970 et la sélection d'un pool réduit d'espèces très adaptées aux pratiques de désherbage, on aurait également pu s'attendre à des assemblages plus aléatoires. Les résultats montrent que le degré de structuration reste de même amplitude. Une plus faible structuration au cours du temps pourrait être observée sur des parcelles conduites à long terme en monoculture. Mais en règle générale, ce ne sont pas les mêmes espèces qui sont favorisées dans chacune des cultures au cours de la rotation (voir partie 1.2.). Plus généralement, on peut dire que la récurrence des perturbations maintient les communautés adventices dans un modèle de type « filtre écologique ».

Selon la théorie neutraliste, tous les individus de l'ensemble des espèces sont fonctionnellement équivalents avec la même probabilité de naissance, de mort, de dispersion et de spéciation. Les différences dans la distribution des espèces ne seraient alors générées que par des évènements localisés de dispersion et par des processus démographiques purement stochastiques. Une littérature abondante a comparé la capacité de la théorie neutraliste et de la théorie de la niche écologique à prédire la composition des communautés dans une large gamme d'écosystèmes incluant forêts tropicales (Hubbell *et al.*, 1999 ; Duivenvoorden *et al.*, 2002 ; Potts *et al.*, 2002 ; Tuomisto *et al.*, 2003 ; Hardy & Sonke, 2004 ; Uriarte *et al.*, 2004 ; Svenning *et al.*, 2006), forêts tempérées (Clark & McLachlan, 2003 ; Gilbert & Lechowicz, 2004), prairies (Adler, 2004 ; Fargione *et al.*, 2003) ou encore des écosystèmes marins (Wootton, 2005). Ces études ont démontré que chacun des modèles, neutraliste ou 'niche', a ses limites (Chesson, 2000 ; Hubbell, 2001, 2005 ; Chave *et al.*, 2002 ; Chave, 2004 ; Tilman, 2004 ; Chase, 2005 ; Gaston & Chown, 2005). Cela a fait émerger l'idée que les règles d'assemblage de chaque type de communauté peuvent être placées sur un continuum entre processus

stochastique (neutraliste) et déterministe (écologique) (Lortie *et al.*, 2004 ; Gravel *et al.*, 2006). L'importance relative de ces processus respectifs fait actuellement l'objet de débats (e.g. Hubbell, 2001 ; Condit *et al.*, 2002 ; Duivenvoorden *et al.*, 2002 ; Tuomisto *et al.*, 2003).

Notre cas d'étude sur les communautés adventices montre que le positionnement le long de ce continuum dépend de l'échelle spatiale considérée et du degré d'hétérogénéité des conditions écologiques face au degré de spécialisation (écologique) des espèces :

i) à grande échelle la structuration est très forte avec des pools d'espèces régionaux différents et elle diminue aux échelles inférieures ; à l'échelle locale, l'échantillonnage de parcelles contiguës intègre les processus de dispersion entre parcelles et augmente la stochasticité du système étudié ;

ii) à une échelle spatiale donnée, la structuration dépend du degré d'hétérogénéité des conditions écologiques. Ainsi, à l'échelle locale, la structuration observée est plus faible lorsque l'analyse porte sur les seules parcelles de blé d'hiver comparée à l'analyse englobant les diverses cultures de la zone ;

iii) le degré de spécialisation des organismes composant la communauté va influer sur le degré de ségrégation des espèces (la métrique COMBO montre que toutes les combinaisons d'espèces généralistes sont possibles tandis que les spécialistes sont toujours ségrégées à toutes les échelles).

1.2. Importance relative des facteurs abiotiques sur la composition des communautés adventices : vers la définition de règles d'assemblage ?

L'existence de patrons d'association d'espèces non aléatoires au sein des communautés signifie qu'il existe des règles d'assemblage mais n'indique pas quelles sont précisément ces règles (Weiher & Keddy, 1999). Dans les champs cultivés, outre les travaux anciens des phytosociologues (Braun-Blanquet *et al.*, 1936), il existe quelques références récentes indiquant l'importance à la fois des conditions pédo-climatiques et du type de culture (Dale *et al.*, 1992 ; Andersson & Milberg, 1998 ; Hallgren *et al.*, 1999 ; Lososova *et al.*, 2004) qui influent sur la formation des communautés adventices. Aucune de ces études n'a cependant été présentée dans le contexte de la théorie des règles d'assemblage.

1.2.1. Hiérarchisation des filtres régulant l'assemblage des adventices

A partir des données floristiques et écologiques du réseau BF, nous avons réalisé plusieurs Analyses Canoniques des Correspondances (ACC) et des ACC partielles (pACC) afin de classer 14 facteurs écologiques et agronomiques en fonction de leur effet brut et net sur les communautés. Quatorze ACCs avec une seule variable explicative ont été effectuées pour tester l'effet brut (EB) de chaque variable. L'effet net (EN) de chaque variable a été testé par des pACCs en éliminant l'effet partagé avec les 13 autres co-variables. L'effet de chaque variable peut alors être mesuré par le ratio entre la valeur propre d'une analyse canonique donnée et l'inertie totale de l'ACC quand les 14 variables sont considérées simultanément.

Le principal facteur contrôlant la composition des communautés est le type de culture (EB : 88.8%, EN : 17.8%). Il oppose les cultures selon un gradient discontinu lié à la date de préparation du semis de la culture

Encadré 1. Relations entre techniques culturales et traits fonctionnels.

Analyse des groupes fonctionnels d'adventices dans les grandes cultures en France

Guillaume FRIED [1], Damien MARAGE [2] et Xavier REBOUD[1]
avec l'aide du **Réseau 'Biovigilance – Flore' (Marc DELOS[3] et Mylène BOMBARDE[3])**

1- INRA, 2- Université de Bourgogne - UMR INRA ENESAD UB, Biologie et Gestion des Adventices, BP 86510, F- 21065 Dijon Cedex FRANCE, 3- Service de la Protection des Végétaux

L'objectif : rechercher une relation entre les pratiques agronomiques et les traits de vie des 'mauvaises herbes'. Le réseau de 1000 parcelles (couvrant l'ensemble du territoire métropolitain) suivi par le Service de la Protection des Végétaux est utilisé pour cette analyse.

Résultats

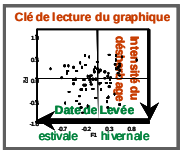
6 groupes fonctionnels ont été identifiés par Classification Ascendante Hiérarchique des coordonnées factorielles des espèces. Le plan F1-2 de RLQ regroupent les espèces selon 3 variables agro-écologiques : la culture (r = 0.45), l'intensité du désherbage chimique (r = 0.20) et la texture du sol (r = 0.20), et 2 traits biologiques essentiels : la date de levée (r = 0.50) et le poids des graines (r = 0.31).

Lexique :

Stratégies de Grime (1988) :
C (competitive) ; S (stress-tolerant), R (ruderal).

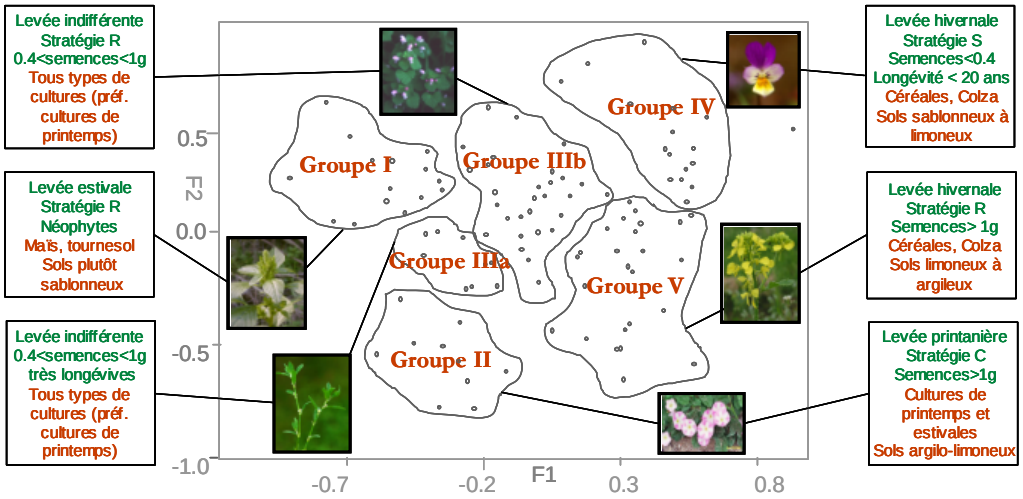
Néophyte : espèce apparue en France après 1500.

Clé de lecture du graphique



Matériels & Méthodes

L'approche RLQ permet de privilégier les traits de vies, ce qui permet de s'affranchir d'un pool d'espèces donné. Les prédictions peuvent alors êtres bâties ou testées en dehors d'un contexte géographique particulier (Booth B.D. & Swanton C.J. (2002). *Weed Science*, 50: 2-13). 401 relevés floristiques de la campagne 2003 ont été analysés. A chaque relevé sont associés des descripteurs agro-écologiques. Par analyse RLQ (Dolédec S. *et al*. (1996). *Environmental and Ecological Statistics*, 3: 143-166), les traits biologiques des espèces (matrice Q de 105 espèces x 11 traits de vies) sont reliés aux descripteurs agronomiques (matrice R de 401 relevés x 15 descripteurs) via une Analyse Factorielle des Correspondances sur la matrice L (105 espèces x 401 relevés).



L'analyse RLQ s'applique efficacement dans les milieux cultivés. Des approches d'écologie peuvent ainsi s'appliquer dans les communautés d'adventices des zones cultivées.

(1) L'analyse RLQ redonne les grandes clés de dichotomies établies au début du XX[ème] siècle par les phytosociologues (groupes I, IV, V). Plus en détails, elle montre aussi des distinctions nouvelles, reposant sur des variations de traits de vies (groupes II, III a et b).

(2) A cette échelle géographique, les variables agronomiques et écologiques ont sensiblement la même importance. Ceci suggère que l'on puisse influer la trajectoire des flores adventices, notamment via le choix de la culture.

(3) Cependant, à cette échelle, l'analyse reste trop grossière pour identifier les filtres qui, appliqués de manière consciente ou non par l'agriculteur, ont un impact sur la diversité fonctionnelle locale.

INRA Département Santé des Plantes et Environnement

Journées d'Ecologie Fonctionnelle; 8-10 mars 2005

Institut National de la Recherche Agronomique

Mars 2005

(reprise et préparation du sol, date de semis de la culture) le long duquel on peut distinguer trois groupes : cultures semées de la fin de l'été à l'automne (colza, céréales d'hiver), cultures semées de la sortie de l'hiver au début du printemps (pois, céréales de printemps, betterave) et cultures semées à la fin du printemps (tournesol, maïs).

La relation entre le type de culture et les communautés adventices est liée à plusieurs contraintes distinctes. Une analyse RLQ (voir les explications dans l'Encadré 1) permettant de relier directement les traits des espèces aux variations du milieu, a montré que la différence de composition de la flore adventice entre cultures était principalement liée (premier facteur) à la plage de germination de ces espèces (Encadré 1). La répartition des adventices dans les différentes cultures pourrait également être régie par la tolérance (manque d'efficacité des matières actives) des espèces aux herbicides (deuxième facteur). Un patron de répartition original observé dans les communautés adventices associe les espèces adventices aux cultures de la même famille botanique. Ainsi, il y un excès de *Brassicaceae* dans les champs de colza, un excès d'*Amaranthaceae* dans les parcelles de betteraves, un excès d'*Asteraceae* dans les champs de tournesol et un excès de *Poaceae* dans les cultures de maïs (Tableau 4).

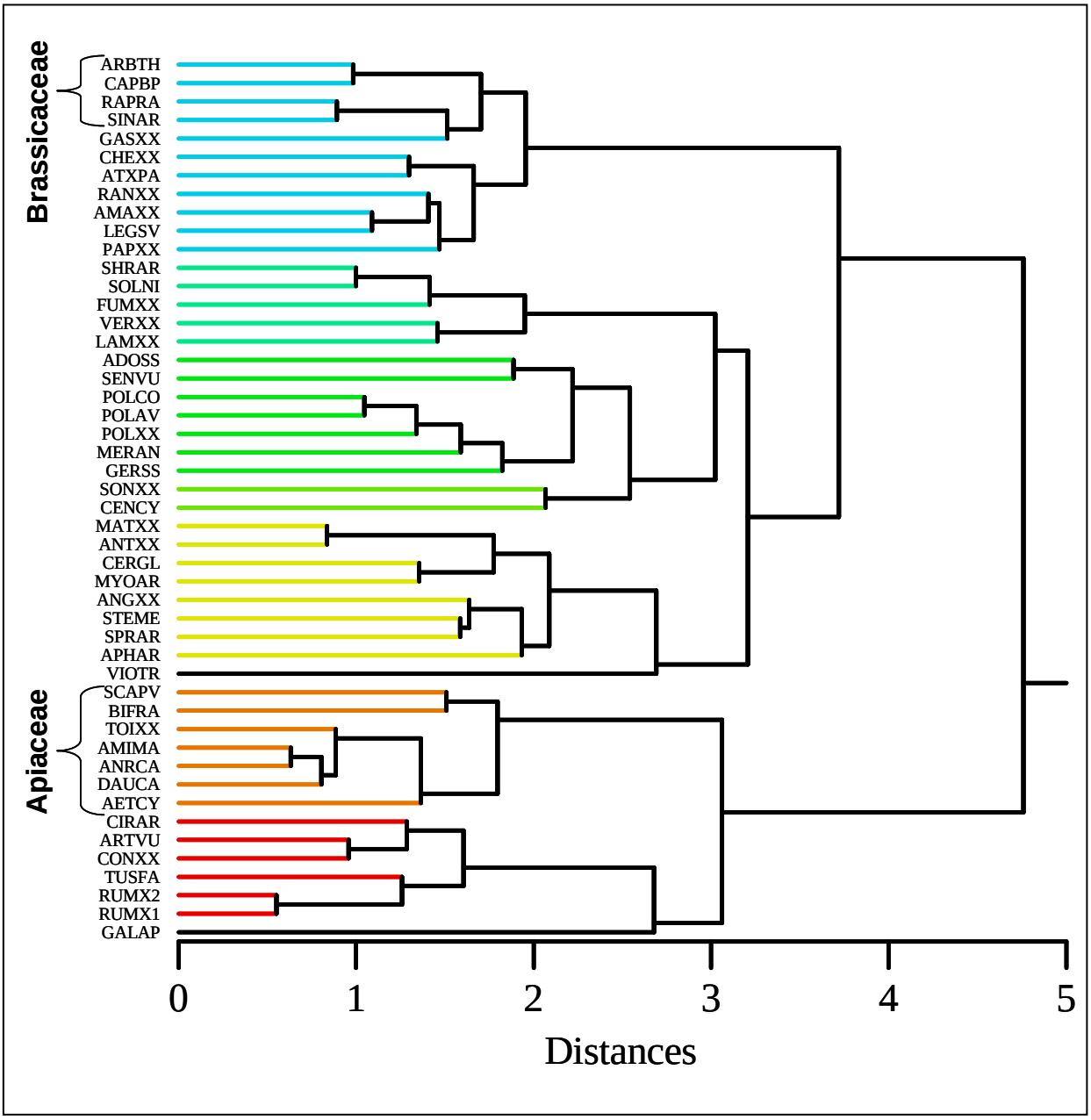
Tableau 4. Distribution excédentaire (+) ou déficitaire (-) des familles au sein des cultures dans la zone témoin (…/) et dans la zone traitée après désherbage chimique (/…) ; données issues du réseau BF. En grisé la famille de l'espèce cultivée. La classification botanique retenue est celle de l'APG II (2003).

	Blé d'hiver	Colza	Céréales printemps	Pois	Betterave	Tournesol	Maïs
Poaceae			---/o		-/-	-/o	++/+++
Asteraceae	+/+	+/o				o/++	--/---
Amaranthaceae	---/---	---/---		-/o	o/++	+++/+++	+++/+++
Polygonaceae	---/-	---/---	+++/o	+++/++	+/o	+/o	+++/o
Brassicaceae	+++/o	+++/+++	+++/o	o/+++			---/---
Plantaginaceae	+++/++	-/o				---/-	---/-
Caryophyllaceae	+++/+++	--/o				---/---	o/-
Solanaceae	---/---	-/---	---/o	-/o	o/+	+++/+++	+++/+++
Papaveraceae	+++/+++		+++/+++	o/+++	o/++	-/-	---/---
Rubiaceae	+++/o						---/---
Convolvulaceae	---/---	o/---		o/-		++/+	+++/+++
Violaceae	+++/+++	o/+++	o/+			--/o	---/---
Fabaceae							+/o
Myrsinaceae	--/o						
Geraniaceae	+/o	+++/+++					---/--
Lamiaceae	o/++						
Apiaceae		o/+++	++/o		+/++	+/+++	--/---
Ranunculaceae	+++/+++					-/-	---
Rosaceae	+++/+++						--/o

Notes : Test exact de Fisher (*P<0.001*). + : P<0.05 ; ++ : P<0.01 ; +++ : P<0.001 ; - : P<0.05 ; --: P<0.01 ; --- : P<0.001 ; o : non significatif.

Dans le cas de la betterave et du tournesol, on peut noter que les distributions excédentaires ne sont perceptibles que dans le relevé post-désherbage. Cela serait une preuve que c'est bien le filtre 'herbicide' qui génère au moins en partie ce patron. L'Encadré 2 montre la proximité des espèces en fonction de leur sensibilité

Encadré 2. Similarité entre les principales espèces adventices en fonction de leur seule sensibilité aux principales matières actives utilisées (Mamarot & Rodriguez, 2003). Plus les espèces présentent un même patron de sensibilité ou tolérance aux herbicides, plus elles sont proches. Les espèces sont représentées par leur code Bayer/EPPO (Bayer, 1992). Les trois premières lettres correspondent au trois premières lettres nom du genre, les deux suivantes correspondent aux deux premières lettres de l'espèce. Les taxons finissant par XX constituent les principales espèces du genre présentes dans les cultures.



aux herbicides (Mamarot & Rodriguez, 2003). L'arbre redonne en partie la classification phylogénétique des espèces en particulier pour les *Apiaceae* et les *Brassicaceae* ainsi que pour certains genres proches (*Anthemis*, *Matricaria*). Cela montre que la tolérance aux herbicides est largement déterminée phylogénétiquement. La relation n'est cependant pas générale : le Tableau 4 montre qu'il n'y a pas d'excès de *Fabaceae* dans le Pois, ni d'excès de *Poaceae* dans les céréales à pailles. Par ailleurs, d'autres associations familles/cultures reposent sur la distribution non-aléatoire des périodes de germinations des espèces au sein des familles (avec par exemple un excès d'espèces à germination estivale parmi les *Amaranthaceae* ou les *Solanaceae* qui peut expliquer leur excès dans le maïs et le tournesol).

Si l'on accepte l'idée que les espèces d'une même famille botanique sont plus similaires entre elles qu'avec les espèces des autres familles, la différence de traits entre espèces co-existantes dans les communautés adventices d'une culture serait moins importante que les différences attendues dans des associations au hasard (situation de sous-dispersion des traits - *traits underdispersion*). Dans le modèle de Weiher & Keddy (1995), cela place les communautés adventices dans un système de faible intensité de compétition en regard des fortes contraintes environnementales (i.e., herbicides). D'autres facteurs plus difficilement quantifiables à partir de nos jeux de données peuvent également expliquer l'effet 'culture' : des vitesses de croissance et des dates différentes de fermeture du milieu, des fertilisations de nature et de quantité spécifique à chaque culture, etc. (Andersson & Milberg, 1998).

Le second facteur est le précédent cultural (EB : 37.9%, EN : 11.7%). Ainsi la rotation détermine à elle seule près de 30% des variations nettes de la composition des communautés adventices. Autrement dit, par le seul choix des cultures et des successions culturales, l'agriculteur influe largement sur la composition des communautés adventices.

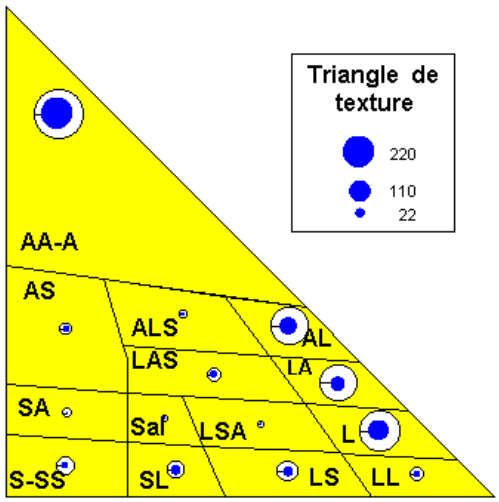
Le troisième facteur correspond à un gradient pédo-climatique complexe opposant nettement les communautés se développant sur des pH acides, des textures sableuses dans des régions à fortes précipitations à celles se développant sur des sols à pH neutro-alcalins, sur des textures plus argileuses dans des régions à plus faible pluviométrie. Ce gradient de composition s'explique facilement par l'existence d'espèces acidiphiles souvent strictement calcifuges pour des raisons physiologiques (intolérance aux concentrations élevées de calcaire). Les espèces apparemment calcicoles sont en réalité souvent des espèces xéro-thermophiles qui, à des latitudes élevées, trouvent des conditions climatiques plus optimales à leur besoin sur des sols chauds et secs (Holzner, 1978). Ce patron semble très général dans la flore adventice (Hüppe & Hofmeister, 1990 ; Ries, 1992 ; Mucina, 1993). Plus généralement il est également lié à un gradient continental-océanique (Holzner, 1978), avec en France, une opposition entre les principales régions acides situées à l'Ouest (Bretagne, Pays de la Loire, Aquitaine, Limousin) et les régions calcaires à l'Est (Bourgogne, Champagne), rendant complexe les tentatives de distinction entre l'effet du climat océanique et des sols acides. Le quatrième facteur est un gradient latitudinal opposant les espèces thermophiles limitées au région du Midi et les espèces à distribution eurosibérienne (Voir Chapitre 2, Encadré 5).

A partir des données écologiques et floristiques récoltées par le réseau BF, des fiches écologiques ont été réalisées pour les principales espèces adventices (Encadré 3). Ce travail a fait l'objet de l'encadrement de

Encadré 3. Exemple de fiche écologique : *Papaver rhoeas* L. (coquelicot). Pour chaque espèce et pour chaque caractéristique d'un descripteur, on réalise un test du Khi² qui mesure l'écart entre l'effectif réellement observé et l'effectif attendu en supposant l'espèce indifférente aux variations du milieu. L'amplitude de l'excès ou du défaut est symbolisée par un code couleur basé sur le seuil de significativé du Khi² choisi à un degré de liberté :
* *P<0.05* ; ** *P<0.01* ; ****P<0.001*

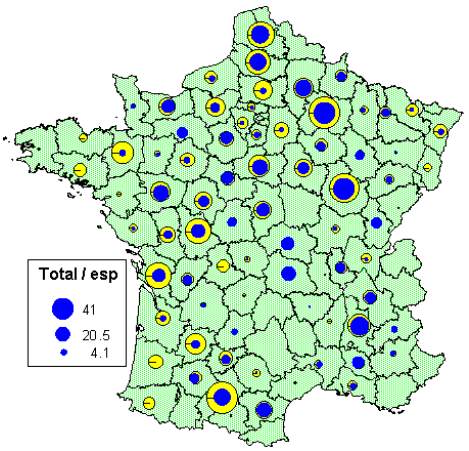
			PAPRH	13	579	30	69	1	32	31	15	1
			NB	205	2577	117	343	53	1154	240	436	57
			%	4,0	49,7	2,3	6,6	1,0	22,3	4,6	8,4	1,1
PAPRH	NB	%	**PRECEDENT\CULTURE**	BETTE	CER-H	CER-P	COLZA	LIN	MS-SR	PROTE	TR-SJ	PM-TR
13	123	3,2	BETTERAVES		9	2						1
263	1444	38,1	CEREALES D'HIVER	11	133	16	55	1	18	19	9	
19	97	2,6	CEREALES DE PRINTEMPS	2	7	2	5		1	1	1	
84	355	9,4	COLZA		82	1	1					
11	72	1,9	CULTURES MARAICHERES		10					1		
0	20	0,5	FOURRAGES GRAMINEES									
17	153	4,0	FOURRAGES LEGUMINEUSES		11	2	1			2	1	
18	85	2,2	JACHERES		13		5					
4	21	0,6	LIN		4							
48	813	21,4	MAÏS-SORGHO		33	1			10		2	
2	44	1,2	PRAIRIE		1				1			
60	238	6,3	PROTEAGINEUX		58	2						
66	297	7,8	TOURNESOL-SOJA		61	1			2	1	1	
0	32	0,8	VIGNES-VERGERS									

***	>10.8
**	<10.8
*	<6.63
NS	<3.84
	0
NS	>-3.84
*	>-6.63
**	>-10.8
***	<-10.8



Type de sols	%	NB	PAPRH
ARGILEUX	24,3	1066	234
ARGILO-LIMONEUX	15,3	669	75
ARGILO-LIMONO-SABLEUX	2,4	106	8
ARGILO-SABLEUX	2,1	90	18
BOUE	0,2	10	0
CRAIE	0,6	28	6
GRAVIER	0,2	10	1
LIMON	3,1	136	13
LIMONEUX	17,6	771	108
LIMONO-ARGILEUX	15,0	659	58
LIMONO-ARGILO-SABLEUX	2,4	107	20
LIMONO-SABLEUX	5,5	240	30
LIMONO-SABLO-ARGILEUX	0,8	34	1
SABLEUX	4,3	190	19
SABLO-ARGILEUX	1,5	65	3
SABLO-ARGILO-LIMONEUX	0,5	21	2
SABLO-LIMONEUX	3,4	151	30
SABLO-LIMONO-ARGILEUX	0,5	20	2
TOURBE	0,3	13	0

			PAPRH	54	90	296	335
			NB	587	730	2282	1731
			%	12,4	15,4	48,1	36,5
PAPRH	NB	%	**REGION ANNEE**	73-90	91-96	97-01	02-05
5	81	1,5	ALSACE				5
21	343	6,5	AQUITAINE	5	1	9	6
38	75	1,4	AUVERGNE			2	36
32	128	2,4	BASSE-NORMANDIE		2	10	20
63	363	6,9	BOURGOGNE	3	6	24	30
6	271	5,2	BRETAGNE		1	5	
97	537	10,2	CENTRE	4	13	33	47
78	430	8,2	CHAMPAGNE-ARDENNE	9	8	40	21
20	60	1,1	FRANCHE-COMTE	2	1	4	13
16	175	3,3	HAUTE-NORMANDIE	1	2	13	
1	70	1,3	LIMOUSIN				1
15	183	3,5	ILE-DE-France		1	2	12
26	140	2,7	LANGUEDOC-ROUSSILLON	1	2	4	19
16	125	2,4	LORRAINE		3	4	9
64	492	9,4	MIDI-PYRENEES	12	11	23	18
30	219	4,2	NORD-PAS-DE-CALAIS		6	9	15
34	224	4,3	PAYS-DE-LA-LOIRE	1	5	6	22
61	466	8,9	PICARDIE	5	5	34	17
61	494	9,4	POITOU-CHARENTES	6	11	27	17
30	96	1,8	PROVENCE-ALPES			7	23
52	272	5,2	RHÔNE-ALPES		12	40	



plusieurs stagiaires en 1ère année de Master. Les données pour les 29 espèces adventices les plus répandues sont régulièrement mises à jour sur le site ARAF (Atlas de Répartition des Adventices en France http://www2.dijon.inra.fr/bga/araf/index.htm). L'accumulation de données devrait permettre d'augmenter le nombre d'espèces renseignées et d'étendre les facteurs agronomiques (travail du sol) ou écologiques pris en compte (pH, données climatiques, etc.). L'objectif est essentiellement pédagogique (Lycée agricole, agriculteurs).

1.2.2. Influence du pool d'espèces considéré

En fonction de l'échelle d'étude, la hiérarchie des facteurs évolue (article I, II). Au sein d'une culture donnée, l'influence des techniques culturales devient plus perceptible. Toute cultures confondues, le travail du sol n'a pas d'effet significatif ; en se focalisant sur la flore du blé d'hiver (I) ou du colza (II), on observe un gradient d'espèces plus ou moins favorisées par le travail superficiel du sol. Ainsi l'élimination du filtre 'type de culture' et la considération d'un pool d'espèces plus restreint permet une analyse plus fine des techniques culturales.

1.2.3. Les mêmes facteurs sont-ils toujours actifs à trente années d'intervalle ?

A partir du réseau BC et des jeux de données floristiques et pédologiques associés, des modèles de régression logistique ont été utilisés pour évaluer les changements temporels dans la hiérarchie des facteurs physico-chimiques à l'origine de la répartition de quelques espèces adventices. L'Encadré 4 montre que la hiérarchie des facteurs restent globalement stable avec deux facteurs prédominants : la teneur en calcaire ($CaCO_3$) qui exprime l'opposition entre flore calcicole et calcifuge et la richesse du sol en potassium (K_2O) qui exprime plus généralement un gradient trophique. Les autres variables (textures) ont un poids plus faible et plus variable au cours du temps.

1.3. Conclusion

L'ensemble des résultats développés dans ce chapitre amène à conclure que :

- bien que fortement artificialisées par l'agriculture, les communautés adventices des cultures annuelles ne forment pas un assemblage aléatoire d'espèces,

- les filtres mêlent à la fois des facteurs humains (succession culturale, travail du sol, herbicides) et des facteurs naturels (sol et climat),

- le poids respectif des filtres place les activités humaines comme ayant un plus grand pouvoir discriminant que le milieu physique,

Ce résultat est toutefois à nuancer : il est vrai aux échelles spatiale (France) et temporelle (les trois années de relevés) sur lesquelles a porté l'étude. Les filtres pédo-climatiques et les filtres de perturbations agissent à des échelles spatiales (et temporelles) décroissantes (Diaz *et al.*, 1999a). Il est donc évident qu'indépendamment de la puissance de chacun des filtres observés à un instant *t*, il y a également un certain ordre au sein des différents filtres qui perdure. Ainsi, comme pour l'ensemble des milieux, une espèce doit d'abord appartenir au pool régional d'espèces. Mise à part quelques espèces plus ou moins strictement

Encadré 4. Evolution de la hiérarchie des facteurs édaphiques dans la structuration de la flore adventice à trente années d'intervalle.

Relations flore adventice – milieu: qu'est ce qui a changé en 30 ans ?

DESSAINT Fabrice, FRIED Guillaume, ROSPARS Loïc

INRA, UMR1210 *Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/UB, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX France.* Correspondance: Fabrice.Dessaint@dijon.inra.fr

L'utilisation de modèles logistiques pour prédire la présence potentielle des espèces est devenue courante sans que l'on s'interroge sur la valeur pérenne des variables descriptives utilisées. Cette question est tout particulièrement pertinente dans le cas des communautés adventices des cultures annuelles qui se développent dans un milieu fortement artificialisé par l'Homme et subissant des changements réguliers.

L'objectif de cet étude est d'évaluer les changements temporels dans la hiérarchie des facteurs physico-chimiques à l'origine de la répartition de quelques espèces adventices des cultures sur un pas de temps de 30 ans.

Évolution de l'aspect des communautés adventices entre 1970 et 2005. A gauche, communauté avec *Agrostemma githago* L., *Centaurea cyanus* L. et *Papaver rhoeas* L.. A droite, une communauté paucispécifique dominée par *Alopecurus myosuroides* Huds.

MÉTHODES

149 parcelles ont été échantillonnées en 1968/1976 et de nouveau en 2005/2006. Sur chaque parcelle, un relevé de la flore présente a été réalisé sur une surface de 1000 à 2000 m² ainsi qu'un relevé de milieu précisant l'état de 8 variables physico-chimiques du sol.

La probabilité de présence des espèces principales (56, fréquence d'occurrence supérieure à 5%) est obtenue à partir d'une analyse par régression logistique. Le modèle final a été choisi par une succession d'étapes mêlant addition et élimination de variables explicatives (méthode pas à pas ou stepwise).

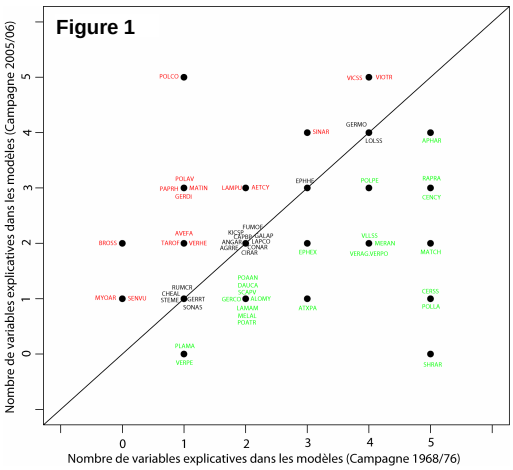
RÉSULTATS

Toutes les variables édaphiques expliquent au moins la présence / absence d'une espèce (Tableau). La teneur en calcaire total et en potassium sont les 2 variables explicatives les plus souvent incluses dans les modèles pour les 2 périodes.

Pour 3 espèces dans les années 1970 et 3 espèces en 2005, les variables explicatives utilisées n'ont aucun pouvoir prédictif. Pour toutes les autres espèces, la régression logistique inclus de une à 5 variables explicatives (Figure 1) avec une valeur médiane de 2 pour les deux périodes. On note cependant, une simplification des modèles utilisés pour la campagne 2005/2006 avec une perte de complexité au profit de modèles plus simples.

Variables	Campagne 1968/1976 Nombre de modèles	Campagne 2005/2006 Nombre de modèles
Argile	17 (0)	12 (1)
Limon	10 (0)	12 (1)
Sable	14 (2)	10 (2)
Calcaire total	25 (4)	21 (2)
Phosphore	19 (2)	16 (4)
Capacité d'échange	12 (1)	12 (0)
MgO	12 (2)	11 (2)
K2O	23 (4)	21 (6)

Tableau: Nombre de modèles dans lesquels interviennent les différentes variables (nombre de modèles n'incluant que cette variable).

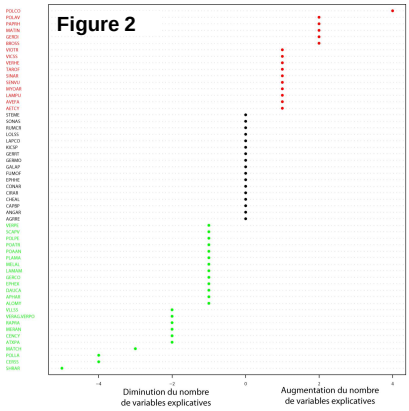


Pour 17 espèces, le nombre de variables explicatives est resté constant alors qu'il augmente pour 16 espèces et qu'il diminue pour les 23 autres espèces (Figure 2).

Fallopia convolvulus (L.) A. Löve (POLCO). Le nombre de variables explicatives a fortement augmenté, de 1 à 5.

Aphanes arvensis L. **(APHAR).** Le nombre de variables explicatives est resté important

Sherardia arvensis L. **(SHRAR).** Le nombre de variables explicatives a fortement chuté de 5 à 0.



L'utilisation des modèles de régression logistique est possible pour une grande majorité d'espèces analysées. Les modèles retenus sont assez simples (2 à 4 paramètres). Les variables du sol utilisées se révèlent avoir un certain pouvoir prédictif sur les probabilités de présence des 56 espèces adventices avec une certaine constance entre les 2 périodes. La prépondérance de la variable *Calcaire total* est compatible avec d'autres travaux qui montrent que la principale discontinuité dans les communautés adventices oppose la flore calcicole (*Caucalidion*) et calcifuge (*Aphanion*).

(Mai 2007)

méditerranéennes ou à l'inverse cantonnées aux régions septentrionales (qui ont peu de poids dans l'analyse), la majorité des adventices a une large répartition spatiale, ce qui peut expliquer la relative faiblesse du filtre climatique à un instant donné. La sélection opérée par les filtres environnementaux se décompose en plusieurs parties. L'espèce doit tout d'abord être adaptée aux conditions pédoclimatiques de la parcelle et seulement dans un second temps, la plage de germination de l'espèce permettra sa sélection par rapport à la période de semis de la culture. Par exemple, bien qu'adaptée au colza en tant que *Brassicaceae* et par un cycle de développement proche, une espèce acidiphile comme *Raphanus raphanistrum* a peu de chance de persister longtemps sur des sols calcaires. Notre analyse pourrait donc légitimement sous-estimer le poids ou le rôle joué par les filtres de dispersion et les filtres climatiques à grandes échelles. Cependant, nos conclusions n'en demeurent pas moins vraies à l'échelle spatiale et temporelle considérée et par là répondent bien à notre objectif initial qui était de mesurer le poids relatif des différents facteurs culturaux et environnementaux.

Chapitre 2 : Etat des lieux du statut des espèces adventices dans les principales cultures et son évolution depuis 1973

Article II : Fried G., Reboud X. 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides* 14 : 130-138.

Article III : Fried G., Reboud X., Gasquez J. Delos M., 2007. Le réseau « Biovigilance Flore » : Présentation du dispositif et première synthèse des résultats. *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

Article IV : Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud, X. 2005. Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma-LDV* 586: 47-51.

Article V : Fried G., Chauvel B., Reboud X., Chollet D., Bombarde M., Delos M., 2006. Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ? *Phytoma-LDV* 596 : 37-43.

Article VI : Fried G., Reboud X., Bibard V., Bombarde M., Delos M. 2006. Mauvaises herbes du maïs. 25 ans d'évolution dans les grandes régions de production. *Perspectives Agricoles* 320 : 68-74.

Le Chapitre 2 est basé sur cinq articles qui décrivent le statut (fréquence, abondance) des adventices les plus communes en France, ainsi que l'évolution de ce statut au sein des principales grandes cultures (blé d'hiver, colza, betterave, tournesol, maïs,) depuis 1973.

Avant la mise en place du réseau BF, il n'existait aucun suivi de grande ampleur de la flore adventice. Ainsi, malgré l'importance économique que représentent les adventices des cultures et en dépit des surfaces consacrées aux terres arables qui en font l'habitat le plus commun en France (35% du territoire français), les connaissances sur la distribution géographique, la fréquence et l'abondance des espèces adventices reposaient presque uniquement sur des dires d'expert. Le premier objectif de ce chapitre (partie 1.1.) est donc simplement de faire le point sur la fréquence d'occurrence et l'abondance des espèces adventices à partir des données du réseau BF (article III).

Nous avons vu dans le Chapitre 1 que le principal facteur structurant la flore adventice était le type de culture. Si le type de culture et les pratiques associées ont un poids dominant, au cours du temps, avec la modification de techniques spécifiques à une culture (herbicides, évolution des variétés donc des dates et des densités de semis), on peut logiquement s'attendre à des changements de flore différents au sein de chaque culture. Il nous a donc paru conceptuellement plus clair d'analyser les changements de flore de manière distincte dans chacune des cultures, d'autant qu'au-delà de l'aspect écologique, l'entrée par le type de culture a du sens d'un point de vue agronomique. Le second objectif de ce chapitre (partie 2.2.) est donc d'établir des monographies rendant compte de l'évolution du statut des mauvaises herbes les plus communes dans les différentes cultures : colza (II), blé d'hiver (III), betterave (III), maïs (IV, VI), tournesol (V).

Les articles servant de base à ce chapitre s'adressaient en priorité aux praticiens et aux acteurs du réseau Biovigilance Flore et ont par conséquent fait l'objet de publications dans des revues dédiées à la protection des cultures et dans un colloque de malherbologie. Nous avons considéré que ces aspects descriptifs

constituaient une manière pédagogique d'illustrer la valeur du réseau et ses utilisations possibles. Le texte qui suit tente d'établir une synthèse plus scientifique en discutant, au-delà des simples considérations malherbologiques, la portée écologique et biogéographique des observations réalisées. Le chapitre reste toutefois volontairement descriptif, les chapitres suivants étant entièrement consacrés à la recherche des processus écologiques en cours (Chapitres 3 et 4).

2.1. Fréquence et abondance des adventices des cultures annuelles

2.1.1. Diversité et distribution géographique

L'article III donne un état des lieux de la flore adventice en France à partir de statistiques floristiques très générales. Entre 2002 et 2004, 361[2] taxons ont été détectés par le réseau Biovigilance Flore, soit un peu plus d'un quart de l'ensemble de la flore adventice des cultures françaises estimée selon Jauzein (2001a) à environ 1200 taxons. La Figure 8 montre la courbe d'accumulation de la richesse totale (diversité γ) en fonction du nombre de relevés conduits.

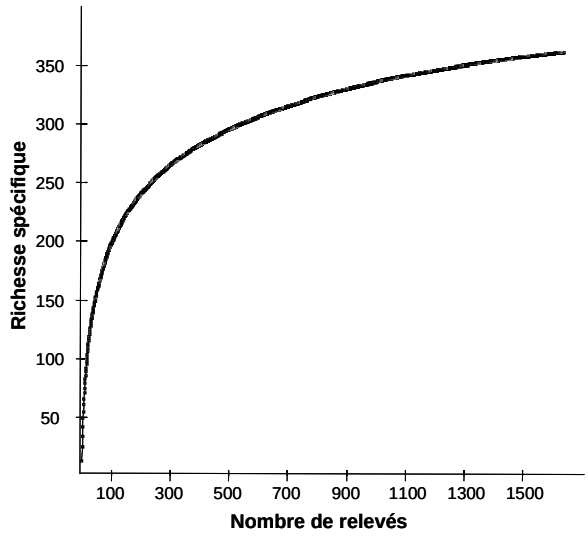


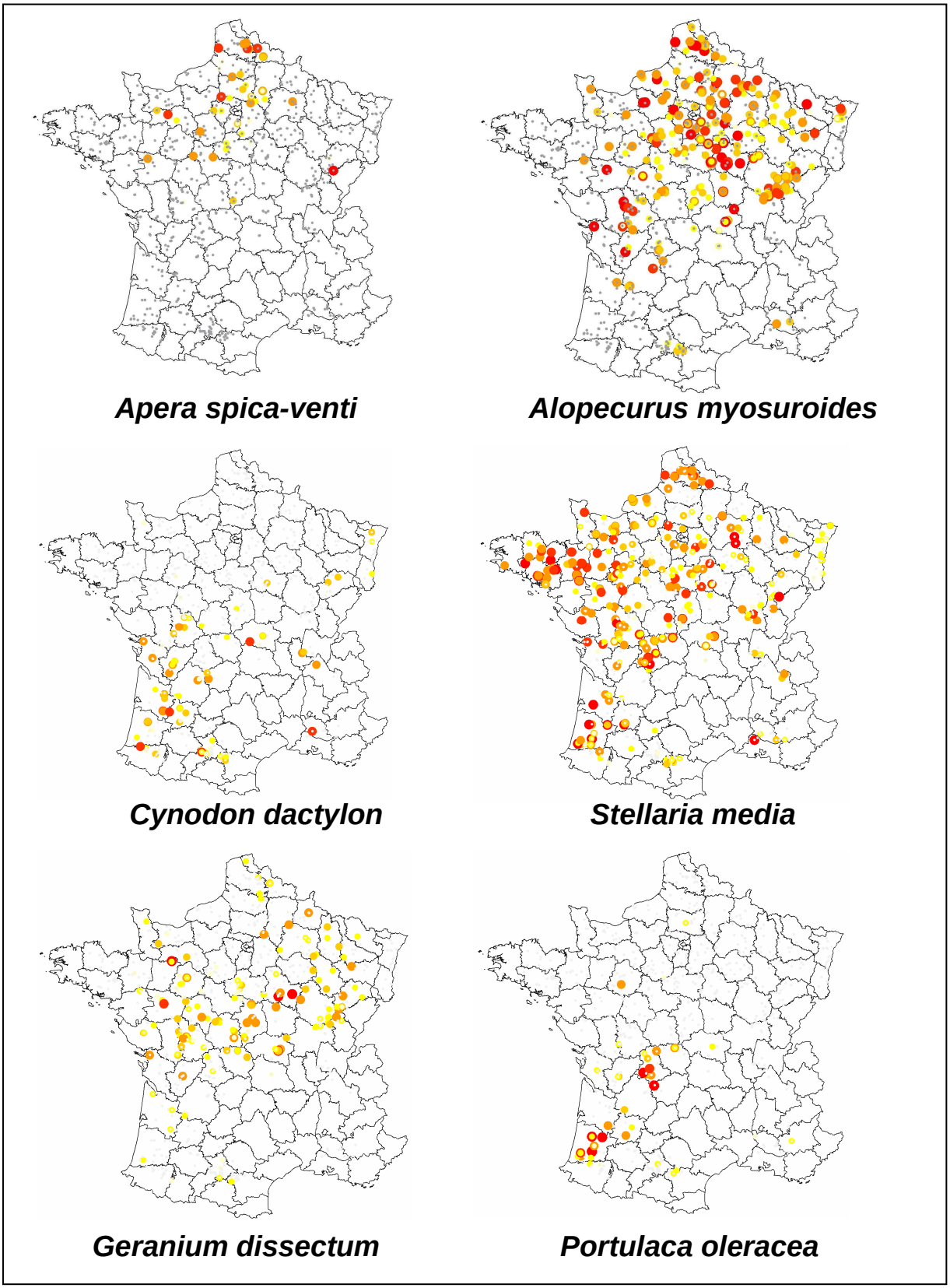
Figure 8. Courbe d'accumulation de la richesse spécifique en fonction du nombre de relevés. Pour un effectif X de relevés, on effectue N tirages, et on calcule la moyenne des richesses spécifiques trouvées pour ces N tirages. Les effectifs de relevés pris en compte varient de 1 (on obtient alors la richesse moyenne d'un relevé) à n (on obtient alors la richesse spécifique totale).

Avec 1639 relevés, le plateau de la courbe d'accumulation n'est pas encore atteint. Cependant, les espèces qui manquent sont des espèces rares (présent dans moins de 1% des relevés). Ainsi, avec 500 relevés, on détecte en moyenne près de 300 espèces (soit 83% du total actuel), les 1000 relevés supplémentaires n'apportant qu'une cinquantaine d'espèces supplémentaires.

La plupart des adventices détectées sont des espèces présentes sur l'ensemble du territoire français (Tela-Botanica, 2007). Cependant, leur répartition à l'intérieur des seuls champs cultivés montre des différences

[2] Ce chiffre, différent de celui donné dans l'article III englobe également les taxons indéterminés au niveau du genre

Encadré 5. Carte de répartition de quelques adventices d'après les données récoltées par le réseau Biovigilance Flore. Les points gris correspondent aux parcelles du réseau où l'espèce est absente. La taille et la couleur des cercles indiquent l'abondance des espèces (jaune : faible densités ; rouge ; forte densités).



de répartitions liées aux conditions pédo-climatiques et/ou aux systèmes de cultures dominant comme cela est illustré par quelques exemples dans l'Encadré 5. Quelques espèces comme *Apera-spica venti* ou *Aethusa cynapium* ont une répartition eurosibérienne, bien présentes dans le Nord de la France, elles se raréfient progressivement vers le Sud-Ouest et en région méditerranéenne. *Cynodon dactylon* ou *Sorghum halepense*, des espèces thermo-cosmopolites sont à l'inverse uniquement présentes dans le Midi ou, lorsqu'elles dépassent la Loire, elles sont toujours peu abondantes dans les champs. De nombreuses espèces sont présentes sur tout le territoire mais sont plus abondantes dans certaines régions : *Stellaria media* et *Poa annua* dans l'Ouest, etc. La répartition de *Geranium dissectum* épouse assez fidèlement les zones de culture du colza, tandis que la distribution de *Calystegia sepium* est fortement liée aux zones de monoculture de maïs (Aquitaine, Alsace).

2.1.2. Fréquence et abondance des espèces adventices

On peut classer les espèces en fonction de leur fréquence d'occurrence et/ou de leur abondance. La fréquence d'occurrence (F) est le ratio entre le nombre de parcelles où l'espèce est présente et le nombre de parcelles échantillonnées ; elle rend compte de l'étendue de la distribution d'une espèce. L'abondance donne une estimation du nombre de plantes au m² (densité) dans les parcelles où l'espèce est présente ; elle rend compte de la taille des populations. L'article III définit plusieurs catégories d'espèces en fonction de leur fréquence et de leur abondance. On peut retenir qu'en France, il existe 26 espèces adventices majeures, présentes dans plus de 15% des parcelles parmi lesquelles 15 font partie des plus répandues au niveau européen (Schroeder *et al.*, 1993). Une trentaine d'espèces a un niveau de fréquence intermédiaire (5%<F<15%), ce sont des adventices considérées comme mauvaises herbes dans une région ou une culture particulière. La majorité des espèces détectées (307 soit 85%) sont rares (F<5%).

Courbes d'abondance-dominance

Les courbes d'abondance-dominance (Figure 9a,b) montrent que la distribution de l'abondance au sein des communautés adventices suit une série de type logarithmique avec quelques espèces dominantes et beaucoup d'espèces rares. Ce type de distribution est classique dans les habitats perturbés (Booth *et al.*, 2003). Dans les habitats plus stables, on rencontre au contraire des séries de type log normale avec beaucoup plus d'espèces intermédiaires. Les patrons observés diffèrent toutefois en fonction de la culture. Dans le maïs (Figure 9b), la structure est très déséquilibrée en faveur d'une seule espèce très dominante (*Chenopodium album*) et de quelques espèces intermédiaires (*Solanum nigrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Digitaria sanguinalis*). Dans le blé d'hiver (Figure 9a), la structure est plus équilibrée avec une espèce moins nettement dominante (*Alopecurus myosuroides*) et plusieurs groupes d'espèces intermédiaires conduisant à une courbe décroissant régulièrement. On peut s'interroger sur la part intrinsèque de cette structuration dépendant des caractéristiques démographiques des espèces associées à chaque culture, de leur capacité à présenter des génotypes résistants aux herbicides employés (fops et dime pour *Alopecurus myosuroides* en blé, triazines en maïs pour *Chenopodium album*) de la part associée aux perturbations propres ou à l'historique de chaque culture (voir partie 2.3.).

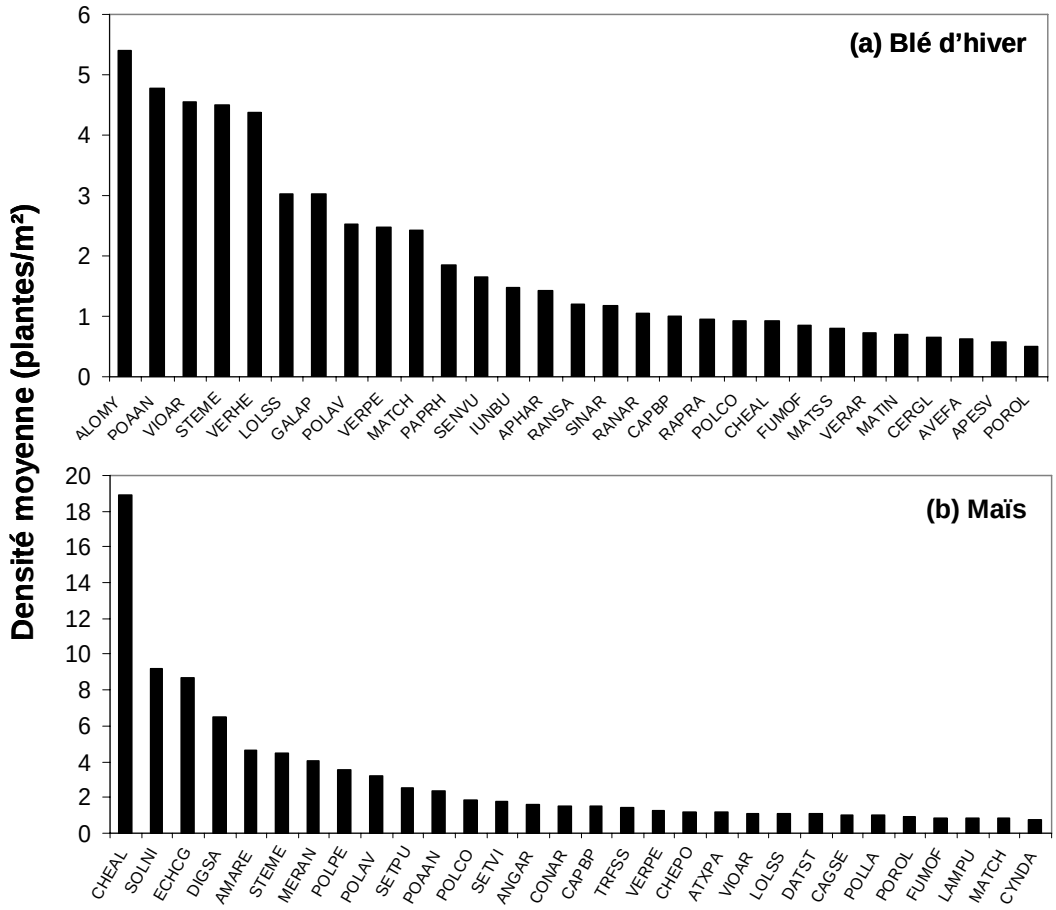


Figure 9. Courbes d'abondance-dominance (a) des communautés des cultures de blé d'hiver et (b) des communautés des cultures de maïs. Les espèces sont représentées par leur code Bayer/EPPO.

Relation entre fréquence et abondance des espèces

La relation interspécifique entre fréquence d'occurrence et abondance locale a été documentée pour de nombreux taxons : plantes (Gotelli & Simberloff, 1987 ; Collins & Glenn, 1990, 1997 ; Boecken & Shachak, 1998) ; araignées (Pettersson, 1997) ; sauterelles (Kemp, 1992 ; Collins & Glenn, 1997) ; papillons (Obeso, 1992 ; Durrer & Schmid-Hempel, 1995) ; coléoptères (Nilsson *et al.*, 1994) ; grenouilles (Murray *et al.*, 1998) ; oiseaux (Gaston & Blackburn, 1996 ; Collins & Glenn, 1997) ; mammifères (Brown, 1984 ; Collins & Glenn, 1997 ; Johnson 1998), etc. (voir Gaston *et al.*, 2000 pour une revue complète). Pour les espèces adventices, la relation n'est pas aussi puissante (Figure 10 ; r^2=0.09, n= 212, P<0.0001). Les espèces peu abondantes ne sont jamais très fréquentes ; à l'inverse, des espèces peu fréquentes peuvent être localement très abondantes. Cela donne une relation triangulaire. Cela est principalement dû au fait que le système cultivé n'est pas à l'équilibre avec la présence d'espèces envahissantes localement abondantes, qui sont encore peu fréquentes aujourd'hui, mais qui n'ont peut-être pas atteint à ce jour les limites de leur expansion géographique (*Abuthilon theophrasti*, *Ambrosia artemisiifolia*, etc.). Par ailleurs la pente de la courbe inférieure à 1 suggère que les espèces les plus répandues ont une abondance inférieure à celle attendue par leur fréquence (cas par exemple de *Senecio vulgaris*).

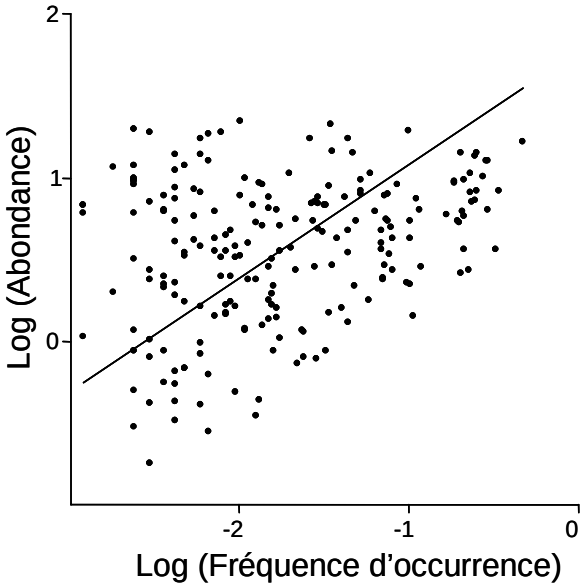


Figure 10. Relation interspécifique entre la fréquence d'occurrence et l'abondance des espèces adventices. Echelles log – log, r^2=0.09, n= 212, *P*<0.0001.

2.2. Changements floristiques dans les principales cultures entre 1973 et 2005

2.2.1. Variations temporelles de la végétation : le cas de la flore adventice

Dans le Chapitre 1, nous avons vu quels étaient les principaux facteurs structurant la flore adventice à un instant donné dans le temps. Dans toutes les communautés, il y a cependant des fluctuations de la composition spécifique au cours des saisons, des années, et des changements deviennent nettement perceptibles à plus long terme (Booth *et al.*, 2003). Au cours d'une année, une communauté varie en fonction de la phénologie des espèces et des variations climatiques saisonnières. Dans les champs cultivés, les variations saisonnières sont également déterminées par la croissance (et le recouvrement progressif) de la culture et les interventions phytotechniques (Kropac *et al.*, 1971 ; Barralis & Chadoeuf, 1980). D'une année à l'autre, la structure d'une communauté peut varier en fonction des conditions climatiques. Une année humide favorisera certaines espèces, augmentant leur abondance par rapport à d'autres espèces. Pour les adventices des cultures s'ajoute également l'effet de la succession culturale (Marty *et al.*, 1980) ou du travail du sol (Debaeke & Orlando, 1994). A très long terme (à l'échelle d'un siècle ou d'un millénaire), des pressions de sélection ou la migration d'espèces à l'échelle biogéographique vont également modifier les communautés. Comparés à d'autres écosystèmes, ces processus sont très accélérés dans les communautés adventices. D'une part, l'intensité des pressions de sélections (en particulier herbicides) aboutit à une évolution génétique des populations de mauvaises herbes perceptibles sur des pas de temps très courts (Baker, 1974 ; cf. site Internet qui collecte les cas de résistance : http://www.weedscience/). D'autre part, les migrations d'espèces sont très facilitées par les échanges commerciaux (semences de cultures) ; en tant que milieux perturbés, les milieux cultivés constituent aussi un milieu plus facilement envahi par des espèces xénophytes (Williamson, 1996 ; Mack *et al.*, 2000 ; Prieur-Richard & Lavorel, 2000). A une échelle intermédiaire (de la décade jusqu'à un ou plusieurs siècles), les

Tableau 5. Synthèse des changements de flore observés dans les cinq principales grandes cultures entre 1973 et 2005. Les espèces sont rangées en fonction du nombre décroissant de cultures où l'espèce est enregistrée en progression et en fonction du nombre croissant de cultures où l'espèce est notée en régression.
Légende des symboles utilisées : + (espèces en progression) ; = (espèces stables) ; - (espèces en déclin) ; + (N) (espèces en progression non recensées parmi les 25 plus fréquentes en 1973 ; (- D) (espèces en régression, enregistrées à un rang inférieure au rang 25 en 2004). * espèces messicoles (Aboucaya et al., 2000) ; # espèces néophytes.

Espèce	B.H.	Colza	Bett.	Tourn.	Maïs	NB -	NB +
Mercurialis annua	+ (N)	+	+	+	+	0	5
Lolium spp.	+	+	+ (N)	+ (N)		0	4
Senecio vulgaris	+ (N)	+		+ (N)	+ (N)	0	4
Sonchus asper + oleraceus	+ (N)	+ (N)	=	+	+ (N)	0	4
Cirsium arvense	+	+ (N)	+ (N)	+ (N)	- (D)	1	4
Solanum nigrum		+ (N)	=	+	+	0	3
Chenopodium album	+	+ (N)	-	+	=	1	3
Geranium dissectum	+ (N)	+ (N)				0	2
Lamium purpureum	+	=			+ (N)	0	2
Lapsana communis	+	+ (N)				0	2
Myosotis arvensis	+	+				0	2
Poa annua	+	=			+ (N)	0	2
Polygonum persicaria + lapathifolium		+ (N)	=	+	=	0	2
Capsella bursa-pastoris	+	=	-	=	+ (N)	1	2
*Viola arvensis**	+	+	=	- (D)	=	1	2
Aethusa cyanpium			+ (N)			0	1
Amaranthus retroflexus #			=	+ (N)	=	0	1
Calystegia sepium					+ (N)	0	1
Chenopodium polyspermum					+ (N)	0	1
Convolvulus arvensis			+ (N)	=	=	0	1
Datura stramonium #				+ (N)		0	1
Daucus carota				+ (N)		0	1
Euphorbia helioscopia				+ (N)		0	1
Galium aparine	+	=	=	=		0	1
Kickxia spuria + elatine			=	=	+ (N)	0	1
Panicum milliaceum #					+ (N)	0	1
Setaria verticillata + viridis				+ (N)	=	0	1
Taraxacum officinale	+					0	1
Trifolium spp.					+ (N)	0	1
Veronica arvensis	+					0	1
Equisetum arvense			+ (N)		- (D)	1	1
Sinapis arvensis	=	+	-	-		2	1
Veronica persica # + polita	-	- (D)	- (D)	(-D)	+ (N)	3	1
Stellaria media	=	-	-	- (D)	+	4	1
Anthemis arvensis + cotula*	- (D)					1	0
*Apera spica-venti**	- (D)					1	0
Cerastium spp.	-	=				1	0
Digitaria sanguinalis					-	1	0
Euphorbia exigua			- (D)			1	0
Galinsoga parviflora #					- (D)	1	0
Lamium amplexicaule				- (D)		1	0
*Legousia speculum-veneris**	- (D)					1	0
Picris echioides				- (D)		1	0
Portulaca oleracea					- (D)	1	0
*Ranunculus arvensis**	- (D)					1	0
Ranunculus sardous	- (D)					1	0
Setaria pumila					- (D)	1	0
Sonchus arvensis			- (D)			1	0

changements de végétation directionnels sont appelés succession. L'analyse des successions secondaires constitue à ce jour la grande majorité des études écologiques sur l'évolution de la végétation à l'échelle de quelques décades (Bazzaz, 1996).

Dans les champs cultivés, la végétation est perturbée au moins une fois par an et reste donc toujours proche d'un stade pionnier. Cependant, si les perturbations annuelles détruisent la végétation, cela ne signifie pas que 'tous les compteurs sont remis à zéro'. Les plantes ayant produit des semences avant d'être détruites vont enrichir le stock de semences du sol. La répétition des mêmes pressions de sélection d'année en année peut rapidement amplifier les différences entre espèces réalimentant ou épuisant leur stock. Dans ce cas de figure, la notion de changement directionnel peut donc potentiellement s'appliquer aux communautés adventices.

Si l'on considère l'histoire récente des zones cultivées, nous ne possédons que peu de données sur l'évolution des populations de mauvaises herbes. Quelques rares travaux déjà anciens existent sur la raréfaction des espèces messicoles telle que la nielle des blés (Aymonin, 1965), liée en partie à la généralisation du désherbage chimique, ou sur le développement des populations de mauvaises herbes résistantes aux herbicides (Darmency & Gasquez, 1990). Mais peu d'informations scientifiques existent sur le développement ou l'entrée d'un certain nombre d'espèces dans les parcelles cultivées comme la progression des ombellifères (Montegut & Jauzein, 1981), l'entrée des bromes à partir des bordures (Jauzein *et al.*, 2000) ou la propagation d'espèces dites envahissantes comme l'ambroisie (Chauvel *et al.*, 2006). Même pour les adventices les plus courantes, leur statut en régression ou au contraire en extension au cours des trois dernières décades n'est généralement pas bien connu. Ce sont ces dernières, faciles à reconnaître et à observer, qui pourraient pourtant servir de marqueurs pour évaluer les changements dans les zones cultivées.

La partie 2.2.2. résume succinctement les changements de statut des mauvaises herbes décrits dans les articles II à VI. L'intensité des changements dans les communautés adventices est resituée par rapport à d'autres écosystèmes et est reliée à la structure des communautés et les caractéristiques écologiques de la culture (partie 2.2.3.). Enfin, nous mettons en évidence une spécialisation des flores dans les différentes cultures conduisant à une divergence entre cultures au cours du temps (partie 2.2.4.). Ces différences et l'origine probable des changements seront analysées dans les chapitres suivants (Chapitres 3 et 4).

2.2.2. Evolution du statut des principales mauvaises herbes entre 1973 et 2005

Les articles II à VI décrivent le changement de statut des espèces adventices les plus communes dans les cinq principales grandes cultures ; l'ensemble des résultats est résumé dans le Tableau 5. Certaines espèces (*Mercurialis annua*, *Lolium* spp., *Senecio vulgaris*, *Cirsium arvense, Sonchus asper*) sont en progression dans (presque) toutes les cultures. Ces espèces sont soit adaptées à un changement de technique culturale commun à l'ensemble des cultures, soit leur caractère très généraliste (voir article IX) peut expliquer qu'elles aient pu faire face à une large gamme de changements. A l'opposé, certaines espèces ne progressent ou ne régressent que dans une seule culture. Ces cas de figure correspondent souvent à des espèces favorisées par un manque de sélectivité des matières actives herbicides spécifiques à une culture : *Aethusa cynapium* dans la betterave, *Datura stramonium* dans le tournesol, *Sinapis arvensis* dans le colza, etc. A l'inverse, les herbicides pourraient

Tableau 5. Suite

Espèce	B.H.	Colza	Bett.	Tourn.	Maïs	NB -	NB +
Valerianella spp.*	- (D)					1	0
Veronica hederifolia	=	-	=			1	0
*Aphanes arvensis**	-	-				2	0
Arabidopsis thaliana	- (D)	- (D)				2	0
Avena sterilis subsp. *ludoviciana*	- (D)	- (D)				2	0
Fumaria officinalis	=	=	=	- (D)	- (D)	2	0
Matricaria recutita + perforata	-	-	=	=	=	2	0
*Papaver rhoeas**	-	-	=			2	0
*Spergula arvensis**		- (D)			- (D)	2	0
Anagallis arvensis	- (D)		-	-	=	3	0
Elytrigia repens		- (D)		- (D)	- (D)	3	0
Fallopia convolvulus	-		=	-	-	3	0
Polygonum aviculare	-		-	-	=	3	0
Raphanus raphanistrum	-	=	=	- (D)	- (D)	3	0
*Alopecurus myosuroides**	-	-	-	-		4	0
*Avena fatua**	- (D)	- (D)	- (D)	- (D)		4	0

être en partie impliqués dans la régression d'espèces particulièrement sensibles dans certaines cultures : *Legousia speculum-veneris*, *Ranunculus arvensis* et *Ranunculus sardous* dans le blé d'hiver, *Spergula arvensis* dans le maïs, *Anagallis arvensis* dans les betteraves, etc. Bien que constituant une pression de sélection majeure, la grille de lecture par les herbicides reste hypothétique, difficilement vérifiable et ne permet pas, de plus, d'expliquer tous les changements observés. Ainsi, bien que théoriquement contrôlée par les herbicides disponibles dans le tournesol, *Amaranthus retroflexus* a progressé dans cette culture, de même pour *Lamium purpureum* ou *Geranium dissectum* dans le blé d'hiver. Dans ce dernier cas de figure, cela pourrait illustrer l'influence de la rotation. En effet, *Geranium dissectum* étant très mal contrôlée dans le colza et les rotations « colza-blé-orge » ayant augmenté depuis les années 1970, on peut émettre l'hypothèse que la progression de cette espèce dans une culture de la rotation explique son abondance globale. Les articles II (colza) et VI (maïs) étayent particulièrement bien cette hypothèse en mettant en évidence des changements de flore différents suivant les régions qui sont caractérisées par des types de rotations différentes.

2.2.3. Intensité du turnover[3]

Le *turnover* à l'échelle d'un pool régional d'espèces peut être assez important en l'espace de 30 ans en particulier du fait de l'apparition ou de la disparition d'espèces rares (voir Chapitre 5, articles XII, XIII). En se concentrant sur le *turnover* au sein des espèces majeures, on s'assure de ne comptabiliser que des changements importants touchant des centaines ou des milliers de parcelles.

Afin de pouvoir comparer les *turnovers* observés dans les champs cultivés à d'autres milieux et/ou à des pas de temps légèrement différents, nous avons établi une mesure indiquant le temps nécessaire (en années) au remplacement d'une espèce parmi les espèces majeures d'une communauté. Nous avons compilé cet indice à partir de listes d'espèces issues d'études diachroniques de la végétation publiées et concernant différents milieux plus ou moins perturbés (forêt, prairies alpines, site rudéralisé, etc. - Tableau 6). Avec environ une nouvelle espèce tous les trois ans, le *turnover* dans la composition des 25 espèces les plus communes est plus de quatre fois plus rapide dans les champs cultivés que dans des milieux stables (forêt, prairies). Il est proche de celui enregistré pour les successions secondaires de végétations perturbées par le feu ou par d'autres activités humaines.

L'intensité du *turnover* dans les cultures françaises est comparable à celui trouvé dans d'autres pays européens [Danemark : Andreasen *et al.* (1996) ; Hongrie : Toth *et al.* (1999)] mais reste très variable selon les cultures (Tableaux 6 et 7). Les communautés adventices du blé d'hiver et de la betterave comptent à la fois moins de « nouvelles » espèces (cinq) parmi les 25 espèces les plus communes, et ces espèces présentent des abondances moyennes faibles. A l'opposé, les communautés adventices du colza, du tournesol et en particulier du maïs ont connu des turnovers plus importants (Tableau 7). Les nouvelles espèces entrant dans le 'top 25' ont de plus des densités moyennes élevées dans le colza et le tournesol, tandis quelles sont relativement faibles dans les autres cultures.

[3] Le terme anglais de *turnover* est utilisé pour désigner la proportion d'espèces différentes entre deux périodes données.

Tableau 6. Temps moyen de remplacement d'une espèce au sein des 25 espèces les plus fréquentes.

Type de perturbation	Habitat	Période	Turnover	References
Habitats non perturbés par l'homme			**13.04 +/- 9.31**	
Succession secondaire "Climax"	**Forêt de Pins** (*Calamagrostio-Piceetum*) SW Bohemia (Rép. Tchèque)	**23 années** 1970-76 à 1999	**26,00**	WILD et al., 2004 Recalculé d'après l'Annexe A
Succession secondaire Temporairement inondé	**Forêt de Pins** (*Bazzanio-Piceetum*) SW Bohemia (Rép. Tchèque)	**23 années** 1970-76 à 1999	**13,00**	WILD et al., 2004 Recalculé d'après l'Annexe A
Succession secondaire Temporairement inondé	**Forêt de Pins** (*Sphagno-Piceetum*) SW Bohemia (Rép. Tchèque)	**23 années** 1970-76 à 1999	**8,67**	WILD et al., 2004 Recalculé d'après l'Annexe A
Succession secondaire "Climax"	**Prairie** Colorado	**15 années** 1981 à 1996	**5.00**	KORB & RANKER, 2001 Recalculé d'après l'Annexe A
Succession secondaire Changement climatique	**Prairie alpine** (*Mesobromion*) Alpes du Sud (Suisse)	**9 années** 1988-1991 à 1997-2000	**4,50**	STAMPFLI & ZEITER, 2004. Recalculé d'après la Table 1
Habitats directement perturbés par l'homme			**2.80 +/- 0.96**	
			2.04	
Succession secondaire Perturbations par le feu	**Prairie** Illinois	**22 années** 1968-71 à 1990-1993	**3,13**	ANDERSON et al., 2000. Recalculé d'après la Table 3
Succession secondaire Succession post-culturale	**Ancienne parcelle cultivée** Minnesota	**15 années** 1983 à 1997	**2.80**	FOSTER & TILMAN, 2000
Succession secondaire Arrêt des activités récréatives	**Strate herbacée d'une forêt** Illinois	**18 années** 1979 à 1997	**0,94**	GIBSON et al., 2000. Recalculé d'après la Table 1
Succession secondaire Succession post-culturale	**Ancienne parcelle cultivée**	**12 années**	**0.73**	SARMIENTO et al., 2003
Cultures annuelles			**2.94 +/-0.85**	
Champ cultivé	**Blé d'hiver** France	**21.5 années** 1973-76 à 1991-2001	**4,30**	
Champ cultivé	**Betterave** France	**21.5 années** 1973-76 à 1991-2001	**4,30**	
Champ cultivé	**Seigle d'hiver** Danemark	**19.5 années** 1967-70 à 1987-89	**3,67**	ANDREASEN et al., 1996. Recalculé d'après l'Annexe
Champ cultivé	**Blé d'hiver** Danemark	**19.5 années** 1967-70 à 1987-89	**3,14**	ANDREASEN et al., 1996. Recalculé d'après l'Annexe
Champ cultivé	**Orge de printemps** Danemark	**19.5 années** 1967-70 à 1987-89	**2,75**	ANDREASEN et al., 1996. Recalculé d'après l'Annexe
Champ cultivé	**Colza de printemps** Danemark	**19.5 années** 1967-70 à 1987-89	**2,75**	ANDREASEN et al., 1996. Recalculé d'après l'Annexe
Champ cultivé	**Colza d'hiver** France	**21.5 années** 1973-76 à 1991-2001	**2,69**	
Champ cultivé	**Tournesol** France	**21.5 années** 1973-76 à 1991-2001	**2,69**	
Champ cultivé	**Blé d'hiver** Hongrie	**18 années** 1969-71 à 1988	**2,25**	TOTH et al., 1997.
Champ cultivé	**Maïs** France	**21.5 années** 1973-76 à 1991-2001	**1,95**	
Champ cultivé	**Maïs** Hongrie	**18 années** 1969-71 à 1988	**1,80**	TOTH et al., 1997

Tableau 7. Synthèse des changements observés au sein des 25 espèces majeures dans les principales cultures entre 1973 et 2005.* Significatif au risque de 5%.

	Cultures « stables »		Cultures « instables »		
	Blé d'hiver	Betterave	Tournesol	Colza	Maïs
Cœfficient de corrélation de Spearman entre les rangs des espèces en 1970s et 2000s	0.763 * (n=29)	0.529 * (n=22)	0.371 * (n=24)	0.640 * (n=24)	0.786 * (n=29)
Indice de dissimilarité de Jaccard	0.333	0.333	0.485	0.438	0.571
Nombre d'espèces entrant dans le top 25	5	5	8	7	10
Densité maximale des « nouvelles » espèces	5,078	3,857	10,475	10,600	4,700
Densité moyenne des « nouvelles » espèces	3,761	2,643	6,148	5,163	1,910
Index d'équitabilité de Hill 1970	0.945	0.899	0.911	0.903	0.891
Index d'équitabilité de Hill 2000	0.939	0.895	0.935	0.905	0.845
Nombre d'espèces néophytes total	3 (7)[a]	2 (5)	4 (11)	1 (6)	14 (20)
% moyen d'espèces néophytes par relevés	4,241	3,780	5,654	2,848	7,643

Note : a : le nombre entre parenthèses correspond au nombre total de néophytes, le premier chiffre excluant les espèces accidentelles vues dans moins de 5 parcelles.

Les différences de turnover restent difficiles à expliquer. Deux hypothèses non exclusives peuvent être avancées.

Hypothèse 1 : historique des cultures

L'historique des cultures montre qu'en 1970, date des premiers relevés, on ne partait pas de la même situation initiale dans les cinq cultures comparées. Le blé d'hiver étant cultivé depuis des siècles, de nombreuses espèces étaient déjà adaptées à cette culture. Dans une moindre mesure c'est aussi le cas de la betterave, cultivée à grande échelle depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. L'indice d'équitabilité de Hill calculé sur la distribution de l'abondance au sein des 25 espèces majeures indique d'ailleurs une structuration assez équilibrée des communautés avec beaucoup d'espèces intermédiaires (du type de la Figure 9a). En 1970, le colza[4] et le tournesol sont des cultures que l'on peut qualifier de « récentes ». L'indice d'équitabilité montre une structure des communautés beaucoup plus déséquilibrée en faveur d'un nombre très restreint d'espèces dominantes. Les espèces présentes dans la communauté proviennent vraisemblablement d'un premier tri du pool régional d'espèces qui n'a probablement pas encore fixé toutes les espèces les mieux adaptées à l'ensemble des filtres de cette culture (cf. partie 2.2.4.). Face à ces deux situations initiales contrastées, on peut aisément imaginer que i) dans les cultures anciennes, il est plus difficile pour de nouvelles espèces de supplanter les espèces déjà bien installées : les faibles densités des espèces « nouvelles » en blé et betterave vont dans ce sens (Tableau 7) ; ii) dans les cultures plus récentes, les remaniements attendus sont plus importants puisqu'en l'espace de 30 ans, des espèces plus adaptées ont eu l'occasion d'être triées au sein du pool d'espèces régionales et de

[4] L'histoire du colza est en réalité un peu plus complexe, puisque cette espèce était déjà cultivé au XIX^{ème} siècle (200 000 ha en 1862) avant de disparaître entre les deux Guerres mondiales (Mila, 1942).

s'introduire dans des communautés déséquilibrées ; les fortes densités des espèces « nouvelles » et le remaniement important de l'ordre d'importance des espèces (faibles corrélations de Spearman) en colza et tournesol constituent deux éléments en faveur de cette hypothèse. Dans les années 2000, la structure des communautés du colza et du tournesol présente un patron plus équilibré que trente ans auparavant.

Hypothèse 2 : la compétition avec la culture et les niches vides

Une hypothèse alternative est de considérer que certaines cultures présentent des caractéristiques intrinsèques plus favorables à la pénétration de nouvelles espèces dans la communauté. Pour tester cette hypothèse, on peut établir un parallèle entre l'arrivée de nouvelles espèces parmi les 25 espèces majeures et le nombre d'espèces xénophytes introduites dans chaque culture. Ainsi le maïs est à la fois la culture qui a enregistré le *turnover* le plus important parmi les 25 espèces majeures et la culture qui compte le pourcentage le plus élevé d'espèces néophytes (Tableau 7). A l'opposé, le blé d'hiver comprend le moins de néophytes et le turnover le moins important. Maillet (1993) a observé des ratios identiques dans la distribution des adventices d'origine américaines, avec seulement 3% des espèces dans les cultures de céréales, pour 27% en maïs ou sorgho, alors que les vignes et vergers en hébergent la moitié. Selon Pysek *et al.* (2005a), les patrons de répartition des espèces adventices xénophytes sont à relier à l'historique des invasions et des cultures : en Europe Centrale, ces auteurs observent plus d'espèces néophytes dans les cultures néophytes (colza, maïs, tournesol) et plus d'espèces archéophytes dans les cultures archéophytes (céréales). Selon Jauzein (2001a), on pourrait également expliquer ce patron par le poids variable de la compétition entre cultures et adventices, intense dans les semis denses de céréales et moins fort dans les cultures plus ouvertes à larges inter-rangs (maïs, vignes).

L'invasion préférentielle des cultures estivales par les espèces introduites serait l'un des seuls cas où l'hypothèse de la vacuité de la niche écologique (Elton, 1958), très débattue et rarement soutenue par les faits, pourrait être avancée (Prieur-Richard & Lavorel, 2000). En Europe de l'Ouest, il y aurait une déficience originelle en thérophytes estivales (Jauzein, 1998). Parmi les espèces néophytes d'origine lointaine, 60% sont strictement estivales pour 16% strictement hivernales. Il existe donc un contraste assez net entre d'une part des cultures hivernales déjà « saturées » en espèces natives et avec une faible probabilité de nouveaux apports étrangers et d'autre part des cultures estivales avec un pool d'espèces natives plus faibles et un fort potentiel d'installation dans le milieu.

2.2.4. Vers une spécialisation des flores de chaque culture ?

La Figure 11 illustre la similarité des flores entre les cinq grandes cultures étudiées ainsi que l'intensité des changements et l'évolution de la similarité entre cultures en l'espace de 30 ans. La principale différence oppose les cultures estivales et hivernales quelle que soit la période considérée (Chapitre 1, article I). Cela s'explique facilement compte tenu des exigences diverses des espèces en somme de températures pour germer. Plus en détails, la composition des principales adventices du colza dans les années 1970 était plus proche de celle des blés d'hiver que de celle des mêmes cultures de colza dans les années 2000. De même, les espèces

les plus communes dans les tournesols des années 1970 étaient plus similaires à celles trouvées dans les betteraves qu'à celles présentes dans les mêmes tournesols 30 ans plus tard. Cela traduit une spécialisation accrue des flores des différentes cultures au cours du temps. Lorsqu'une nouvelle culture est introduite, en l'absence d'un historique de pression de sélection spécifique, la flore se développe à partir d'un pool d'espèces commun aux cultures semées à la même période (pool d'espèces germant en même temps que la culture). A l'origine, la flore du colza semblait donc peu différente de celles des blés d'hiver. Cela renforce l'hypothèse que le premier filtre sélectionnant les espèces dans une culture correspond à la date de perturbation du sol (date de semis). Au cours du temps, l'utilisation répétée d'herbicides spécifiques à une culture (napropamide dans le colza et aclonifen dans le tournesol par exemple) constitue un nouveau filtre qui a conduit peu à peu au développement d'une flore spécifique.

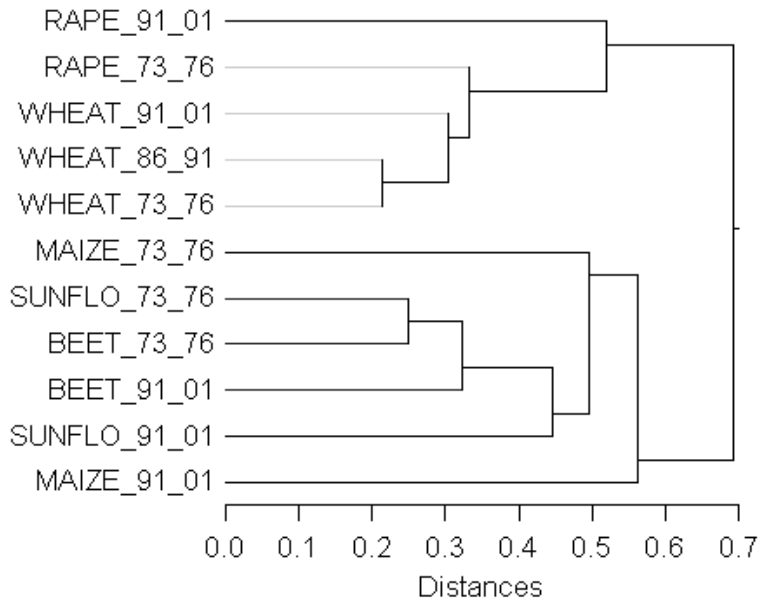


Figure 11. Evolution de la similarité floristique au sein des 25 espèces les plus communes des cinq principales grandes cultures entre 1973 et 2001. Classification ascendante hiérarchique réalisée sur l'indice de similarité de Jaccard d'après la méthode de regroupement de Ward. Rape=colza ; Wheat = blé d'hiver ; Maize=maïs ; Sunflo=tournesol ; Beet=betterave.

2.2.5. Conclusion

Certaines cultures semblent plus perméables que d'autres à l'arrivée de nouvelles espèces. Chacune des hypothèses émises semblent pouvoir en partie expliquer les différences de turnovers. Pour certaines cultures (colza, tournesol) ce processus serait lié à leur historique récent (hypothèse 1), pour d'autre (maïs) l'intensité du turnover serait de nature plus intrinsèque (hypothèse 2 : culture très ouverte à large inter-rang, date de semis correspondants aux dates de levées des espèces envahissantes plutôt de nature estivale). Selon l'hypothèse 1, des changements moins importants pourraient être attendus en colza et tournesol dans les années à venir (équivalents à ceux enregistrés dans le blé d'hiver). Si l'hypothèse 2 est vraie, le maïs devrait continuer à enregistrer des changements importants, ceci d'autant plus que l'arrêt de l'utilisation des triazines depuis 2003 peut accélérer ces changements. Dans le cadre du suivi de la flore adventice, ces résultats indiquent quelles sont les cultures « à risque ».

Certaines cultures constituent donc des portes d'entrée dans les parcelles cultivées. Une fois introduite à l'intérieur d'une parcelle cultivée 'grâce' à une culture perméable, une espèce, suivant ses caractéristiques démographiques propres, pourrait ou non se développer dans les autres cultures de la rotation. A cet égard, l'arrêt de l'utilisation de certaines molécules herbicides (application de la Directive européenne 91/414/CEE) pourrait augmenter la perméabilité d'un certain nombre de culture.

Globalement les mauvaises herbes des cultures sont adaptées aux perturbations grâce à des caractéristiques générales : cycle annuel, dormance, croissance rapide. Ce chapitre montre cependant qu'en l'espace de 30 ans, les changements de flore ont été étonnement importants au sein des parcelles cultivées avec près de 70 % des espèces dont le statut a significativement changé. L'évolution des techniques culturales a établi un tri entre les espèces sur d'autres critères que la simple capacité à survivre dans un habitat perturbé. Le Chapitre 1 indique que la distribution des espèces n'est pas aléatoire mais gouvernée par des filtres environnementaux (techniques culturales et milieu physique) qui sélectionnent les espèces les plus adaptées. En examinant les différences entre les végétations adventices au cours du temps, il doit donc être potentiellement possible de mettre en évidence quels sont les filtres qui ont le plus « joué » sur les changements de flore observés au cours des 30 dernières années. Au-delà du constat et de la quantification des changements (turnover), les Chapitres 3 et 4 cherchent à tirer profit de différents concepts d'Ecologie pour comprendre les processus qui façonnent progressivement les communautés.

Chapitre 3 : Traits d'histoire de vie, valeurs indicatrices écologiques et groupes fonctionnels

Article VIII : Fried G., Chauvel B., Reboud X. A functional analysis of large-scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000. *Journal of Vegetation Science*. Accepté avec modifications. (ref : JVS5284).

Article IX : Fried G., Dessaint F., Reboud X. Increased cultivation of oilseed rape and N-fertilization as the main drivers in long-term changes of arable weed flora in Côte-d'Or (France). En préparation.

3.1. Introduction

3.1.1. Traits fonctionnels

Depuis quelques décennies, de nombreuses approches utilisant les traits des espèces ont été développées en Ecologie des communautés (Grime, 1974 ; Lavorel & Garnier, 2002 ; Petchey & Gaston, 2002). Un trait peut être défini comme une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique d'une espèce mesurable à l'échelle d'un individu sans références faites à l'environnement ou à un autre niveau d'organisation (Violle *et al.*, 2007). Il y a plusieurs avantages à considérer les traits plutôt que les espèces pour décrire les patrons d'organisation ou les processus d'assemblage ou d'évolution d'une communauté (Weiher & Keddy, 1995 ; McGill, 2006). Les noms d'espèces renvoient à un type de communauté particulier ou à un pool d'espèces locales. Utiliser les noms d'espèces rend plus difficile la comparaison entre différents sites ou entre différents types d'habitats. Par ailleurs, les noms d'espèces ont peu de signification pour la plupart des écologues en dehors des spécialistes de chaque région ou de chaque milieu. Au contraire, utiliser les traits permet de mettre en évidence le point commun des patrons ou processus d'un ensemble de sites et reste compréhensible par l'ensemble de la communauté scientifique. Enfin, et c'est peut-être la meilleure raison, les traits sont potentiellement en relation directe avec les filtres exercés par l'environnement sur les espèces de la communauté. Ils présentent ainsi une valeur « explicative » à laquelle les espèces ne peuvent pas prétendre.

Dans le Chapitre 1, nous avons vu que l'on pouvait considérer les conditions écologiques et les techniques culturales comme des filtres environnementaux qui empêchent l'établissement de certaines espèces dans la communauté ou conduisent à leurs éliminations. Plus précisément, ces filtres vont éliminer les espèces dont les traits ne sont pas suffisamment adaptés. Ainsi, ce sont les traits plutôt que les espèces qui seront sélectionnés (Figure 12- Keddy, 1992, McIntyre *et al.*, 1999, Weiher *et al.*, 1999). Les espèces ne possédant pas un ensemble de traits adéquats à l'ensemble des filtres actifs ne seront pas capables de se maintenir dans la communauté ou si c'est le cas, on peut penser que leurs populations resteront de taille réduite. Ainsi, les traits peuvent directement mettre en évidence le mécanisme impliqué dans la relation entre espèces et environnement. Il y a cependant une limite qui est que posséder un trait favorable constitue une condition nécessaire mais pas suffisante de réussite. Ce point est discuté dans la partie 3.1.3.

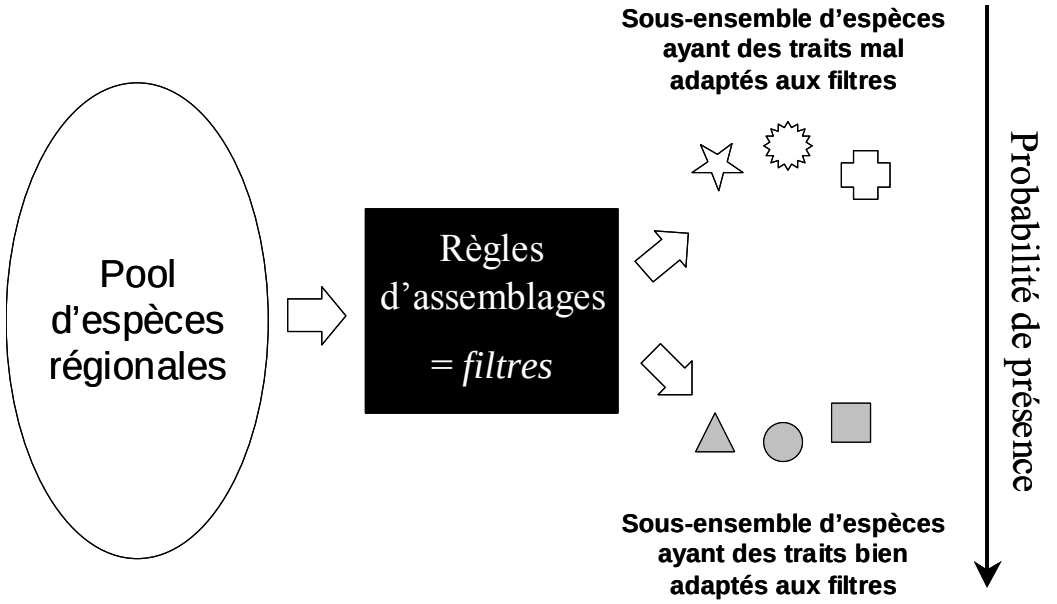


Figure 12. Un modèle d'assemblage des communautés basé sur une approche par les traits. Redessiné d'après Weiher & Keddy (1999).

Dans les champs cultivés, on peut considérer le travail du sol comme un premier filtre qui va sélectionner les espèces en fonction de leur type biologique : ainsi le labour traditionnel des cultures aboutit à une forte représentation d'espèces thérophytes et de quelques espèces pluriannuelles adaptées aux perturbations (géophytes à bulbes ou à rhizomes) ; à l'inverse la réduction de l'intensité du travail du sol favorisera l'installation d'un nombre plus important d'espèces pérennes (Zanin *et al.*, 1997). Cet exemple d'association entre trait et filtre est simple et paraît, somme toute, assez évident. Cependant, la combinaison de ce trait avec d'autres traits (plage de germination, tolérance aux herbicides, tolérance à l'ombrage) en association avec d'autres filtres (date de perturbation du sol, herbicides utilisés, recouvrement de la culture) doit permettre d'améliorer considérablement notre capacité de prédiction de la dynamique des communautés adventices (Booth & Swanton, 2002).

De manière symétrique, en identifiant les traits communs aux espèces présentes dans une parcelle cultivée, on peut tenter de déduire les filtres qui ont été appliqués de manière consciente ou non par l'agriculteur. Il est en revanche plus difficile de mettre en évidence quels sont les traits rédhibitoires qui ont empêché une espèce de persister dans une parcelle cultivée car on ne peut pas connaître facilement l'identité des espèces absentes (mais potentiellement présentes). Une approche possible consiste alors à appliquer la relation entre les filtres environnementaux et les traits dans des études diachroniques de la végétation, ces dernières garantissant que certaines espèces étaient présentes avant de disparaître (Chapitre 2).

Dans le cas de l'agrosystème cultivé, l'application d'une nouvelle technique culturale ou son évolution correspond respectivement à l'ajout d'un nouveau filtre ou à la modification des mailles d'un filtre existant. Suivant le degré d'impact de la technique culturale sur la flore, on peut s'attendre en conséquence à une modification plus ou moins perceptible dans la distribution des traits au sein de la communauté, comme cela est

observé le long de gradient environnementaux pour la taille des semences (Moles *et al.*, 2007) ou pour les traits foliaires (Wright *et al.*, 2005). Le contraste entre les espèces en extension et en déclin permet alors d'identifier simultanément les traits défavorables et les traits favorables à une situation écologique donnée. Les espèces en déclin sont des espèces dont au moins un trait n'est plus adapté tandis que les espèces en extension ont des traits en adéquation avec les nouveaux filtres, ou possèdent un trait leur permettant de répondre favorablement à la pression de sélection la plus intense s'exerçant sur la parcelle (résistance aux herbicides).

Ainsi contraster les traits entre les espèces en déclin et les espèces en extension est une méthode qui permet de mettre en évidence sur quels traits s'est jouée la sélection et d'identifier ainsi quels filtres ont eu le plus d'importance dans les changements de végétation observés.

3.1.2. Valeurs indicatrices écologiques

Certains organismes reflètent particulièrement bien les conditions qui s'exercent sur le milieu leur conférant une valeur d'indicateur biologique. Ainsi, la pollution de l'air est mesurée à travers la diversité des communautés de lichens (Conti & Ceccehetti, 2001), la qualité des sols peut être appréhendée à travers certains diptères du sol (Frouz, 1999), les macrophytes aquatiques peuvent être utilisés pour mesurer le niveau d'eutrophisation des cours d'eau (Carbiener *et al.*, 1990), etc.

En Ecologie végétale, les indicateurs d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992) ont été largement utilisés du fait des avantages qu'ils représentent pour caractériser le milieu (cf. Diekmann, 2003, pour une revue complète). Les plantes sont une expression intégrée des valeurs du milieu qui peuvent fortement fluctuer au cours d'une année et être difficiles à mesurer (cas de l'azote par exemple). En l'absence de données anciennes sur le milieu, les valeurs indicatrices sont souvent le seul moyen d'appréhender l'évolution du milieu à travers l'évolution de la flore. Leur utilisation se heurte toutefois à certains inconvénients : les valeurs indicatrices d'une espèce peuvent varier le long de gradients géographiques (Diekmann & Lawesson, 1999) ou au cours du temps : à court terme, durant le cycle de vie des espèces (Parrish & Bazzaz, 1985) ou à plus long terme du fait de processus évolutifs ; enfin les caractères ne sont pas tous indépendants et le changement observé sur un caractère peut masquer une évolution sur un autre caractère lié.

La présence simultanée de plusieurs espèces permet de faire des prédictions plus précises et plus fiables qu'à partir d'une seule espèce puisque le chevauchement entre les tolérances écologiques de plusieurs espèces est plus faible que l'amplitude écologique d'une seule espèce. La façon la plus simple d'estimer la valeur d'une variable environnementale est donc de calculer la moyenne (pondérée ou non par l'abondance) des valeurs indicatrices des espèces présentes dans un relevé.

L'utilisation des valeurs indicatrices permet d'analyser les changements du milieu en comparant des données floristiques anciennes et nouvelles dans des suivis de placettes permanentes ou semi-permanentes. Si on enregistre un changement dans la valeur moyenne d'une variable, on peut émettre l'hypothèse que ce changement résulte d'une modification importante du milieu physique. Les indicateurs écologiques ont été utilisés ainsi pour évaluer l'impact du drainage (ter Braak & Wiertz, 1994), de la pollution atmosphérique par des

substances acidifiantes (Diekmann & Dupré, 1997), de l'eutrophisation des zones humides (Ruthsatz, 1998), de la gestion sylvicole et de la succession forestière (Brunet *et al.*, 1997), etc.

On peut constater que dans les milieux cultivés, aucune des études diachroniques menées sur le long terme (Andreasen *et al.*, 1996, Sutcliffe & Kay, 2000, Baessler & Klotz, 2006) n'a utilisé ces indices. Pourtant, si l'on se réfère à l'importance des contraintes environnementales dans les assemblages de mauvaises herbes (cf. Chapitre 1), les traits de réponses[5] au milieu physico-chimiques semblent être une caractéristique essentielle à analyser. Certes, pour un développement optimal de la culture, les conditions écologiques d'un champ cultivé ne doivent être ni trop humides ni trop sèches, pas trop acides et bien pourvues en éléments nutritifs. Ainsi, la gamme des conditions des parcelles cultivées ne couvre pas toutes les conditions que l'on trouve dans des écosystèmes naturels ou semi-naturels. Pourtant, plusieurs de ces indices peuvent directement être reliés à des filtres environnementaux en lien avec les pratiques culturales et leurs évolutions. L'indicateur pour la lumière (Ellenberg-L) pourrait être relié à la densité de semis des cultures. Les espèces tolérant des ombrages importants pourraient mieux supporter les cultures denses et recouvrantes (orge d'hiver) tandis que les espèces les plus héliophiles ont un avantage dans les cultures à larges inter-rangs (maïs, tournesol) (Figure 13).

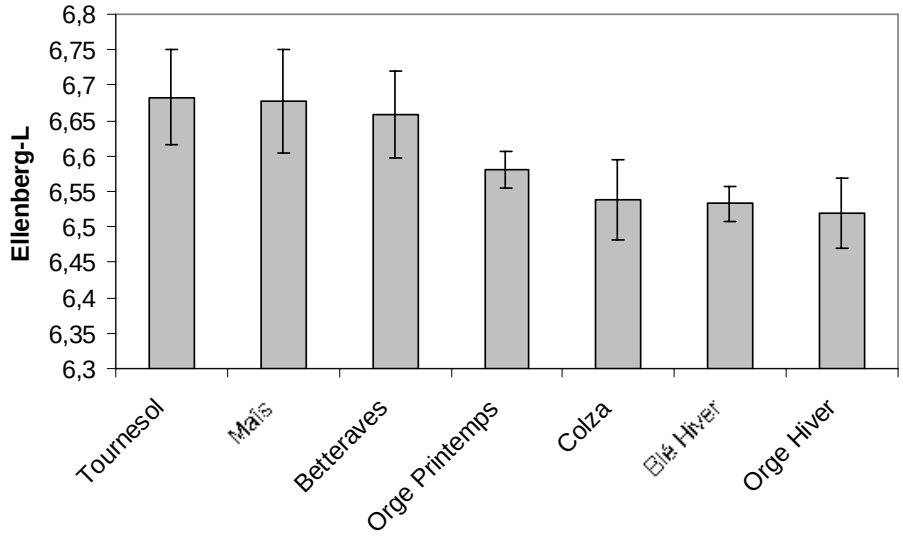


Figure 13. Valeurs indicatrices moyennes de lumière (Ellenberg-L) en fonction du type de culture. Les valeurs indicatrices de la flore reflètent bien les conditions variables de lumière entre les cultures estivales à larges inter-rangs et les semis plus denses de céréales ou de colza. (Données issues du réseau BC).

L'indicateur de la teneur en éléments nutritifs peut directement être relié au niveau de fertilisation : les espèces les plus nitrophiles tirant profit plus facilement des amendements azotés importants que les espèces les plus oligotrophes. Dans certains cas plus limités, l'indicateur d'humidité édaphique pourrait être relié à l'utilisation ou non d'irrigation. D'autres indicateurs offrent moins d'applications directes dans l'agrosystème cultivé (continentalité, tolérance au sel) ou sont facilement mesurables par des approches directes (pH).

[5] Pour simplifier la lecture des non-spécialistes, on emploiera le terme de *traits de réponses* pour qualifier les valeurs indicatrices d'Ellenberg bien qu'en réalité, ces valeurs correspondent à l'optimum de traits de performance (biomasse, production de semences, survie) le long de gradients environnementaux et sont sous la dépendance d'un ensemble de traits *sensu* Violle *et al.* (2007). Au sens strict, le terme de *trait de réponse* devrait être réservé aux traits dont les attributs varient le long de gradients environnementaux.

Encadré 6. Mise au point d'un trait de réponse des adventices aux herbicides.

L'ouvrage de Mamarot & Rodriguez (2003) fournit les données d'efficacité herbicide de 167 substances actives sur 173 adventices des cultures. Quatre niveaux principaux d'efficacité sont distingués en fonction du pourcentage d'élimination des adventices : (1) en vert foncé : efficacité très satisfaisante au moins supérieure à 95% ; (2) en vert clair : efficacité satisfaisante comprise entre 85 et 95% ; (3) efficacité moyenne comprise entre 70 % et 85% ; (4) efficacité insuffisante inférieure à 70%. Des niveaux intermédiaires permettent de distinguer au total 9 niveaux d'efficacité. L'efficacité des produits est une efficacité moyenne se rapportant généralement à un grand nombre d'essais.

Extrait de la base de données croisant substances actives et adventices

Pour calculer un trait de réponse quantitatif des adventices aux herbicides, les codes couleurs ont été remplacés par des valeurs numériques de 1 (faible efficacité = rouge) à 9 (efficacité importante = vert foncé). Chaque culture peut-être caractérisée par la liste des herbicides autorisés dans cette culture. Dans une seconde étape, nous avons donc synthétisé la réponse des adventices à l'échelle de chaque culture. Ainsi, pour chaque espèce, l'indice de sensibilité aux herbicides de la culture est donné par la moyenne des sensibilités de l'espèce à l'ensemble des produits potentiellement utilisable dans cette culture. Cet indice est disponible pour les cultures suivantes : betterave, céréales (blé, orge, avoine, seigle, triticale confondues), colza, maïs, pois et tournesol. Il a été utilisé dans l'analyse des changements de flore dans les cultures de colza (II) et du tournesol (V et VII) ainsi que dans le tableau 10 de cette synthèse.

Toutes les substances actives disponibles dans une culture ne sont cependant pas utilisées avec la même fréquence par les agriculteurs. Une manière d'améliorer l'indice de tolérance aux herbicides serait donc de le pondérer par la proportion de chaque substance active telle que détectée dans le réseau Biovigilance Flore.

Il est à noter que ce trait n'a pas une valeur absolue dans le temps en fonction des autorisations de mises sur le marché de nouvelles substances actives ou à l'inverse de leur retrait. Par ailleurs, il faut noter que ce trait de réponse est indépendant des phénomènes de résistances.

En plus des traits de réponses classiques d'Ellenberg, nous avons bâti un indicateur spécifique au milieu cultivé : la tolérance aux herbicides. Cet indice a été calculé à partir des valeurs de sensibilité des mauvaises herbes aux principales matières actives (Mamarot & Rodriguez, 2003). Chaque herbicide, à la dose à laquelle il a été homologué, a un spectre d'action différent, ce qui fait qu'à l'échelle d'une culture, l'ensemble des herbicides disponibles permet de contrôler plus ou moins efficacement les adventices présentes. L'indice que nous avons mis au point, donne la tolérance moyenne aux produits utilisés dans chaque culture (l'Encadré 6 explique plus en détail la démarche suivie).

3.1.3. Groupes fonctionnels

Un moyen de simplifier encore l'approche par les traits est de regrouper préalablement les espèces en groupes fonctionnels. Un groupe fonctionnel peut être défini comme un ensemble d'espèces partageant à la fois des traits biologiques communs, un comportement écologique identique et/ou un effet identique sur le fonctionnement de l'écosystème (Lavorel & Garnier, 2002).

Les groupes fonctionnels tiennent compte des corrélations qui existent entre les traits (Grime *et al.*, 1997 ; Diaz *et al.*, 2004). Dans le contexte des règles d'assemblage des communautés (Chapitre 1), si les filtres sélectionnent les traits plutôt que les espèces, l'unité de sélection reste l'espèce (Diaz *et al.*, 1999a), qui doit être capable de passer l'ensemble de filtres quitte à n'être particulièrement favorisé par aucune de ces pressions de sélection (Booth & Larson, 1999). L'avantage des groupes fonctionnels est donc qu'ils permettent de réduire la complexité des systèmes suivis tout en capturant la dynamique essentielle de l'écosystème étudié (Steffen *et al.*, 1992).

L'utilisation de groupes fonctionnels pose toutefois certaines difficultés : (1) quelle échelle d'étude et (2) quels traits inclure pour bâtir des groupes fonctionnels ? On peut définir des groupes fonctionnels à différentes échelles (Gitay & Noble, 1997). En quelque sorte, les adventices des cultures constituent déjà un groupe fonctionnel dans les stratégies C-S-R[6] de Grime (2001) : dans ce système, elles sont caractérisées par une croissance rapide, des semences légères et une petite taille. Toutefois, au sein de ce groupe fonctionnel très global des adventices, il reste de larges variations dans les traits qui vont déterminer leur niveau de compétitivité ou leur valeur fonctionnelle pour la biodiversité (Storkey, 2006) et qui pourraient aussi permettre d'expliquer les différences observées dans l'évolution de la fréquence et/ou l'abondance des espèces au cours du temps. (2) Des listes de traits considérés comme importants pour établir une classification fonctionnelle ont été définies (Diaz *et al.*, 1999b ; Gitay *et al.*, 1999 ; Lavorel *et al.*, 1997 ; McIntyre *et al.*, 1999 ; Weiher *et al.*, 1999). Ces listes incluent d'une part des traits liés à la phase végétative et d'autre part à la phase de reproduction. Une autre liste a été proposée plus spécifiquement pour les agrosystèmes cultivés (Booth & Swanton, 2002). Si les avis divergent sur l'existence réelle (Heal & Grime, 1991) ou non (Gitay & Noble, 1997) de groupes fonctionnels, il est généralement admis que les classifications fonctionnelles sont plus efficaces quand elles étaient établies en

[6] J.P. Grime a distingué différentes type de stratégies chez les plantes en fonction de leurs traits et de leur capacité à répondre à la compétition (C), aux stress environnementaux (S) ou aux perturbations (R). Chacune de ces situations occupe le sommet d'un triangle dans lequel chaque espèce peut être positionnée (i.e. tous les intermédiaires entre C, S et R existent). Les adventices sont principalement de type R, S-R ou C-R.

Tableau 8. Liste de traits pouvant être utilisés dans le cadre d'une approche basée sur les traits pour mettre en évidence les règles d'assemblage des communautés adventices des cultures annuelles.

Traits des adventices	Filtres environnementaux dans le champ cultivé
	Perturbations
Type biologique	Intensité du travail du sol (labour profond, travail superficiel, non-labour)
Type de banque de semence	Nature des traitements herbicides (foliaire, systémique)
Tolérance aux herbicides	Nature et dose des herbicides
Phénologie des adventices	***Phénologie de la culture et dates d'interventions***
	Date de semis de la culture
Plage de germination	Date de fermeture du couvert de la culture
Plage de floraison et de fructification	Date du (des) traitement(s) herbicides
Durée du cycle de vie	Date de récolte
	Date du déchaumage
	Compétition pour les ressources avec la culture
Ellenberg-L	Densité de semis
Ellenberg-N, Taille de la plante, Forme	Densité de semis
	Niveau de fertilisation
	Compétition avec la culture

fonction d'un objectif précis : réponse à une perturbation, à un stress, à la compétition, etc. (Gitay & Noble, 1997 ; Hobbs, 1997 ; Booth & Swanton, 2002).

Dans ce chapitre, nous avons intégré différents traits et un pool d'espèces limité suivant la culture ou la région étudiée afin de différencier des groupes fonctionnels ayant une signification répondant au but poursuivi. Dans l'agrosystème cultivé, on peut identifier des filtres liés d'une part aux perturbations en terme d'intensité (profondeur de travail du sol, dose d'herbicide), de date (semis de la culture, positionnement du désherbage) et d'autre part à la compétition avec la culture (densité de semis). A ces filtres correspondent respectivement des traits de régénération et de dispersion, de phénologie et de réponse. Le Tableau 8 fournit une première liste non-exhaustive des relations potentielles entre traits des adventices et filtres environnementaux. La deuxième partie de ce chapitre expose la méthodologie et synthétise les résultats les plus significatifs obtenus dans l'analyse de la végétation par les traits.

3.2. Utilisation des traits pour mettre en évidence les processus sous-jacents aux variations temporelles des communautés adventices

Des approches basées sur l'utilisation des traits des espèces ont été appliquées aux deux jeux de données temporelles à notre disposition. (1) Dans l'article VII, le cas d'étude concerne le changement de statut des espèces les plus communes le tournesol entre 1973 et 2004. Le cas de la culture du tournesol a été choisi du fait des changements importants intervenus dans cette culture (Chapitre 2) qui laissent présager une détection plus aisée de patrons. (2) Sur le même principe, l'article VIII compare les traits des espèces en progression et en régression à l'échelle de la Côte-d'Or sur un ensemble de 158 parcelles comprenant différents types de culture. Dans ce second cas, comme on dispose d'informations sur l'ensemble de la communauté pour les deux périodes, l'approche « traits » est également testée à l'échelle de la communauté en comparant la proportion de chaque attribut de trait.

3.2.1. Apports méthodologiques

Dans l'article VII, nous comparons une approche où chaque trait est considéré séparément l'un après l'autre (méthode 1) à une approche par les groupes fonctionnels où l'ensemble des traits est considéré simultanément (méthode 2). La méthode 1 analyse le contraste de distribution des attributs de chaque trait entre les espèces en régression et en progression. Un attribut en excès au sein des espèces en progression (respectivement, en régression) est interprété comme un attribut favorable (respectivement, défavorable) au maintien de l'espèce dans la communauté. Une méthodologie semblable a été développée par Smart *et al.* (2005) pour analyser le changement de statut de la flore de Grande-Bretagne sur un ensemble d'habitats (*Countryside Surveys*). La méthode 2 ordonne préalablement les espèces dans un espace multivarié en fonction de l'ensemble des traits considérés et sans tenir compte du changement de statut. D'un point de vue qualitatif, la distribution en excès ou en défaut des espèces (en progression et en régression) dans les différents groupes

fonctionnels est alors testée. D'un point de vue quantitatif, les coordonnées des espèces en progression et en régression sont comparées sur chacun des axes dont la signification en terme de traits est connue.

La méthode 1 indique que la tolérance aux herbicides est un trait qui discrimine les espèces en régression (sensibles) de celles en progression (tolérantes). Cependant, toutes les espèces tolérantes aux herbicides du tournesol n'ont pas nécessairement progressé du fait de la possession d'autres traits mal adaptés (cycle de vie, faible compétitivité, etc.). L'approche par les groupes fonctionnels tient mieux compte du fait que l'unité de sélection reste l'espèce (Diaz *et al.*, 1999) et que certains traits sont corrélés du fait de l'existence de contraintes physiologiques historiques se traduisant par des compromis [e.g. investissement dans la photosynthèse et la croissance *versus* stockage des ressources et défense (Diaz & Cabido, 1997)]. L'intérêt de la méthode 2 est de tenir compte des corrélations physiologiques ou phylogénétiques entre traits. Ainsi, appliquée aux changements constatés en tournesol, les espèces en progression sont concentrées dans un groupe fonctionnel d'espèces compétitives (grande taille, port érigé, valeurs élevées d'Ellenberg-N), ayant un cycle calé sur celui du tournesol (germination estivale, fructification automnale) et adaptées aux conditions écologiques (héliophilie, tolérantes aux herbicides). La forte concentration d'espèces en progression au sein d'un groupe ne doit pas faire oublier que quelques espèces d'autres groupes fonctionnels ont aussi progressé. Parallèlement, certaines espèces d'autres groupes fonctionnels ont des fréquences non négligeables ou affichent une stabilité, indiquant qu'il y a toujours plusieurs stratégies possibles pour survivre dans des conditions particulières (Cunningham *et al.*, 1999 ; Westoby *et al.*, 2002)

Un autre avantage des groupes fonctionnels est de pouvoir plus directement se risquer à faire des prédictions. Ainsi, des modèles utilisant les groupes fonctionnels ont par exemple été mis au point pour prédire les conséquences à long terme des changements d'utilisation des terres en zone méditerranéenne (Pausas, 2003). Dans les champs cultivés, si les mêmes pressions de sélection perdurent, d'autres espèces appartenant au groupe fonctionnel des espèces en progression pourraient étendre leur distribution (article VII). Les prédictions réalisées semblent correctes dans la mesure où certaines espèces du groupe fonctionnel supposé être favorisé, sans avoir pu être détectées en extension en fréquence, sont déjà abondantes localement en France (*Ambrosia artemisiifolia*, *Xanthium strumarium*) mais aussi dans les tournesols d'autres pays européens (*Sorghum halepense* en Roumanie, *Rumex obtusifolius* au Portugal). Dans un état d'esprit proche des objectifs du réseau Biovigilance Flore, les groupes fonctionnels ont été utilisés pour mettre au point des indicateurs simplifiés de réponse aux perturbations anthropiques dans le cadre de *monitoring* de la végétation en zones arides (Jauffret & Lavorel, 2003).

Plus généralement, les approches par les groupes fonctionnels ont surtout été développées pour pouvoir prédire la réponse des communautés aux changements climatiques (Smith *et al.*, 1997). Il semblerait qu'il y ait eu assez peu d'approches similaires à celle que nous avons développé. On peut toutefois relever l'étude de Kahmen & Poschold (2004), qui ont tenté, à partir des traits des espèces et de groupes fonctionnels de mettre en évidence les règles générales des processus écologiques des successions secondaires prenant place après l'abandon des prairies.

3.2.2. Identification des principaux filtres ayant modelé la flore adventice depuis les années 1970

A partir des attributs identifiés comme sur-représentés parmi les espèces en progression et/ou en régression, et à partir des liens supposés entre les traits et les filtres régissant potentiellement l'assemblage des communautés adventices (Tableau 8), cette dernière partie du Chapitre 3 synthétise l'impact des techniques culturales sur la flore adventice au cours des 30 dernières années. Parmi les traits qui diffèrent significativement entre les années 1970 et 2000 dans ces deux études on retrouve, la réponse à l'azote, la tolérance aux herbicides et la phénologie des espèces. Chacun de ces aspects fait l'objet d'un développement. D'autres filtres qui ont joué un rôle apparemment plus mineur sont évoqués plus succinctement.

Impact de la fertilisation azotée

A l'échelle de la Côte-d'Or (article VIII), entre 1968 et 2006, la valeur moyenne de l'indice d'Ellenberg pour l'azote (N) est passée de 5.833 à 6.162 (*P<0.001*, Test-T de Student). Les valeurs d'Ellenberg-N sont significativement différentes entre le statut des espèces (*P=0.004*, ANOVA). On retrouve la même tendance à l'échelle de la France pour le tournesol (article VII) ainsi que pour la plupart des autres cultures (Tableau 9).

Tableau 9. Comparaison de la valeur moyenne de l'indice d'Ellenberg pour l'azote (Ellenberg *et al.*, 1992) entre les espèces en déclin ('-') et les espèces en extension ('+').

Cultures	Valeurs moyennes Ellenberg-N		Test-T de Student
	-	+	
Blé d'hiver	5.53	7.18	*P<0,001*
Betterave	6.50	7.67	*P=0,016*
Colza	6.11	7.00	*P=0,082*
Maïs	6.20	7.46	*P=0,015*
Tournesol	6,50	7,06	*P=0,040*

Ainsi, les espèces qui sont en progression dans de nombreuses cultures comme *Lolium multiflorum*, *Mercurialis annua*, *Senecio vulgaris*, sont plutôt des espèces nitrophiles avec des valeurs d'Ellenberg-N élevée (Ellenberg-N=8). C'est le cas également de *Chenopodium polyspermum* (8) et *Calystegia sepium* (9) en progression dans le maïs ou *Datura stramonium* (8) dans le tournesol. A l'opposé *Legousia speculum-veneris* (3), *Arabidospis thaliana* (4) en régression dans le blé d'hiver ou *Euphorbia exigua* (4) en régression dans les betteraves sont des espèces supportant bien des sols plus pauvres.

Les parcelles cultivées sont fertilisées pour optimiser la croissance de la culture. Avec l'intensification de l'agriculture, les apports d'azote ont fortement augmenté durant les années 1950 à 1970 (+ 83%), ont continué à progresser entre 1970 et 1990 (+ 42%) avant de se stabiliser dans les années 2000 (Agreste, 2001). Ces apports élevés d'azote sont combinés à des variétés de céréales courtes, très compétitives et semées de manière plus dense (Stoate *et al.*, 2001).

Les apports élevés d'azote ont un effet direct et indirect sur la flore adventice (Haas & Streibig, 1982 ; Pysek & Leps, 1991 ; Murphy & Lemerle, 2006). De manière directe, certaines espèces sont favorisées dans des conditions de fortes concentrations en éléments nutritifs par différents types de réponses physiologiques (Kleinj & van der Voort, 1997) : une stimulation des germinations (Bewley & Black, 1982) et/ou une production accrue de biomasse (Grundy *et al.*, 1995). A l'inverse, certaines espèces, qui sont plus abondantes en situation oligotrophe (Loudyi *et al.*, 1995), pourraient présenter une intolérance à des niveaux élevés de certains éléments nutritifs (Cousens & Mortimer, 1995). De manière indirecte, les espèces à faible valeur d'Ellenberg-N sont des espèces peu compétitives qui ont pu être éliminées par la compétition accrue avec la culture et les adventices qui répondaient mieux aux amendements (Liebman, 1989 ; Mahn, 1988). Cet aspect semble validé par l'analyse effectuée à l'échelle des groupes fonctionnels dans le tournesol. L'analyse multivariée montrerait une corrélation entre des indices élevés d'Ellenberg-N et les attributs 'grande taille' et 'port érigé', soit un ensemble de traits qui correspondrait à des espèces ayant globalement une meilleure aptitude à la compétition interspécifique.

Dans les champs cultivés, l'augmentation de la fertilisation azotée et de la compétitivité des cultures constitue donc une pression de sélection directionnelle et continue sur le long terme. Cette tendance à l'élimination des espèces « oligotrophes » au profit des espèces plus « nitrophiles » est constatée dans une large gamme de milieux impactés par l'agriculture (Tilman, 1999a) et plus généralement par les activités humaines (déposition d'azotes par les activités industrielles) : prairies (Linusson *et al.*, 1998 ; Gusewe *et al.*, 2005), forêts (Thimonier *et al.*, 1994). Ainsi, l'eutrophisation des milieux constitue une des forces majeures des changements de flore à l'échelle de régions : Northamptonshire (McCollin *et al.*, 2005) ou de pays entiers : Pays-Bas (Tamis *et al.*, 2005) ou Grande-Bretagne (Smart *et al.*, 2003).

Impact des traitements herbicides

Dans certaines cultures, la pression de sélection liée aux herbicides a joué un rôle important dans l'évolution de la flore : betterave, colza (II), tournesol (VIII) (Tableau 10). En revanche, dans les deux principales cultures, blé et maïs, la tolérance des espèces aux herbicides n'est pas un bon indicateur du changement de statut des espèces entre 1970 et 2000. Cela pourrait s'expliquer par des pressions de sélection plus anciennes qui ont déjà éliminé les espèces les plus sensibles. Dans chaque culture, un panel plus ou moins large d'herbicides est disponible. Si quelques familles herbicides peuvent être utilisées dans plusieurs cultures, globalement chaque culture est caractérisée par une pression de sélection qui lui est propre, les agriculteurs tendant à privilégier un faible nombre de solutions données comme optimales. Cette spécificité relative des herbicides à chaque culture pourrait contribuer à renforcer la divergence des flores entre cultures semées à la même période (Chapitre 2, Figure 12). Contrairement à la fertilisation dont l'effet peut s'additionner d'une culture à une autre au cours de la rotation, l'effet des herbicides au cours d'une rotation complète peut être radicalement inverse suivant la succession culturale. Une espèce sélectionnée dans le colza pourra être contre sélectionnée l'année suivante dans le blé d'hiver (cas par exemple de *Centaurea cyanus*). A l'inverse, certaines espèces mal contrôlées à la fois dans les céréales et le colza profitent des rotations « colza-blé-orge » (*Viola arvensis*, *Scandix pecten-veneris*). La pression de sélection par les herbicides est une sélection complexe, discontinue et

diversifiante qui peut expliquer que les effets des herbicides aient été moins globaux et moins nets que ceux liés à la fertilisation.

Tableau 10. Comparaison de la valeur moyenne de sensibilité des adventices aux herbicides disponibles dans chaque culture entre les espèces en déclin ('-') et les espèces en extension ('+'). Les valeurs de sensibilité ont été recalculées à partir de Mamarot & Rodriguez (2003). Plus la valeur est basse plus l'espèce tolère bien les traitements reçus.

Cultures	Valeurs moyennes de sensibilité aux herbicides		Test-T de Student
	-	+	
Blé d'hiver	4.14	4.11	*P=0,934*
Betterave	4.10	2.44	*P=0,011*
Colza	3,69	2,87	*P=0,039*
Maïs	4.55	4.11	*P=0,329*
Tournesol	3,68	3,04	*P=0,049*

Cela pose au passage la question des cultures GMs résistantes aux herbicides où le désherbage se réduit pratiquement à l'utilisation d'une seule molécule, principalement le glyphosate (colza, maïs, soja). Plusieurs études (Vitta *et al.*, 2004 ; Puricelli & Tuesca, 2005 ; Scursoni *et al.*, 2006, 2007) ont montré une réponse très rapide (sur quelques années) des communautés adventices dans les systèmes utilisant des variétés résistantes au glyphosate. Deux stratégies principales ont été identifiées parmi ces adventices, permettant d'expliquer ces changements de flore : une présence accrue i) d'espèces tolérantes au glyphosate aux doses autorisées (e.g. *Ipomea* spp. *Parietaria debilis*), ii) d'espèces à levées échelonnées ou tardives (e.g. *Chenopodium album*, *Solanum ptycanthum, Viola arvensis*), permettant dans les deux cas de limiter l'impact des traitements herbicides. La simplification des pratiques de désherbage associées à ce type de système de culture modifie donc la nature de la pression herbicide, passant d'une sélection de type discontinue (diversité des herbicides au cours de la rotation) vers une sélection de type plus continue (fréquence d'utilisation du même herbicide plus élevée) pouvant fortement accélérer la vitesse des changements de flore (Owen & Zelaya, 2005).

Impact du cycle de vie de la culture : date de semis et date de récolte

A l'échelle du tournesol, l'article VII montre une spécialisation de la flore en faveur des espèces ayant un cycle calqué sur celui de la culture : germination estivale et fructification en automne au moment de la récolte du tournesol. Cependant un groupe d'espèces à germination hivernale perdure du fait de l'effet du précédent cultural (en l'occurrence, le blé d'hiver). Les articles II et VI montrent que l'intensité de cette spécialisation peut varier en fonction de la diversité des cultures entrant dans la rotation : elle est plus rapide dans les colzas en association avec d'autres cultures d'hiver (« colza-blé-orge ») (II), ou dans les monocultures de maïs (VI) comparé au colza en association avec des cultures estivales ou au maïs succédant à des céréales d'hiver, respectivement.

A l'échelle de la Côte-d'Or (article VIII), on observe une réponse des communautés aux changements d'assolement avec une augmentation des espèces hivernales du fait de la hausse des parcelles de colza et d'orge d'hiver et une baisse concomitante des espèces printanières, des céréales de printemps et du maïs. Les

flores traduisent donc les systèmes de culture dominants. On note également une augmentation des espèces à germination plastique et fleurissant toute l'année. Il y aurait donc plusieurs façons de réussir : exceller dans une culture particulière (espèce spécialiste) ou réussir un tant soit peu dans toutes les cultures (espèce généraliste). (Cf. Chapitre 4).

Autres traits

Parmi les autres traits montrant une variation significative à l'échelle de la Côte-d'Or, on retiendra le type biologique (XII) et le mode de pollinisation (VIII). La proportion de thérophytes s'est accrue au détriment des géophytes et surtout des hémicryptophytes, ce qui pourrait être le signe d'une intensification renforcée des perturbations « chimiques » (Haas & Streibig, 1982) ou d'outils de travail du sol plus efficaces qu'il y a 30 ans. Ces espèces se maintiennent cependant dans les bordures de parcelles (*Elytrigia repens*, *Lathyrus tuberosus*) (XII). Concernant le mode de pollinisation, on enregistre un excès de déclin au sein des espèces entomogames, les espèces autogames et anémogames restant stables (VIII). Ici encore, ce patron pourrait trouver son origine dans l'intensification de l'agriculture. De manière générale, les milieux perturbés sont caractérisés par un plus fort taux d'espèces autogames par rapport aux milieux naturels ou semi-naturels (Regal, 1982). Le déclin des espèces entomogames reste difficile à interpréter puisque les insectes pollinisateurs enregistrent également un déclin dans les agrosystèmes cultivés (Buchmann & Nabhan, 1996 ; Allen-Wardell *et al.*, 1998) : le déclin plus marqué parmi les espèces entomogames est-il la cause et/ou la conséquence du déclin des insectes pollinisateurs dans les zones cultivées ? Gabriel & Tscharntke (2007) ont montré que l'agriculture biologique et les bordures de champs comportaient davantage d'insectes pollinisateurs et des communautés adventices plus riches en espèces entomogames. Selon les auteurs de cette étude, cette co-variation positive pourrait simplement être due à une plus grande diversité de plantes exerçant une attraction plus importante pour les insectes. Inversement, le nombre réduit de pollinisateurs dans les pleins champs et les parcelles conventionnelles limite la possibilité de produire des graines pour les espèces entomogames strictes. Cela suggère une forte interrelation entre communautés adventices et communautés d'insectes.

3.3. Conclusion : les communautés adventices offrent un exemple original de convergence des traits

La stratégie consistant à contraster les traits des espèces « gagnantes » (en progression) et « perdantes » (en régression) s'est montrée efficace pour identifier les principaux processus qui ont gouverné les changements de flore depuis les années 1970. Les articles VII et VIII montrent que les traits nécessaires à la réussite d'une espèce dans une culture passe par le mimétisme avec la culture. Ceci n'était pas nécessairement évident ; on aurait pu penser que certaines espèces puissent tirer profit de l'interculture pour boucler un cycle. Les communautés adventices offrent ainsi un exemple original de communauté où l'on observe une convergence des traits. Cela est somme toute assez logique puisque les forces qui gouvernent l'agrosystème cultivé sont des opérations visant à favoriser la culture et à éliminer les plantes concurrentes. Tous les traits qui rapprochent une

adventice de la culture lui permettent d'échapper à une contrainte : mêmes exigences et capacité de réponse à l'azote (Ellenberg-N élevé, espèce compétitive), tolérance aux herbicides, même cycle de vie, etc.. Pourtant, on observe généralement un patron inverse dans les milieux où il existe une forte pression de compétition ; dans ce cas une divergence des traits d'acquisition des ressources permet la coexistence des espèces au même endroit en réduisant la compétition (notion de *limiting similarity*). En réalité, des traits peuvent être surdispersés ou sous-dispersés au sein d'une même communauté (Weiher *et al.*, 1998). Dans la relation entre flore adventice et cultures, la taille et la direction de la colonisation de l'espace pourraient rentrer dans le cas de figure de trait divergent avec la culture (il faut être plus grand que la culture ou plus petit et pousser latéralement). Ceci pourrait être une caractéristique propre à l'agrosystème cultivé.

Globalement, la convergence d'un nombre important de traits avec la culture (cf. la sous-dispersion phylogénétique des adventices dans les différentes cultures) confirmerait toutefois que dans le cas des communautés adventices, les règles d'assemblage ayant le plus de poids dans la formation des communautés adventices sont les filtres environnementaux exercés sur les espèces (date de perturbation, herbicides, type de sol, climat) plutôt que les filtres liés à la compétition interne à la communauté.

Chapitre 4 : Niche écologique et concept d'espèces généralistes/spécialistes

Article IX : Fried G., Reboud X. Arable weed classification along a specialist/generalist index highlights changes in agricultural land. *Oecologia*. Soumis. (ref : OEC-KG-2007-0828).

Article X : Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F., Chauvel, B. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Research*. Accepté. (ref : WRE-2007-0034).

Article XI : Fried G., Reboud X., 2007. Au-delà du simple constat, comment analyser et prévoir les évolutions de la flore adventice ? *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

4.1. Introduction : le concept de la niche écologique

De nombreuses définitions successives de la niche écologique ont été proposées depuis sa première formulation par Grinnell (1914). Selon Hutchinson (1957), la niche écologique est l'espace occupé par une espèce au sein d'un hypervolume à n-dimensions où chaque dimension de l'espace décrit des conditions physico-chimiques et biologiques différentes. La niche potentielle ou fondamentale correspond au volume dans lequel une espèce peut persister en l'absence de compétition tandis que la niche réalisée est le volume effectivement mesuré à partir d'observations *in situ*.

Historiquement, la définition de Hutchinson a eu un grand impact en Ecologie puisqu'elle a ouvert la voie à la quantification de différents paramètres de la niche : l'amplitude de la niche (*niche breadth*), la position relative de la niche de chaque espèce (*niche position*), le recouvrement des niches entre espèces (*niche overlap*). Dans le cadre de ce chapitre, nous nous concentrerons essentiellement sur les théories développées autour de l'amplitude de la niche des espèces (partie 4.1.2) et les relations entre l'abondance (ou la stabilité interannuelle) des espèces en fonction de la position qu'occupe une parcelle colonisée au sein de leur niche écologique (partie 4.1.3.).

4.2. Le concept d'espèces généralistes/spécialistes

La comparaison de l'amplitude respective de la niche de différentes espèces amène à distinguer des espèces généralistes présentes dans une gamme étendue de situations et des espèces spécialistes restreintes à des conditions particulières. D'un point de vue des théories de Biologie évolutive, les différences de taille de niche écologique observées entre les espèces seraient le résultat d'une compensation (*trade-off*) entre la capacité d'une espèce à utiliser une large gamme de ressources et l'aptitude à exploiter efficacement chacune des ressources (*the 'jack-of-all-trades is master of none' hypothesis*, Mc Arthur, 1972 ; Levins, 1962 ; 1968 ; Futuyma & Moreno, 1988 ce que Xavier Reboud traduit par 'Touche à tout mais bon à rien'). Le concept d'espèces généralistes/spécialistes est à la base de nombreuses théories (partie 4.2.1.) et débouche sur des applications pratiques (4.2.2.).

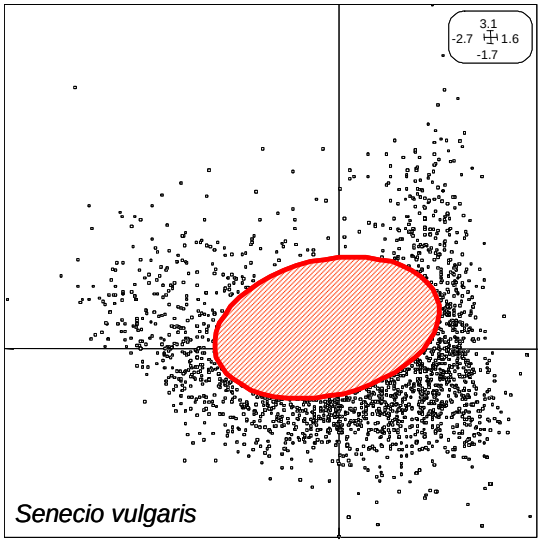
4.2.1. Théories

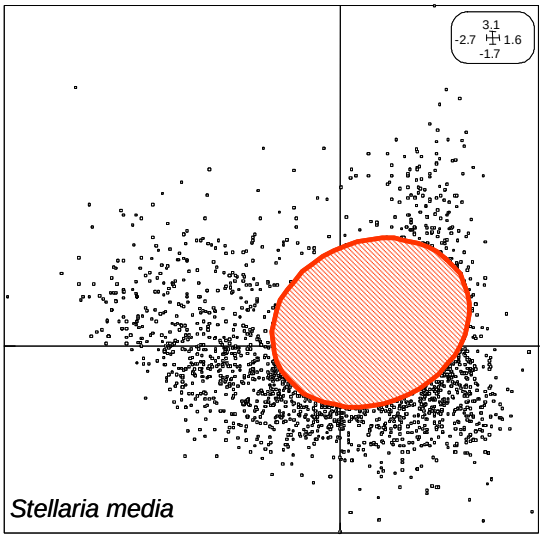
A l'échelle biogéographique, il y aurait selon Brown (1984), une relation positive entre la taille de la niche des espèces, leur abondance locale et l'étendue de leur distribution géographique (*niche breadth hypothesis*). Une autre hypothèse (*niche position hypothesis*) suggère que les espèces utilisant des ressources communes seraient plus abondantes et plus fréquentes que les espèces utilisant des ressources marginales (Hanski *et al.*, 1993). Le concept de généralistes/spécialistes a plus largement été utilisé en relation avec les perturbations : les espèces généralistes sont plus à même de supporter un habitat hétérogène ou instable tandis que les espèces spécialistes seraient plus performantes dans un habitat homogène ou stable. Cette hypothèse a souvent été vérifiée expérimentalement à l'échelle de populations (Leroi *et al.*, 1994 ; Reboud & Bell, 1997) ou à travers des modèles de compétition (Bowers & Harris, 1994). En revanche, peu d'études ont tenté à ce jour de tester la portée de ce processus au niveau interspécifique à l'échelle des communautés (voir toutefois Kitahara & Fujii, 2005).

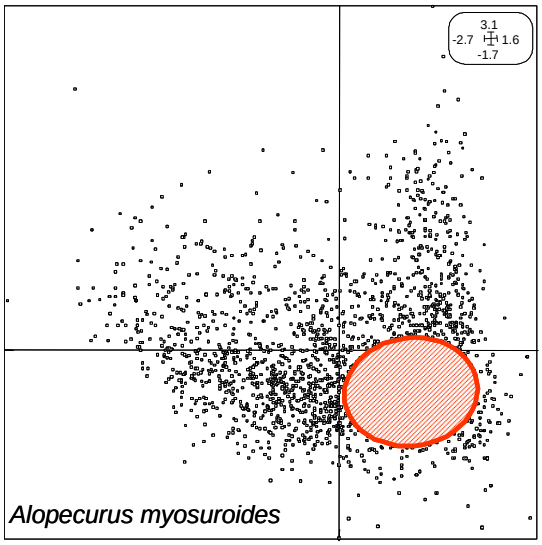
4.2.2. Applications à l'agrosystème cultivé

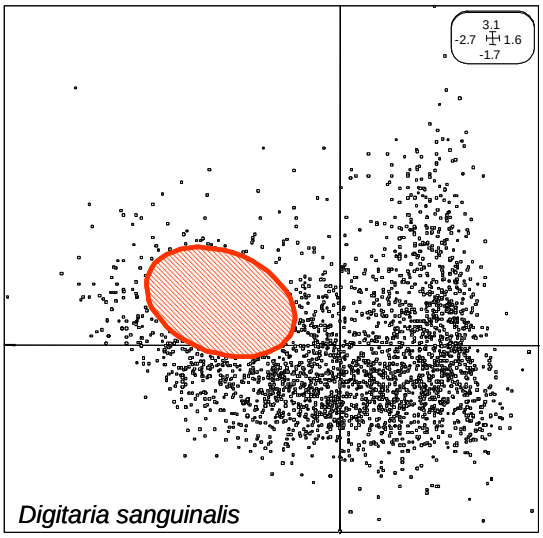
Nous avons voulu tirer parti de ce concept en l'appliquant aux communautés adventices de l'agrosystème cultivé. Globalement, le milieu cultivé est un milieu temporellement instable et les adventices sont généralement considérées comme des espèces tolérant de larges conditions écologiques comme le suggère leur répartition souvent cosmopolite (Holm *et al.*, 1979) ou leur présence dans d'autres habitats en dehors des seules cultures [talus, routes, trottoir des villes, voire forêts (*Galeopsis tetrahit*, *Galium aparine*, *Lapsana communis*)]. Cependant, de larges variations de taille et de position de niche existent au sein de la flore adventice (voir Encadré 7). Par ailleurs, l'agrosystème cultivé constitue un modèle particulièrement adapté pour étudier la réponse des communautés à divers degrés d'hétérogénéité. A l'échelle de la rotation, les successions culturales génèrent des habitats plus ou moins variables dans le temps depuis des monocultures jusqu'à des rotations associant des cultures très contrastées (ayant des cycles plus ou moins décalés, un spectre d'efficacité herbicide plus ou moins chevauchant, etc.). A plus long terme, l'intégration récurrente d'innovations dans les techniques culturales crée des évènements stochastiques *a priori* plus difficilement surmontables pour des espèces spécialistes. Cette imprévisibilité peut être atténuée par le développement rapide d'une culture particulière, semée fréquemment et amenant le retour plus fréquent des mêmes perturbations et qui dans ce cas, pourrait au contraire favoriser son lot d'espèces spécialistes. Ainsi, le développement de la culture de maïs (Maillet, 1996 ; Maillet & Lopez-Garcia, 1999) a favorisé des espèces estivales à photosynthèse de type C_4. La concentration des espèces en progression dans un seul groupe fonctionnel sur les cinq existants dans le tournesol démontre également un processus de spécialisation de la flore (Chapitre 3, Article VII). L'existence de forces de nature opposée (extension d'une culture favorisant les spécialistes de la culture *versus* succession culturale variée et intégration d'innovations techniques) agissant à différentes échelles nécessite de distinguer plusieurs axes de spécialisation au sein de la niche écologique des espèces. L'objectif de l'article IX était donc de quantifier le poids respectif de ces forces opposées sur l'évolution du degré de spécialisation des communautés.

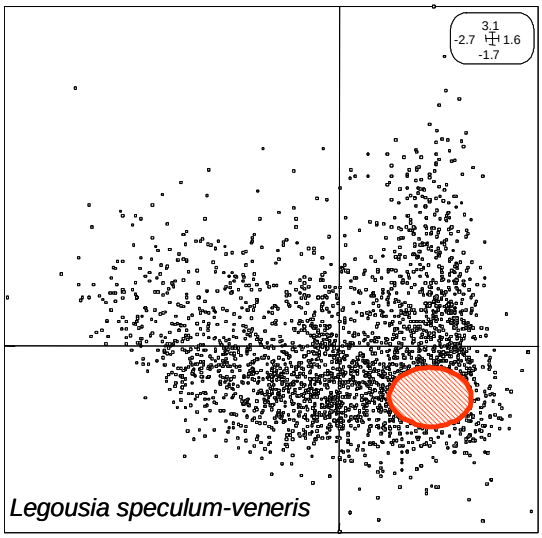
Encadré 7. Représentation graphique de 2 dimensions de la niche écologique n-dimensionnelle de 6 espèces adventices (ellipses rouges) variant par leur taille et leur position. Chaque point correspond à une parcelle positionnée d'après les conditions écologiques sur l'axe 1 (type de culture) et l'axe 2 (type de sol). Plus les points sont proches, plus les conditions écologiques des parcelles sont similaires.

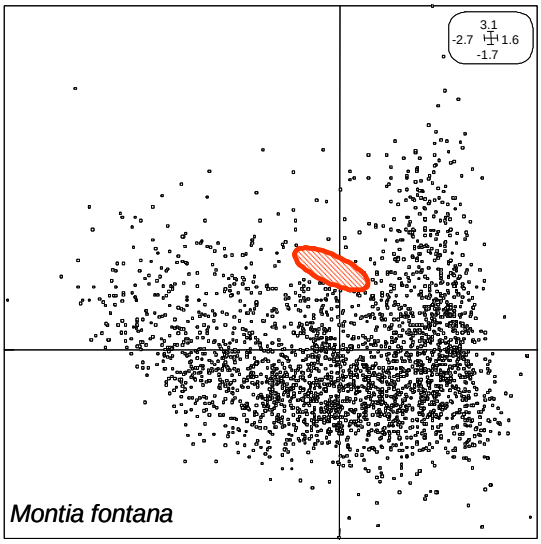












Quantification de la taille de la niche

Nous avons utilisé six méthodes multivariées différentes (cf. article IX) pour quantifier le degré de spécialisation des espèces adventices par rapport à une large gamme de conditions édaphiques (pH, texture), climatiques (température, pluviométrie) et culturales (cultures, précédent, travail du sol). Ces calculs ont été appliqués aux 152 espèces adventices présentes dans au moins 10 parcelles du réseau BF. L'Encadré 7 illustre la variation de l'amplitude et de la position de la niche de quelques espèces.

Chaque communauté a ensuite été caractérisée par un index de spécialisation moyen à partir de la moyenne du degré de spécialisation des espèces formant la communauté. Comme la culture apparaît comme un axe majeur dans la niche des espèces (Chapitre 1), nous avons également calculé un indice de spécialisation à la culture (cf. article II pour le détail de la méthode employée). L'index de spécialisation de communautés soumises à divers degrés d'hétérogénéité temporelle a ensuite été comparé.

Evolution du ratio généralistes/spécialistes dans les communautés adventices

A l'échelle de la rotation, nous avons comparé deux types de communautés adventices se développant dans des cultures de maïs. Les communautés de parcelles conduites en alternance avec un blé d'hiver ont été comparées aux communautés de parcelles conduites en monoculture de maïs. Les résultats indiquent clairement que les espèces généralistes sont favorisées dans les communautés évoluant dans des parcelles conduites en rotation, tandis que les monocultures favorisent des assemblages d'espèces plus spécialisées (Figure 14a).

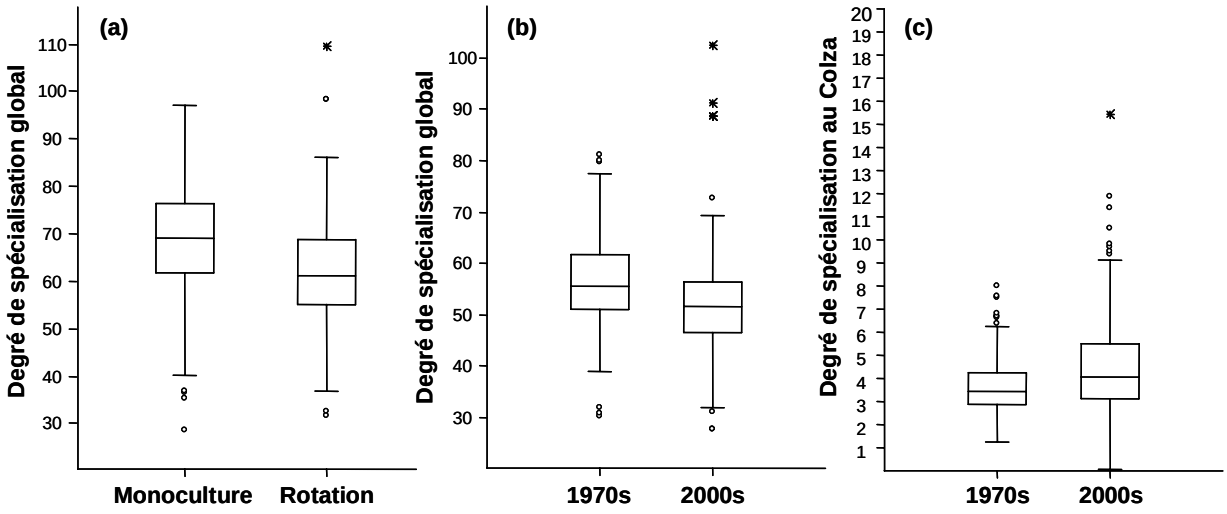


Figure 14. Variations du degré de spécialisation des communautés : (a) entre monocultures de maïs (n=235) et rotations maïs-blé d'hiver (n=169), Test-T de Student, F=5.81, *P<0.001* ; (b) entre 1968-1976 (n=141) et 2005-2006 (n=141), Test-T de Student, F=6.18, *P<0.001* ; (c) Variations du degré de spécialisation au colza entre 1968-1976 (n=141) et 2005-2006 (n=141), Test-T de Student, F=5.76, P<0.001). Les boîtes représentent l'interquartile comprenant 50% des valeurs, le trait au milieu de la boîte correspond à la valeur médiane ; la moustache s'arrête à la valeur correspondant à 1.5 fois la hauteur de la boîte ; au-delà de cette limite les valeurs sont représentées par un cercle puis, au-delà de trois fois la hauteur de la boîte par une étoile.

Sur un pas de temps plus long, le degré de spécialisation des communautés de 1968-1976 a été comparé à celui des communautés de 2005-2006 à partir de l'étude régionale diachronique (réseau BC). Au cours des 30 dernières années, les généralistes ont également mieux su faire face aux modifications des

pratiques culturales (Figure 14b). En parallèle, l'index de spécialisation aux cultures montre une augmentation des spécialistes du colza (Figure 14c).

Relation entre caractéristiques de la niche et fréquence d'occurrence

On montre qu'il y a une relation logarithmique négative significative entre le degré de spécialisation et la fréquence d'occurrence des espèces (Figure 15a). Comme en réduisant artificiellement la fréquence des espèces, leur indice de spécialisation demeure stable (cf. article IX), nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle les adventices tolérant une large gamme de conditions pédo-climatiques et culturales ont aussi des effectifs plus élevés et une répartition géographique plus large (*niche breadth hypothesis*, Brown, 1984). Cependant une relation existe également entre le degré de marginalité de la niche des espèces et leur fréquence d'occurrence (Figure 15b), ce qui valide également l'hypothèse de Hanski *et al.* (1993) qui soutient que les espèces ayant une large distribution sont celles qui utilisent les ressources les plus communes (indépendamment de la taille de la niche). En fait, pour les adventices, on trouve une corrélation positive entre la taille de la niche des espèces et leur position centrale par rapport aux conditions agro-écologiques existantes (Test de corrélation de Spearman, r_s=0.393, *P<0.001*).

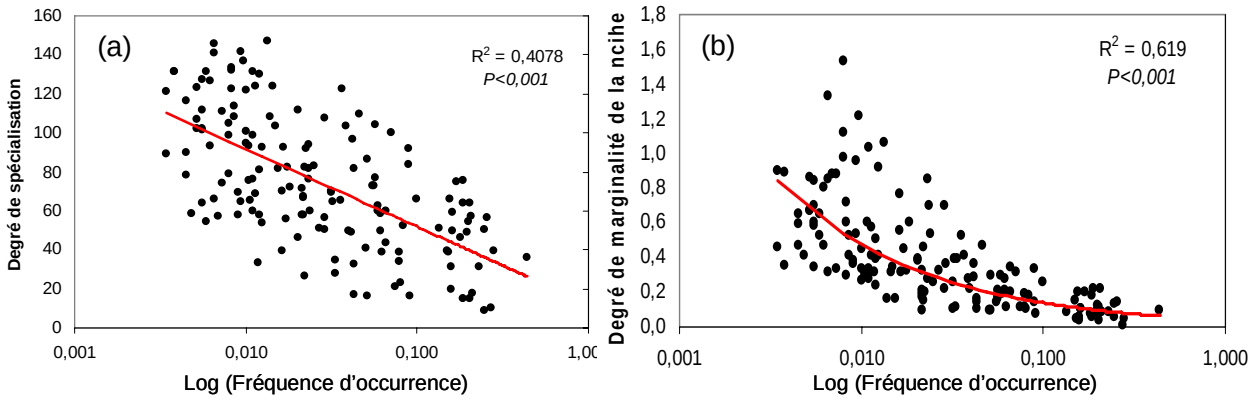


Figure 15. Relation entre fréquence d'occurrence des espèces et (a) degré de spécialisation écologique et (b) degré de marginalité de le niche des espèces (n=152 espèces).

L'amplitude d'habitat extérieur à la culture

Dans les paragraphes précédents, nous avons considéré l'amplitude de la niche écologique des espèces en intégrant de multiples axes de la niche n-dimensionnelle (sol, climat, cultures) mais en nous limitant toujours aux parcelles cultivées. Si cette méthodologie était adaptée à notre objectif, il faut cependant garder à l'esprit que les parcelles cultivées peuvent ne représenter qu'une partie de la niche des espèces. Une autre manière moins précise mais toutefois robuste de calculer le degré de spécialisation des espèces est de calculer l'étendue des habitats utilisés par une espèce (Thompson *et al.*, 1999, Rooney *et al.*, 2004 ; Julliard *et al.*, 2006). Une perspective à notre travail serait alors de collecter des données sur l'ensemble des habitats occupés par les espèces adventices. En consultant les flores (Fournier, 1936 ; Coste, 1937), certaines espèces semblent être strictement inféodées aux cultures (*Agrostemma githago*, *Bupleurum rotundifolium*) ainsi que la plupart des véritables messicoles *sensu* Jauzein (1997), alors que d'autres espèces présentent des populations en dehors

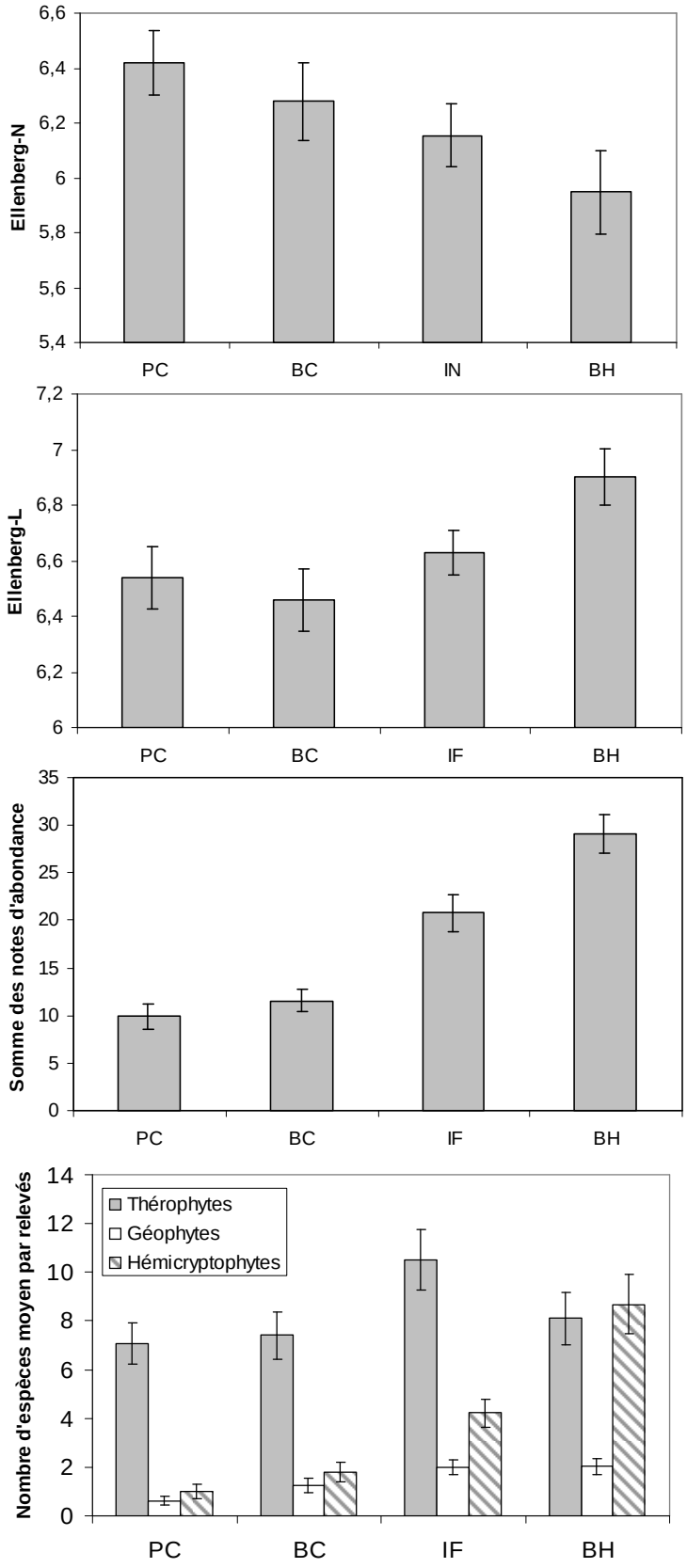


Figure 16. Caractérisation écologique du gradients plein champ – bordure herbacée. Valeurs moyennes des indices d'Ellenberg **(a)** pour l'azote et **(b)** pour la lumière. **(c)** Somme des notes d'abondances donnant une estimation du degré de recouvrement de la végétation. **(d)** Nombre moyen de thérophytes, de géophytes et d'hémicryptophytes.

des champs cultivés (*Galium aparine* : haies, buissons, taillis ; *Lapsana communis* : coupes forestières, murs, friches) démontrant une certaine adaptation à des milieux moins perturbés et/ou une capacité de compétition dans des milieux plus fermés.

Dans deux articles, nous avons voulu développer cette hypothèse. Dans l'article XIV, la répartition des adventices le long d'un gradient du centre de la parcelle jusque la bordure herbacée voisine est analysée. Ce gradient est caractérisé par une décroissance progressive des perturbations (mécaniques et chimiques), une décroissance de la richesse en azote du sol et une augmentation de la ressource en lumière (de la montaison de la culture jusqu'à la maturité). On observe une augmentation du nombre d'espèces vivaces et de l'abondance totale des espèces, si bien qu'au fur et à mesure que la compétition avec la culture se réduit vers le bord de la parcelle, elle est progressivement remplacée par une augmentation de la compétition avec les espèces de la flore spontanée des bordures de champs (Figure 16). L'article XIV donne la liste des espèces significativement plus fréquentes et abondantes dans chacun des compartiments d'après l'indice IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997). Très peu d'espèces sont liées à l'intérieur de la culture (*Viola arvensis*, *Aethusa cynapium*). La majorité des espèces annuelles supportant mal les perturbations trop intenses dans le champ et la compétition avec les graminées dans les bordures, trouvent leur optimum dans la zone ouverte d'interface entre champs et bordures. Quelques espèces très généralistes arrivent à occuper indifféremment tout l'espace (*Capsella bursa-pastoris*, *Geranium dissectum*, *Stellaria media*, *Sonchus asper*). La Figure 17 illustre les principaux types de répartition observés.

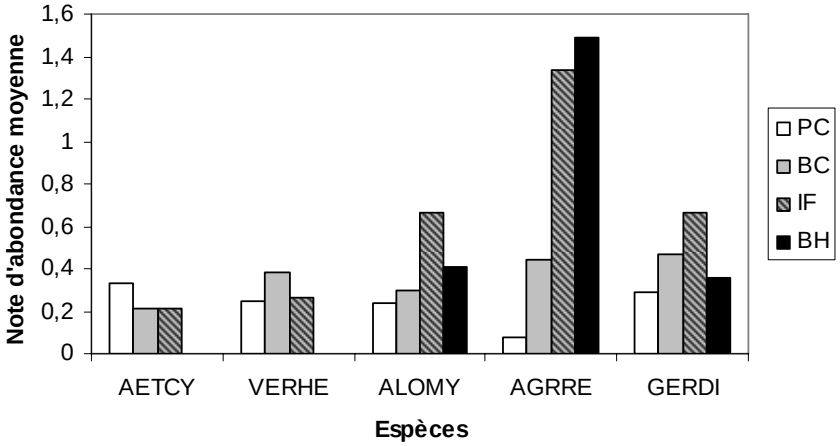


Figure 17. Distribution de l'abondance de cinq espèces dans les quatre zones analysées : PC = plein champ ; BC = Bord de champ ; IF = interface ; BH = bordure herbacée (cf. Figure 5). AETCY = *Aethusa cynapium* ; VERHE=*Veronica hederifolia* ; ALOMY = *Alopecurus myosuroides* ; AGGRE = *Elytrigia repens* ; GERDI = *Geranium dissectum*.

Les espèces adventices diffèrent donc dans leur capacité à constituer des populations hors du champ cultivé, populations qui sont le gage d'une capacité potentielle de réinfestations ultérieures des cultures. Un indice de répartition basé sur l'indice de Shannon permet de quantifier l'équitabilité de la répartition entre les quatre compartiments (Tableau 11). Cette indice varie de 0 (espèce distribuée équitablement entre les quatre compartiments) à 1 (espèce présente dans un seul compartiment). Pour certaines espèces, leur progression (pour *Geranium dissectum*) ou leur maintien (pour *Capsella bursa-pastoris*) en fort contraste avec le déclin

Tableau 11. Note d'abondance moyenne des espèces et indice d'équitabilité de la répartition des espèces dans les 4 zones (PC= Plein champ ; BC= Bord de champ ; IF=interface ; BH = Bordure herbacée). Un indice d'équitabilité proche de 1 indique une forte concentration de l'abondance dans une des 4 zones, tandis que plus l'indice est proche de 0, plus l'abondance de l'espèce est répartie de manière homogène entre les zones. Seules les espèces ayant au moins une note d'abondance égale à 0.2 dans l'une des 4 zones sont présentées.

Espèces	Note d'abondance moyenne				Indice d'équitabilité
	PC	BC	IF	BH	
Dactylis glomerata	0,00	0,00	0,02	0,54	0,889
Arrhenatherum elatius	0,00	0,00	0,02	0,46	0,875
Poa pratensis	0,00	0,00	0,29	1,98	0,724
Poa annua	0,00	0,04	0,06	0,57	0,624
Achillea millefolium	0,00	0,00	0,14	0,47	0,611
Poa trivilias	0,00	0,02	0,08	0,48	0,606
Lolium spp.	0,02	0,21	0,40	3,46	0,605
Vulpia myuros	0,00	0,00	0,19	0,48	0,570
Plantago major	0,00	0,02	0,05	0,24	0,517
Potentilla reptans	0,00	0,02	0,21	0,59	0,512
Bromus spp.	0,04	0,06	0,74	1,86	0,453
Plantago lanceolata	0,02	0,06	0,20	0,81	0,448
Veronica arvensis	0,00	0,04	0,21	0,10	0,342
Anagallis arvensis	0,06	0,10	0,30	0,02	0,269
Taraxacum officinale	0,07	0,03	0,28	0,47	0,266
Aathusa cynapium	0,33	0,21	0,21	0,00	0,225
Veronica hederifolia	0,25	0,38	0,26	0,00	0,221
Elytrigia repens	0,08	0,44	1,34	1,49	0,219
Senecio vulgaris	0,22	0,21	0,18	0,00	0,210
Veronica persica	0,15	0,49	1,09	0,22	0,195
Scandix pecten-veneris	0,04	0,12	0,23	0,04	0,183
Mercurialis annua	0,47	0,47	0,36	0,02	0,168
Galium aparine	0,56	0,41	0,62	0,03	0,166
Convolvulus arvensis	0,19	0,45	1,32	1,04	0,143
Fallopia convolvulus	0,58	0,37	0,68	0,07	0,137
Equisetum arvense	0,10	0,28	0,57	0,22	0,122
Viola arvensis	0,58	0,37	0,46	0,08	0,111
Papaver rhoeas	0,28	0,41	0,32	0,10	0,069
Polygonum aviculare	0,24	0,29	0,49	0,15	0,063
Chenopodium album	0,25	0,28	0,40	0,11	0,061
Capsella bursa-pastoris	0,15	0,10	0,21	0,07	0,058
Alopecurus myosuroides	0,24	0,30	0,66	0,41	0,055
Daucus carota	0,10	0,19	0,24	0,32	0,054
Cirsium arvense	0,37	0,34	0,49	0,16	0,048
Geranium dissectum	0,29	0,47	0,66	0,36	0,035

généralisé des espèces adventices (Chapitre 5) pourrait en partie s'expliquer par cette capacité à coloniser les habitats extérieurs à la culture travaillée (et semée).

Le cas d'*Ambrosia artemisiifolia*

Une espèce peut être spécialiste au sein de l'habitat 'culture' mais montrer un caractère plus généraliste en dehors. D'après l'article IX, *Ambrosia artemisiifolia* est classée comme relativement spécialiste au sein des cultures. Ses levées principalement printanières et la faible sélectivité des herbicides du tournesol vis-à-vis de cette espèce en font une spécialiste de cette culture. L'article X montre cependant que son succès actuel en France peut s'expliquer par sa large tolérance écologique en dehors des conditions culturales. L'ampleur de la niche d'*Ambrosia artemisiifolia* a été mesurée en échantillonnant 48 sites distribués sur un gradient géographique du centre à la marge de son aire de répartition (en France) et un gradient d'habitats (cultures, jachères, friches, bords de routes, sites rudéralisés, berges des rivières). Les résultats montrent qu'*Ambrosia artemisiifolia* est capable de coloniser une très large gamme de type de sol (pH 4.1 à 8.6 ; N de 0.1 à 5.4 g/kg ; Ca de 0.8 à 27.7 g/kg) et une grande variété de communautés, variant par leur couverture (5 à 90%), leur diversité et leur composition. Les deux espèces les plus fréquemment rencontrées avec l'ambroisie sont *Chenopodium album* (52%) et *Polygonum aviculare* (46%), deux espèces parmi les plus généralistes dans les cultures (cf. article IX).

Ces deux cas de figure montrent tout l'intérêt d'étendre notre approche de l'amplitude de la niche écologique à l'ensemble des habitats occupés par les espèces adventices. Ce faisant, on risque toutefois de se heurter à la difficulté d'obtenir des données pédologiques et climatiques aussi précises que celles dont on dispose dans les champs cultivés à travers le réseau BF. Dans l'article IX nous montrons cependant que le degré de spécialisation peut aussi être mesuré à travers la co-occurrence des espèces[7] avec des résultats très fidèles à ce que l'on obtient avec des mesures précises du milieu ; une méthode similaire a également été développée récemment avec succès par Fridley *et al.* (2007).

4.3. Position dans la niche et prédiction de l'abondance et de la tendance démographique des espèces

Une hypothèse très répandue en biogéographie soutient que les espèces sont plus abondantes au cœur de leur aire de répartition (*abundant centre hypothesis*) et sont uniformément moins abondantes sur les marges de leur aire (Wulff, 1950). Une analyse récente de la littérature existante (Sagarin & Gaines, 2002) montre cependant que seul un peu plus d'un tiers des études confirme cette règle. Dans de nombreux cas, les études sont biaisées par un échantillonnage inégal, plus faible en bordure d'aire de répartition. Dans le cas des adventices, cette hypothèse serait assez difficilement testable avec les jeux de données disponibles couvrant au maximum la France alors que la plupart des espèces étudiées ont une aire de répartition large (eurosibérienne ou eury-méditerranéenne).

[7] Plus une espèce est retrouvée avec une gamme élargie d'espèces plus elle est généraliste.

Encadré 8. Niche écologique et abondance des espèces.

Dynamique spatio-temporelle des populations d'adventices des cultures annuelles : existe-t-il des différences entre le centre et la marge de la niche écologique ?

Guillaume FRIED [1], François BRETAGNOLLE[2] et Xavier REBOUD[1]

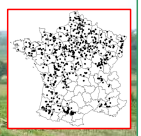
UMR I.N.R.A. (1), E.N.E.S.A.D., Univ. de Bourgogne (2), Biologie et Gestion des Adventices, 17, rue Sully, BP 86510, F- 21065 Dijon Cedex FRANCE

Nous cherchons à comprendre et prévoir la dynamique temporelle des espèces. Ici, en intégrant le concept de la niche écologique, nous visons à répondre à 3 questions :

❶ les adventices sont-elles plus abondantes au cœur de leur niche, ❷ les populations sont-elles plus stables d'une année à l'autre au cœur de la niche et ❸ le taux d'extinction d'une population est-il plus important sur les marges qu'au centre ?

Jeux de données utilisés

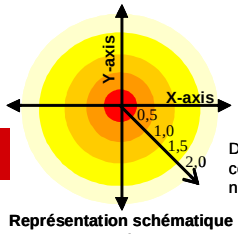
A) Réseau Biovigilance Flore (*) France
N = 1630 relevés ; **Période** : 2002-2004.



B) Réseau 'Barralis' (**) Côte-d'Or
N = 162 parcelles ; **Périodes** : 1968-1976 et 2005-2006.

Variables écologiques et culturales : pH & texture du sol, CaCO3 (**), NPK (**), Ca (**), Mg (**), CEC (**), altitude, température, précipitation, ETP, culture, précédent, mode de travail du sol (*)

La **niche écologique** des espèces est caractérisée par la méthode OMI (Dolédec et al., 2000. *Ecology*). Pour chaque espèce, les coordonnées des relevés dans cette analyse ont ensuite été centrées-réduites, de sorte que l'enveloppe de la niche de toutes les espèces est superposable dans un même espace avec le cœur de la niche à l'origine (x=0 ; y=0 ; z=0 ; k=0 ; ...). Nous avons défini arbitrairement 5 volumes concentriques du centre jusqu'à la marge de la niche



Distance au cœur de la niche (d)

Représentation schématique de la niche écologique

Coefficients d'abondance utilisés :
(+) vu une fois dans la parcelle ;
(1) moins de 1 plante au m² ;
(2) de 1 à 2 plantes au m² ;
(3) de 3 à 20 plantes au m² ;
(4) de 21 à 50 plantes au m² ;
(5) plus de 50 plantes au m²

Position dans la niche		Coefficients d'abondance +	1	2	3	4	5	Total
Cœur	d [0-0,5]	253	546	389	419	130	55	1792
Volume 2	d]0,5-1]	696	1702	1031	1028	268	153	4878
Volume 3	d]1-1,5]	838	1962	1100	1255	269	179	5603
Volume 4	d]1,5-2]	561	1198	640	690	169	115	3373
Marge	d >2	427	753	383	430	118	85	2196
	Total	2775	6161	3543	3822	954	587	17842
Khi2 = 88,210 ; p<0,001						en déficit	en excès	

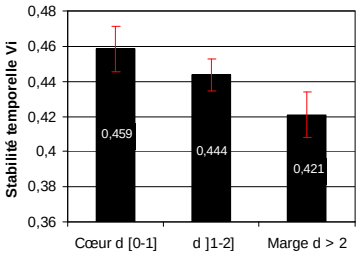
❶ Les espèces sont-elles plus abondantes au cœur de leur niche écologique ? **OUI**

Démonstration : l'analyse du tableau de contingence montre un excès de densités élevées (2-4) au cœur de la niche, ainsi qu'un défaut de densités faibles (+). Inversement, la marge de la niche (>2) est caractérisée par un excès de notes faibles (+) et un défaut de notes moyennes (2-3).
Les abondances très élevées (5) sont distribuées de manière homogène sur l'ensemble de la niche, ce que l'on peut expliquer par le fait que toutes les espèces n'atteignent pas des notes de 5 : on observe en effet un excès d'espèces généralistes indifférentes au milieu (p<0.01; test du Khi2).

❷ Les espèces ont-elles une stabilité interannuelle plus importante au cœur de leur niche écologique* que sur leur marge ?** **OUI**

Démonstration : sur la période 1968-1976 du réseau 'Barralis', où 4 à 6 relevés par parcelle ont été effectués sur 3 ans, nous avons calculé la variabilité démographique interannuelle (Vi) de chaque espèce sur chacune des 162 parcelles.

Au centre de leur niche, les adventices sont moins sensibles aux variations interannuelles des techniques culturales. En effet, la stabilité interannuelle des espèces décroît du centre vers la marge de la niche. Au-delà d'une distance de 2 écart-types du centre de la niche, les populations sont significativement plus instables (ANOVA, p=0.002).



Position et distance (d) au centre de la niche

*** Dans les parties 2 et 3, la niche écologique ne prend pas en compte les pratiques culturales

Position dans la niche		Extinction	Maintien	Total
Cœur	d [0-0,5]	55	43	98
Volume 2 à 4	d]0,5-2]	1515	737	2252
Marge	d >2	483	210	693
	Total	2053	990	3043
Khi2 = 7,355 p=0,025		en déficit	en excès	

❸ Le taux d'extinction des espèces est-il plus important sur les marges de la niche écologique* des espèces ?** **OUI**

Démonstration : pour les 70 espèces détectées au moins dans 5 parcelles au cours des 2 périodes 1968-76 et 2005-06, nous avons comparé la position des sites où les espèces i) se sont maintenues et ii) ont disparu, sur le gradient centre-marge de la niche.

Plus les espèces occupent un milieu au cœur de leur niche, plus la population perdue en dépit de toutes les modifications culturales depuis 30 ans. Ainsi, on observe proportionnellement plus de maintien en cœur de niche qu'en marge.

Conclusions & Perspectives

❶ Les espèces adventices des cultures annuelles sont globalement plus abondantes quand elles occupent un milieu au cœur de leur niche écologique. Quand les conditions du milieu physique leur sont optimales, les populations d'adventices sont plus stables et moins vouées à l'extinction, quelles que soient les techniques culturales.

❷ Les espèces suivant le modèle du 'centre-abondant' (Brown, 1984. *Am. Nat.*) donnent accès à des questions d'écologie appliquée : où situer les zones de conservation pour les espèces en danger (messicoles) ? où s'attendre à des problèmes malherbologiques persistants (espèces nuisibles) ?

❸ Certaines espèces ne suivent toutefois pas cette tendance générale. Il reste alors à comprendre quels sont les traits biologiques et/ou les processus à l'échelle de la communauté (ex: espèce plus compétitive occupant le cœur de la niche d'une autre espèce repoussée en marge) pouvant contribuer aux variations de distribution d'abondance observées.

Une autre formulation de l'hypothèse est que l'abondance des espèces serait couplée à des gradients environnementaux (Shelford, 1911 ; Andrewartha & Birch, 1954 ; Cox & Moore, 1985). En certains points de ces gradients, les conditions sont optimales pour l'espèce. C'est en ces points que les populations d'une espèce atteignent leur densité maximale. En s'éloignant de cet optimum, l'abondance d'une espèce décroît. Finalement, à l'extrémité du gradient, l'environnement devient trop extrême pour la survie des populations qui fonctionnent alors en puits, absorbant plus de migrants que d'émigrants envoyés. Ainsi, pour Brown (1984), l'abondance locale des populations reflèterait la manière dont un site satisfait les besoins d'une espèce.

Selon Holzner (1978), une des conséquences de l'intensification de l'agriculture pour les espèces adventices les plus sensibles a été une diminution de leur aire de répartition réduite au centre de l'aire du fait de populations plus sensibles et moins vigoureuses en limites d'aires. Ainsi, beaucoup d'espèces du *Caucalidion* (communautés thermophiles des sols argilo-calcaires) auraient d'abord disparu dans les régions du Nord et de l'Ouest de l'Europe du fait de conditions climatiques non optimales et seraient réduites aux conditions qui leurs sont les plus favorables. A l'opposé de cette hypothèse, certaines personnes soutiennent que les stations où sont actuellement recensées des espèces rares ne sont que des lambeaux tirés au hasard d'une distribution en réalité plus étendue.

Les analyses multivariées développées pour étudier la taille de la niche (partie 4.2.2.) permettent de positionner chaque parcelle pour chaque espèce sur un gradient entre le centre (présumé optimal), la marge ou l'extérieur de la niche écologique de l'espèce. Dans l'article XI, nous avons construit un modèle très simple considérant cinq volumes concentriques au sein de la niche (voir Encadré 8). Nous avons ensuite analysé comment se distribuaient les coefficients d'abondance des espèces dans ces cinq couronnes concentriques.

Globalement, les adventices sont effectivement plus abondantes au cœur de leur niche écologique et moins abondantes dans les marges de la niche. Lorsque l'on prend en compte uniquement les dimensions environnementales de la niche (c'est-à-dire en excluant les techniques culturales), les résultats indiquent qu'indépendamment de toutes les pratiques mises en œuvre pour éliminer les adventices, celles-ci sont plus stables d'une année à l'autre au cours de la rotation et se maintiennent mieux à long terme dans les parcelles situées au cœur de la niche (Encadré 8). Cela confirmerait les propos de Hotzner (1978) qui n'avaient à ce jour jamais été vérifiés. Comme pour les plantes adventices, des probabilités d'extinctions plus fortes ont été observées dans la marge de l'aire de répartition de divers taxons (plantes en Europe (Haeck & Hengeveld, 1981), poissons en Amérique du Nord (Gotelli & Taylor, 1999), oiseaux en Israël (Nathan *et al.*, 1996) mais cette règle ne semble pas générale, les mammifères à travers le monde entier offrant un contre exemple (Channell & Lomolino, 2000a, 2000b).

Dans le détail, nos données indiquent toutefois que, la relation n'est vraie ni pour toutes les espèces ni pour la classe d'abondance maximale (>50 plantes/m²). Deux phénomènes semblent devoir être pris en considération : la théorie des populations sources et puits (*source think theory* – Holt, 1985 ; Kadmon & Schmida, 1990 ; Pulliam & Danielson, 1991 ; Pulliam, 1996) prédit que des individus sont souvent présents, et parfois même abondants, dans des habitats (puits) dont les conditions ne leur sont pas favorables si l'immigration depuis des populations sources très productives est suffisamment importante. A l'inverse, du fait d'une faible efficacité

de la dispersion, certaines espèces sont absentes de sites potentiellement favorables (Kadmon & Pulliam, 1995). On peut donc s'attendre à de moins bonnes prédictions de l'abondance en fonction de la position de la station dans la niche pour les espèces dispersant facilement (espèces anémochores et endozoochores, en particulier).

4.4. Conclusion

Le concept d'espèces généralistes/spécialistes s'applique bien à l'agrosystème cultivé. Il offre une clef de compréhension adaptée aux perturbations cycliques ou stochastiques ayant cours dans les champs cultivés et permet de gagner en généricité en dépassant les noms particuliers d'espèces. Ainsi, à travers le choix du degré de complexité de la rotation, l'agriculteur pourrait largement modifier la composition des communautés en « jouant » sur la proportion relative d'espèces généralistes ou spécialistes. A plus long terme, le caractère imprévisible des nouvelles techniques culturales pour les mauvaises herbes semblerait avoir favorisé les espèces les plus généralistes.

D'un point de vue des théories développées en Ecologie autour de la notion d'espèces généralistes/spécialistes, notre étude est l'une des premières, à notre connaissance, à valider à l'échelle de la communauté la capacité des espèces généralistes à mieux faire face à l'hétérogénéité temporelle du milieu, un processus qui est essentiellement décrit dans la littérature à l'échelle des populations (Futuyma & Moreno, 1988). L'agrosystème cultivé s'est donc avéré être un bon modèle où l'effet de l'hétérogénéité temporelle peut facilement être constaté sur les communautés et sur un pas de temps raisonnablement court.

D'un point de vue biogéographique, notre étude montre que pour les espèces adventices, l'amplitude de la distribution géographique peut aussi bien être expliquée par la taille de la niche des espèces (*Niche breadth hypothesis* - Brown, 1984) que par sa position centrale par rapport aux conditions les plus communes (*Niche position hypothesis* - Hanski *et al.*, 1993). La position des parcelles cultivées entre centre et marge de la niche des espèces semblerait être un indicateur possible de l'abondance des espèces. Dans des conditions pédo-climatiques optimales, les espèces sont plus stables face aux perturbations anthropiques.

Les chapitres précédents ont montré le poids non-négligeable de l'homme dans les patrons (Chapitre 1) et dans les processus d'évolution de la composition des communautés adventices (Chapitres 2, 3, et 4). Au-delà des cas particuliers de quelques espèces gênantes, en progression dans certaines cultures (cf. Chapitre 2) ou, considérées comme un réel facteur limitant la mise place de pratiques respectueuses de l'environnement, le processus le plus important mis en évidence à travers l'étude diachronique régionale est le déclin généralisé des espèces adventices mêmes les plus communes. Le Chapitre 5 est consacré aux multiples facettes du déclin de la diversité floristique des champs cultivés et à ses conséquences potentielles.

Chapitre 5 : Déclin de la biodiversité dans les agrosystèmes cultivés

Article XII: Dessaint, F., Fried, G., Barralis, G., 2007 - Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ? *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

Article XIII: Fried G., Dessaint F., Reboud X. Long term trends in the weed flora of arable fields and crop edges in north eastern France. En preparation.

Article XIV: Fried G., Girod C., Jacquot M., Dessaint F. 2007. Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures. *Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

Article XV: Fried G., Dessaint F., Reboud X. Diversity in arable fields : losing the common and widespread weed species lead to species compositional differentiation. En preparation.

5.1. Introduction

Durant les dernières décennies, l'intensification croissante des pratiques culturales en Europe a conduit à une modification profonde du fonctionnement de l'ensemble de l'agro-écosystème (Matson *et al.*, 1997 ; Stoate *et al.*, 2001 ; Tilman *et al.*, 2001). Une des manifestations les plus perceptibles de ces changements est la baisse de la diversité biologique des milieux cultivés (Robinson & Sutherland, 2002). De nombreuses études mentionnent le déclin des oiseaux (Chamberlain *et al.*, 2000 ; Julliard *et al.*, 2003) ou des insectes (Aebischer, 1991 ; Benton *et al.*, 2002) associés aux milieux cultivés. Concernant la flore adventice, au-delà des dires d'experts de quelques botanistes qui se sont focalisés sur les espèces les plus rares (Aymonin, 1965 ; Jauzein, 2001b) et au-delà des connaissances acquises sur le statut des espèces dans une culture particulière (Chapitre 2), on connaît assez peu la tendance démographique à long terme des espèces adventices.

5.1.1. Statut des espèces messicoles et des espèces communes : quelles différences ?

Si le déclin des espèces messicoles est avéré, il manque toutefois à ce jour un bilan précis de la dynamique de leur déclin à partir d'études diachroniques précises. Les messicoles sont des plantes monocarpiques annuelles ayant un cycle biologique calqué sur celui des céréales d'hiver ; ce terme doit être réservé aux seuls espèces archéophytes originaires du Proche-Orient (ou plus largement du Bassin méditerranéen), introduites en Europe occidentale avec les céréales entre le Néolithique et le Moyen-Âge et parfaitement naturalisées dans les cultures (Jauzein, 1997). La modernisation des techniques culturales (tri des semences, herbicides, déchaumage précoce) a entraîné une forte régression de ces espèces (Jauzein, 2001b). Leur valeur biologique (certains néo-taxons « créés » par l'homme : *Bromus secalinus*, *Lolium temulentum* subsp. *linicolum*), écologique (certaines espèces à répartition très restreinte: *Nigella gallica*) et culturelle (bleuet, coquelicot) en font des plantes d'une grande valeur patrimoniale. Dans les champs cultivés, les espèces messicoles font maintenant l'objet d'un plan de conservation à l'échelle de la France (Aboucaya *et al.*, 2000). Une

première enquête réalisée à partir de la compilation de la littérature (flores régionales, herbiers) et des dires d'experts a permis de classer ces espèces en trois catégories en fonction du degré de régression (Aboucaya *et al.*, 2000). Quelques travaux régionaux ont permis de cartographier plus précisément (à l'échelle de la commune) l'évolution de la distribution des messicoles à l'échelle régionale (Alsace : Fried, *sous presse ;* Midi-Pyrénées : Cambecedes *et al.*, 2005). Mais aucune étude diachronique ne permet à ce jour de faire un bilan à l'échelle parcellaire.

Les adventices les plus communes sont généralement considérées sous le seul angle de leur nuisibilité. La baisse potentielle de leur fréquence et/ou de leur abondance au cours des dernières décennies est largement occultée par quelques cas persistants de fortes infestations limitées à quelques espèces : *Alopecurus myosuroides*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Mercurialis annua*, *Solanum nigrum*, si bien que le statut des espèces communes pourrait finalement être encore moins bien connu que celui des espèces messicoles rares. Au Danemark, Andreasen *et al.* (1996) ont par exemple montré que même les espèces les communes (*Anagallis arvensis*) étaient en déclin. De même pour les oiseaux, le déclin touche 60% des espèces (Tucker & Heath, 1994 ; Sotherton, 1998) parmi lesquels on trouve de nombreuses espèces communes : *Perdrix perdrix* (De Leo *et al.*, 2004), *Alauda arvensis* (Wilson *et al.*, 1997), etc. A l'échelle de la France, le réseau BF permettra désormais un suivi plus précis des tendances démographiques des espèces adventices communes.

Indistinctement du statut, il existe aussi très peu d'études ayant quantifié l'évolution à long terme du nombre moyen d'espèces présentes dans les champs cultivés en Europe tempéré au cours des dernières décennies (voir toutefois Andreasen *et al.*, 1996 ou Baechler & Klotz, 2006). Ce phénomène de perte de richesse spécifique concerne-t-il la seule fraction des espèces rares ou est-il généralisé à toutes les espèces ? De quelle ampleur est le déclin du nombre d'adventices par parcelles : 10%, 20% ou 50 % ? A travers les articles XII et XIII, le premier objectif de ce chapitre est de documenter le statut des espèces des milieux cultivés, l'évolution du nombre moyen d'espèces adventices ainsi que leur densité moyenne dans les parcelles cultivées entre 1968 et 2006 à partir du réseau BC.

5.1.2. L'homogénéisation biologique

Parallèlement à la disparition massive d'espèces (Pimm *et al.*, 1995), la crise actuelle de la biodiversité est marquée par une homogénéisation des communautés (McKinney & Lockwood, 1999). Les activités humaines (agriculture, industrie, transports internationaux) ont réduit localement la disponibilité des habitats pour de nombreuses espèces endémiques (ou caractéristiques de conditions écologiques précises) et ont favorisé l'expansion de quelques espèces anthropophiles très généralistes en passe de devenir cosmopolites. Ce processus au cours duquel la similarité taxonomique, fonctionnelle ou génétique entre différentes stations augmente au cours du temps a été nommé homogénéisation biologique (*Biotic homogenization* - McKinney & Lockwood, 1999 ; Olden & Rooney, 2006). Une idée également associée au concept d'homogénéisation biologique est la diminution de l'intensité du lien entre espèces et caractéristiques du milieu (Vellend *et al.*, 2007). L'étude de ce phénomène connaît actuellement un intérêt croissant au sein de la communauté scientifique. Il a été décrit pour de nombreux groupes taxonomiques incluant les poissons (Rahel, 2000 ; Scott, 2001), les oiseaux

(Lockwood *et al.*, 2000 ; DeVictor *et al.*, 2007) ou les plantes (Rooney 2004 ; Vellend *et al.* 2007). La volonté de documenter l'impact du réchauffement climatique n'est pas indissociable à cet engouement (Stachowicz *et al.*, 2002 ; Jiguet *et al.*, 2007).

Qu'en est-il pour les communautés adventices des champs cultivés ? Plusieurs tendances dans le processus d'intensification de l'agriculture pourraient laisser supposer que la composition de communautés initialement distinctes est devenue plus similaire. Pour optimiser les rendements, tout est fait pour favoriser la culture : l'écart d'un facteur du rendement est corrigé par des drainages ou des irrigations, des chaulages et des amendements. Selon les botanistes et les phytosociologues (Jauzein, 2001b Royer *et al.*, 2006), ces modifications du milieu qui amènent les parcelles vers une sorte de neutralité, auraient massivement éliminé au cours du temps les espèces les plus caractéristiques des sols calcaires ou des parcelles humides. Les espèces restantes seraient donc les plus communes conduisant à une flore à peu près identique dans toutes les parcelles. Cette tendance est déjà en partie confirmée par l'article IX (Chapitre 4) qui montre un excès de déclin parmi les espèces spécialistes. A ce jour aucune des études consacrées au déclin des adventices (Andreasen *et al.*, 1996 ; Sutcliffe & Kay, 2000 ; Baessler & Klotz, 2006) n'a cependant cherché à savoir si la baisse de richesse spécifique était accompagnée d'une forme d'homogénéisation (taxonomique ou fonctionnelle). L'article XV explore cette question en comparant l'évolution de la diversité β entre 1968 et 2006 sur les 158 parcelles du réseau BC. La partie 5.2. offre donc un panorama complet de l'évolution de la diversité locale (α), spatiale (β) et régionale (γ) des adventices des champs cultivés.

5.1.3. Quelles causes sous-jacentes ?

Si quelques études floristiques diachroniques documentent l'évolution de la diversité des communautés adventices, l'absence, en parallèle, de données agronomiques sur l'évolution des pratiques ne permet pas de mettre en évidence directement quelles sont les techniques culturales qui ont joué un rôle prépondérant dans le processus de déclin de la flore. Dans la partie 5.3., nous avons donc analysé les variations spatiales de la diversité en fonction de différents gradients (de techniques culturales et du milieu) que nous avons utilisées comme des *proxy*[8] pour analyser les variations temporelles de la diversité – une méthode qui est couramment utilisée en paléo-écologie (Delcourt & Delcourt, 1987) ou plus récemment pour prédire les effets du changement climatique sur la flore (Diaz *et al.*, 1999a).

5.2. Déclin de la flore adventice des champs cultivés

5.2.1. Statut des adventices : un déclin quasi-général

A l'échelle régionale, 222 espèces ont été détectées sur les deux campagnes de relevés de 1968-1976 et 2005-2006. Soixante-sept des 188 espèces (soit environ 36%) recensées lors de la campagne 1968/1976 ne sont plus présentes en 2005/2006 et 34 nouvelles espèces (soit environ 22%) ont fait leur apparition. Avec 121

[8] Approximation d'un objet par un autre.

espèces communes aux deux campagnes, la similarité entre les deux campagnes (basé sur l'indice de Jaccard) atteint S_j=0,545. Parmi les espèces disparues et apparues, 48% et 71% respectivement ne sont présentes que dans une ou deux parcelles, ce qui contribue à accentuer le turnover. La Figure 18 montre qu'en se focalisant sur les espèces les plus communes, la similarité entre les deux campagnes augmente (i.e., le turnover régional décroît progressivement).

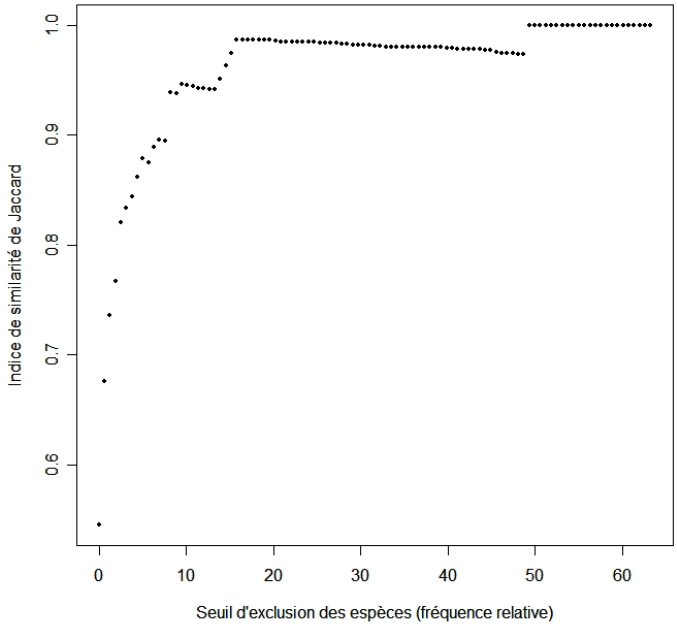


Figure 18. Evolution de l'indice de similarité de Jaccard à l'échelle régionale en fonction du seuil d'exclusion (S) des espèces retenues basé sur leur fréquence d'occurrence globale sur les deux campagnes. Au seuil S=0 (toutes les espèces sont retenues), on retrouve la valeur de Sj=0.545. La similarité augmente rapidement lorsque l'on élimine les espèces les plus rares (0<S<10). Pour S=49%, toutes les espèces sont communes aux deux périodes.

Parmi les espèces présentes dans les deux campagnes, 61 sont stables, 47 en régression et seulement 13 en extension (Figure 19a). En pondérant chaque espèce par son abondance totale au cours des deux périodes (Figure 19b), les espèces en progression, nouvelles ou disparues (≈ 6%) pèsent peu par rapport aux espèces en régression (63%).

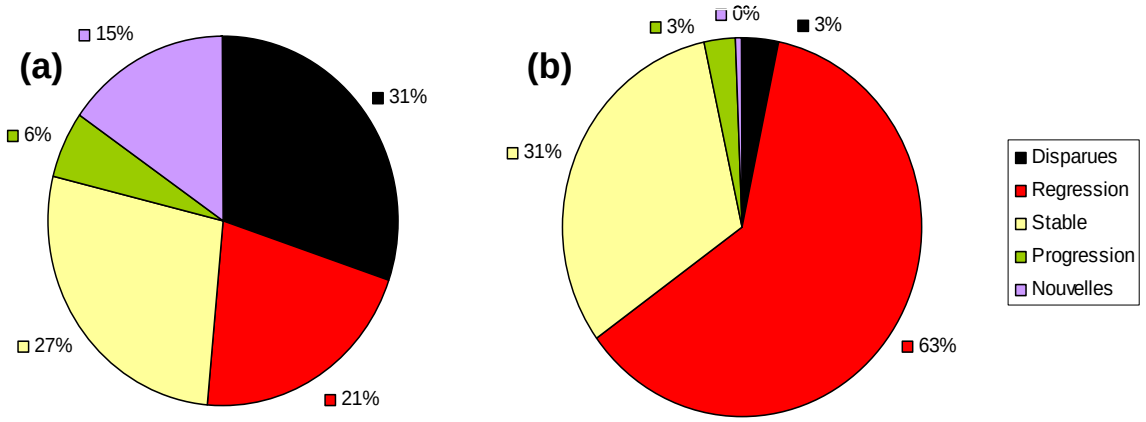


Figure 19. Proportion (a) d'espèces (b) pondérées par leur abondance dans les cinq catégories de changement de statut entre 1968 et 2006.

Le fait que 21% des espèces, représentant 63% de l'abondance totale observée sur les deux campagnes, soient en régression, montre que le processus de déclin touche même les espèces les plus communes. Parmi les 27 espèces les plus communes (F>20%) dans les années 1968/76, 22 sont en régression marquée (cf. Figure 2 dans l'article XII). Cependant, l'ordre d'importance relative des espèces est assez bien conservé (cf. Tableau 5 dans l'article XIII).

Concernant les espèces messicoles, 31 espèces de la liste rouge[9] ont été détectées sur l'ensemble des deux campagnes (voir article XIII). Globalement, les espèces déjà rares durant la campagne de 1970 ont disparues des parcelles échantillonnées (*Agrostemma githago*, *Gagea villosa*, *Neslia paniculata*, *Nigella arvensis*). Ces espèces ne sont cependant pas éteintes à l'échelle régionale (Fried & Cadet, 2007), leur régression ne permet toutefois plus de les retrouver sur un échantillonnage de 158 parcelles. Quelques espèces autrefois assez communes (*Consolida regalis*, *Legousia speculum-veneris*, *Lithospermum arvense*, *Ranunculus arvensis*) marquent un déclin très net (taux de régression de plus de 90%) et sont devenues rares (présence dans 1 à 6 parcelles). Même certaines espèces messicoles parmi les plus communes (Niveau 3) enregistrent une régression (*Galium aparine*, *Papaver rhoeas*). Seules quelques espèces listées dans le plan national affichent une certaine stabilité de leur fréquence (*Aphanes arvensis*, *Alopecurus myosuroides*, *Viola tricolor* gr.) du point de vue de leur fréquence.

L'article XIII donne en détail l'évolution du statut des espèces en terme de fréquence d'occurrence et d'abondance (voir les Annexes de l'article XIII). La Figure 20 résume ces évolutions en donnant la relation intra-spécifique entre évolution de la fréquence et de l'abondance.

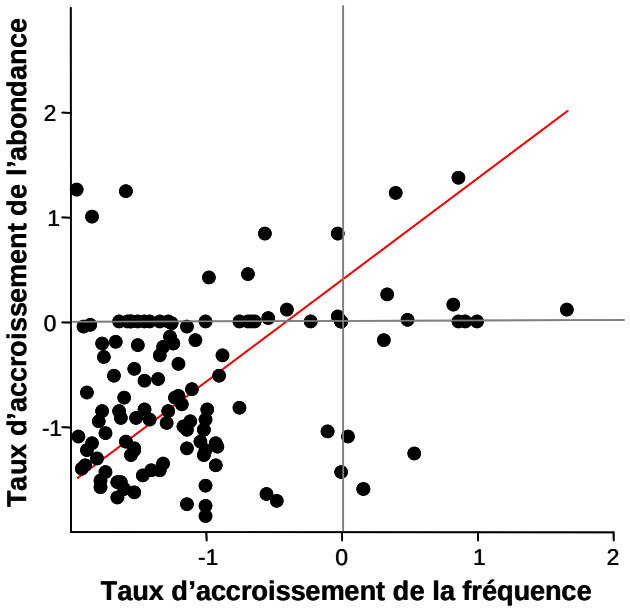


Figure 20. Relation intra-spécifique entre l'évolution de la fréquence d'occurrence et l'évolution de l'abondance des espèces adventices. r^2=0.098, n= 121 espèces, *P<0.001*. Le taux d'accroissement (TA) a été calculé de la manière suivante : TA=(F2000-F1970)/(F2000+F1970)/2. Le TA varie entre -2 et +2. Une espèce parfaitement stable resterait en (0,0). Un espèce en progression à la fois en fréquence et en abondance occuperait le quart supérieur droit.

[9] Dans le plan national d'action pour la conservation des plantes messicoles (Aboucaya *et al.*, 2000), une liste de 101 espèces messicoles en effondrement est donnée selon un découpage en 3 catégories : 1- taxon en situation précaire ; 2- taxon à surveiller, se maintenant plus ou moins ; 3- espèce encore abondante au moins pour certaines régions

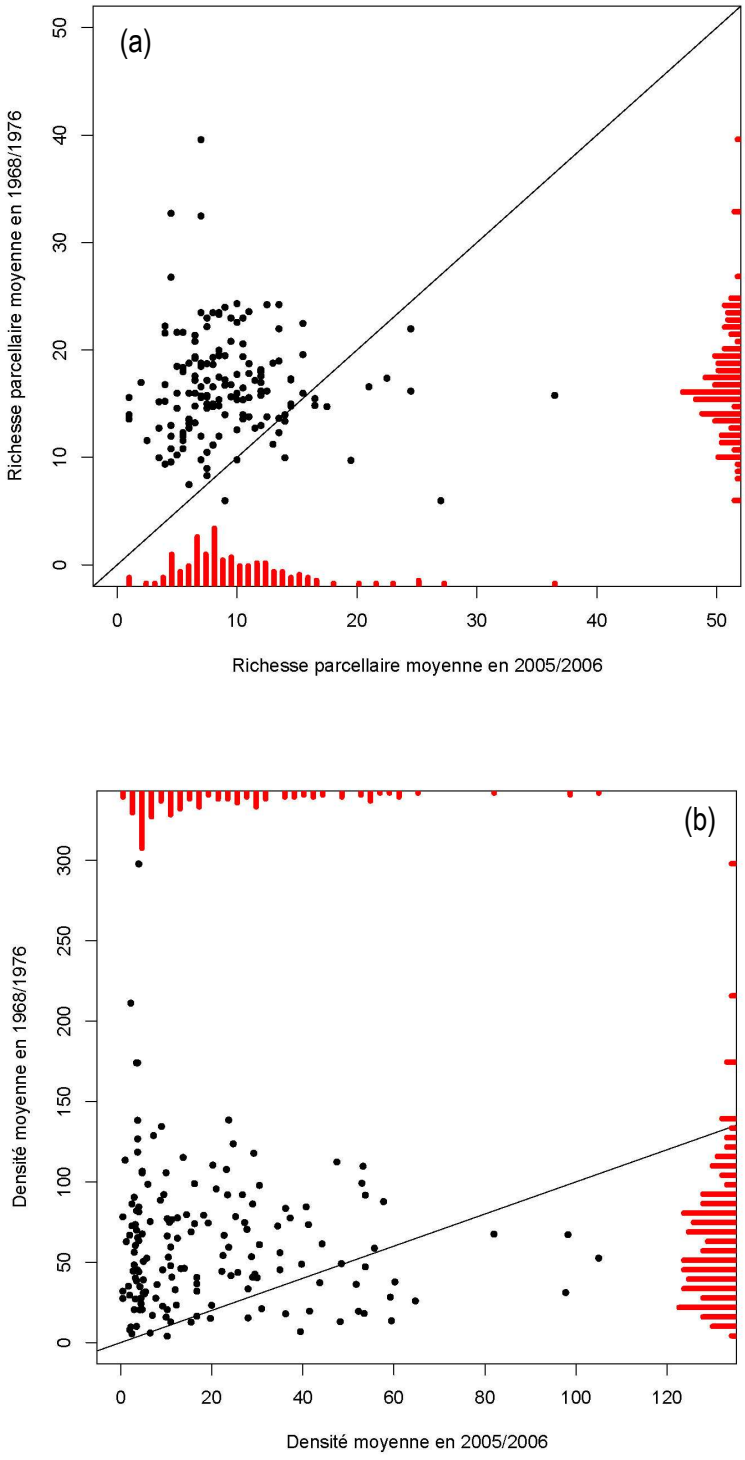


Figure 21. Evolution entre les deux campagnes 1968/1976 et 2005/2006 de **(a)** la richesse moyenne parcellaire et **(b)** la densité moyenne parcellaire. Les histogrammes sont donnés sur les cotés des graphes.

A l'instar de la relation interspécifique entre fréquence et abondance (Chapitre 2, Figure 10), la relation intra-spécifique a été décrite pour de nombreux taxons : plantes (Boecken & Shachak, 1998), papillons (Pollard *et al.*, 1995 ; van Swaay, 1995), poissons (Swain & Sinclair, 1994) ou oiseaux (Fuller *et al.*, 1995 ; Blackburn *et al.*, 1998). Pour les adventices, la relation est faible (r^2=0.098) et très largement asymétrique du fait d'un excès d'espèces en régression à la fois en fréquence et en abondance. Cependant on peut observer que les espèces qui ont étendu leur distribution présentent également des tailles de population en progression (*Geranium rotundifolium*, *Lactuca serriola*, *Rumex obtusifolius*, *Scandix pecten-veneris*) ou stable (*Allium* spp., *Crepis* spp., *Geranium dissectum*, *Picris hieracioides* ; points en haut à droite de la Figure 20).

La dynamique de la fréquence et de l'abondance des espèces ressortent ainsi comme intimement liées (Gaston *et al.*, 2000). Pour les espèces fonctionnant en méta-population, l'immigration d'individus réduit les risques d'extinction locale (*the rescue effect* - Brown & Kodric-Brown, 1977) et le taux d'immigration dans une station augmente avec le nombre de stations occupées par l'espèce dans les alentours (c'est-à-dire avec la fréquence d'occurrence). Parallèlement, des populations abondantes augmentent les chances de coloniser de nouvelles stations proches. La conséquence de la relation entre fréquence et abondance se traduit donc par un double péril pour les espèces en déclin : leur probabilité d'extinction augmente d'une part du fait de la diminution de la taille des populations et d'autre part du fait de la diminution du nombre de stations occupées (Lawton, 1993, 1995).

5.2.2. Diversité et turnover à l'échelle locale (diversité α)

Evolution de la structure et de la diversité des communautés

L'article XIII montre un déclin très marqué de la richesse spécifique moyenne par parcelle de 16,6 espèces à 9,3 espèces par parcelle (Test des signes de Wilcoxon, *P<0.01*, Figure 21a). Une augmentation de la richesse spécifique n'a été observée que dans 17 parcelles (soit environ 11% du total des parcelles suivies).

La densité moyenne d'adventices par parcelle a également chuté de 61,5 individus par m² (min : 4.2 ; max : 298) à 20,2 individus au m² (min : 0.5 ; max : 105 ;Test des signes de Wilcoxon, *P<0.01*, Figure 21b). D'un point de vue malherbologique la végétation adventice est beaucoup mieux contrôlée avec une réduction de 67% du nombre moyen de mauvaises herbes au m². Plus globalement, cette réduction de la production primaire de la flore sauvage au sein de l'agrosystème aurait aussi eu des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs. La baisse des ressources végétales (sous forme de semences produites ou de matières végétales) est citée comme une des causes indirectes de l'impact de l'intensification de l'agriculture sur les populations d'oiseaux granivores (Fuller *et al.*, 1995 ; Chamberlain *et al.*,, 2000 ; Murphy, 2003 ; Gregory *et al.*, 2004 ; Newton, 2004). Le Tableau 12 illustre l'évolution de la fréquence et de l'abondance des espèces entrant de façon importante dans le régime alimentaire des oiseaux granivores des champs cultivés. On peut noter un déclin important en particulier parmi les espèces les plus importantes pour l'avifaune (*Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *Polygonum persicaria*). Ces adventices étant des espèces printanières, on peut expliquer ce déclin par la

réduction des surfaces consacrées aux céréales de printemps ; un phénomène similaire est observé en Grande-Bretagne (Marshall *et al.*, 2003).

Tableau 12. Evolution de la fréquence d'occurrence et de l'abondance des espèces adventices, importantes dans le régime alimentaire des oiseaux, en Côte-d'Or entre 1968 et 2006.

Valeurs pour les oiseaux[1]	Fréquence d'occurrence[2]			Densité moyenne (plantes/m²)[3]			Index de compétitivité[4]
	1970	2000	Ev.[5]	1970	2000	Ev.[5]	
Espèces très importantes***							
Chenopodium album	44.94	18.47	↘	2.57	0.32	↘	25.0
Fallopia convolvulus	68.35	45.22	↘	3.53	2.56	=	17.0
Polygonum aviculare	67.72	40.13	↘	5.97	1.33	↘	50.0
Polygonum persicaria	20.25	6.37	↘	1.18	0.04	↘	25.0
Stellaria media	56.96	31.85	↘	3.49	1.48	=	25.0
Espèces importantes**							
Cerastium spp.	8.23	8.28	=	0.05	0.05	=	25.0
Poa annua	8.86	5.73	=	0.19	0.03	=	50.0
Rumex obtusifolius	1.90	4.40	↗	0.01	0.03	↗	?
Senecio vulagris	10.1	17.2	↗	0.06	0.10	↗	83.0
Sinapis arvensis	50.63	22.29	↘	2.65	0.33	↘	12.5
Viola arvensis	79.11	68.15	=	9.15	4.30	↘	250.0
Espèces importantes*							
Capsella bursa-pastoris	31.01	23.42	=	1.12	0.95	=	50.0
Cirsium arvense	36.07	21.66	↘	0.91	0.11	↘	17.0
Fumaria officinalis	29.75	13.29	↘	0.92	0.07	↘	62.5
Spergula arvensis	5.69	1.27	=	0.39	0.01	=	?

Notes: (1) l'importance des espèces pour les oiseaux est donnée en fonction du nombre d'espèces se nourrissant *** (>8espèces) ; ** (3-8 espèces) ; * (1-2 espèces) d'après Marshall *et al.* (2003). (2,3) Les valeurs de (2) fréquences d'occurrence et (3) densité moyenne correspondent aux valeurs maximales observées dans chacune des périodes (1970 et 2000) sur le réseau BC. (4) Nombre d'adventices au m² données comme causant une perte de rendement de 5% (Marshall et al., 2003). (5) Evolution de la fréquence d'occurrence et de la densité moyenne sur le réseau BC d'après la comparaison.

Evolution de la diversité fonctionnelle des communautés adventices

Dans le Chapitre 3, nous avons vu l'intérêt d'étudier la composition des communautés non pas en terme taxonomique mais en fonction des traits. La diversité fonctionnelle (Petchey & Gaston, 2006) permet de « débiaiser » le calcul de la diversité en ne comptabilisant pas deux fois des espèces redondantes d'un point de vue de leurs traits fonctionnels. Dans le cas de notre étude diachronique, cela permet d'évaluer si les pressions de sélection de l'agriculture ont conduit à l'extinction (locale) d'espèces ayant des attributs uniques dans la communauté (baisse conjointe de la diversité spécifique et fonctionnelle) ou si les assemblages résiduels conservent l'ensemble des fonctions initiales de la communauté (baisse de la diversité spécifique sans baisse de la diversité fonctionnelle).

Onze traits ont été pris en compte (voir article XV). La diversité fonctionnelle des communautés a été calculée en deux étapes. Une ordination des espèces en fonction des traits a été réalisée par une Analyse des Correspondances Multiples (ACM). Pour chaque relevé, on peut alors calculer la diversité fonctionnelle comme la distance entre les espèces dans l'espace des traits (issue de l'ACM). Cette distance a été calculée au moyen de l'indice de Rao qui permet en outre de pondérer le poids des espèces par leur abondance relative (Botta-Ducat,

2005). Les résultats indiquent que la diversité fonctionnelle (FD) a significativement chuté de FD=5.90 (S.D. +/- 0.59) dans les années 1970 à FD=4.88 (S.D. +/- 1.35) dans les années 2000 (Test de Wilcoxon, *P<0.001*). La Figure 22 illustre la relation spatiale entre la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle des communautés. Dans des communautés comprenant entre une dizaine et cinquante espèces, la perte d'espèces n'entraîne pas de grands changements en terme de diversité fonctionnelle. Au-dessous d'un seuil (aux environs de 10 espèces), l'élimination d'une espèce entraîne plus systématiquement la perte d'une fonction au sein de la communauté. Ce seuil a été plus souvent franchi dans les années 2000.

La réduction de la diversité fonctionnelle peut aussi être interprétée comme une augmentation des pressions de sélection environnementale ayant conduit à une convergence des traits dans la communauté. C'est le cas dans la flore du tournesol : ainsi l'article VII montre une spécialisation fonctionnelle autour de quelques traits « gagnants ». On observe également une réduction de la proportion de géophytes et d'hémicryptophytes au profit des seules thérophytes (article XII) que l'on peut interpréter comme la signature de perturbations mécaniques et chimiques accrues (Haas & Streibig, 1982).

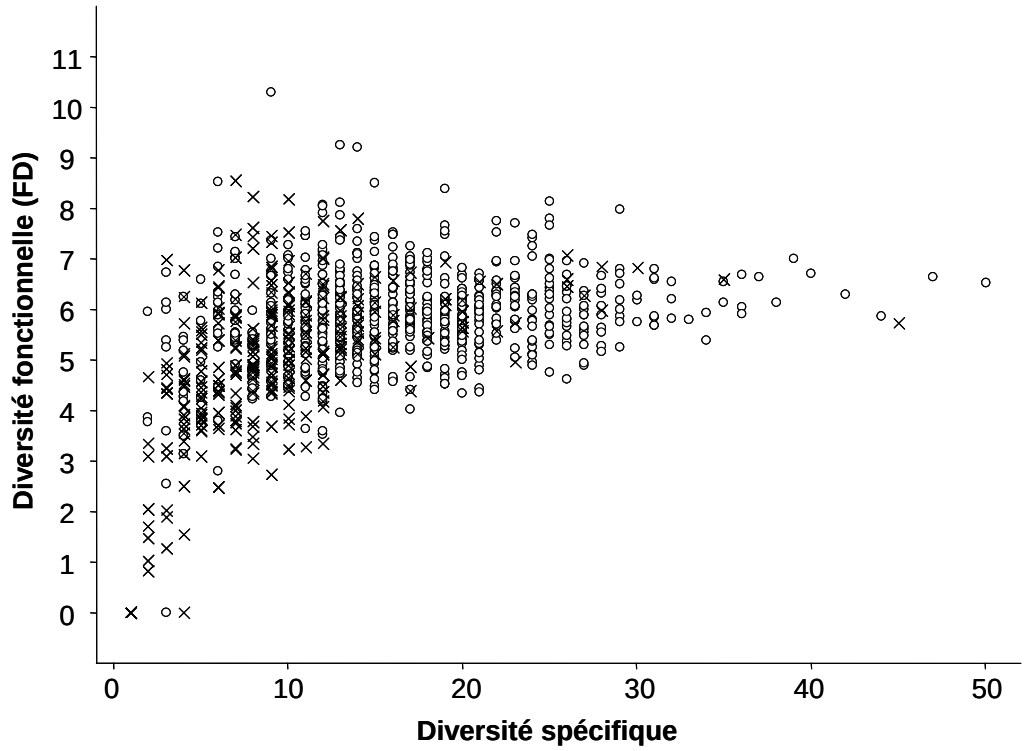


Figure 22. Relation entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle. Les cercles (○) correspondent aux relevés des années 1970 (n=755, r=0.527, *P<0.001*), les croix (×) correspondent aux relevés des années 2000 (n=316 ; r=0.209 ; *P<0.001*).

5.2.3. Evolution de la diversité β : vers une homogénéisation de la flore ?

Comme on pouvait s'y attendre à travers l'impact de certaines pratiques agricoles (drainage, chaulage, amendements), la variabilité inter-parcellaire des conditions pédologiques a été réduite entre 1970 et 2000. Statistiquement significatif, ce processus n'est peut-être pas suffisamment puissant pour se traduire de manière biologique par une homogénéisation de la flore ou une réduction de la relation entre flore et milieu. Les analyses

canoniques des correspondances (article XV) montrent que le pourcentage de variations de la flore expliquées par le milieu reste stable entre 1970 et 2000 (aussi bien sur l'axe lié au type de culture que sur l'axe lié au type de sol). Les métriques de co-occurrence des espèces calculées dans le Chapitre 1 (partie 1.1.) suggéraient déjà le maintien d'une forte structuration des communautés à trente ans d'intervalle.

Contrairement à ce qui était attendu, il n'y a pas d'homogénéisation taxonomique entre les communautés des champs cultivés à l'échelle régionale. Au contraire, la diversité β (mesurée par l'indice de dissimilarité de Jaccard – Figure 23a) a significativement augmenté (Test de Wilcoxon, *P<0.001*). Cette évolution ne semble pas être qu'un artefact de la perte de richesse spécifique, puisque l'utilisation d'un indice non sensible à des fortes différences de richesse entre échantillons (indice β-sim - Lennon *et al.*, 2001 ; Koleff *et al.*, 2003) donne le même résultat (Test de Wilcoxon, *P<0.001* - Figure 23b).

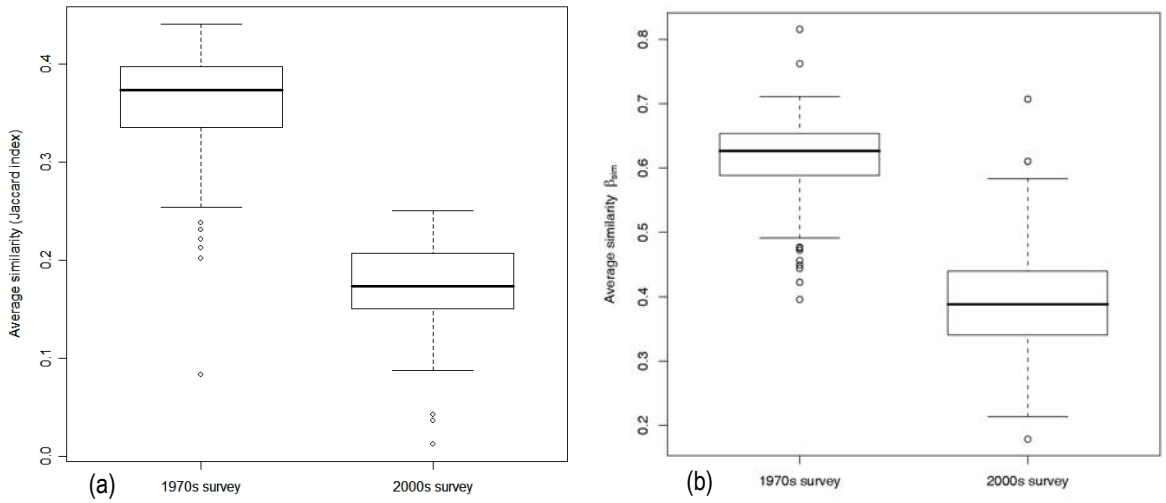


Figure 23. Evolution de la similarité moyenne de la composition spécifique des communautés entre 1970 et 2000 (a) en fonction de l'indice de Jaccard et (b) en fonction de l'indice βsim. Les boîtes représentent l'interquartile comprenant 50% des valeurs, le trait au milieu de la boîte correspond à la valeur médiane ; la moustache s'arrête à la valeur correspondant à 1.5 fois la hauteur de la boîte ; au-delà de cette limite les valeurs sont représentées par un cercle.

Comment peut-on expliquer ce patron ? On peut émettre l'hypothèse que l'utilisation accrue et répétée des herbicides entre les années 1970 et 2000 a conduit à une spécialisation plus marquée de la flore de chaque culture (voir Chapitre 2, Figure 11). Ce phénomène a certainement joué un rôle dans la divergence des communautés (voir Figure 5 dans l'article XV). Cependant, en se concentrant sur des relevés effectués dans des parcelles conduites avec la même culture entre 1970 et 2000, on constate également une divergence de la composition floristique des parcelles (cf. Tableau 2 de l'article XV).

Pour resituer le concept d'homogénéisation biologique à un niveau plus théorique, Olden & Poff (2003, 2004) ont proposé des modèles décrivant différent scénarii aboutissant soit à l'homogénéisation soit à la différenciation des communautés en fonction de l'identité des espèces impliquées d'une part dans les processus de colonisation et d'autre part dans les processus extinction à l'échelle des parcelles (Encadré 9). Dans le cas des communautés adventices, la différentiation observée tiendrait alors en plus grande partie à l'extinction locale de nombreuses adventices qui étaient communes dans les années 1970, et donc partagées entre de

Encadré 9 Résumé des 14 scénarii d'invasion-extinction du modèle mécaniste de Olden & Poff (2003). Ce modèle représente différents mécanismes écologiques par lesquels l'invasion et /ou l'extinction d'espèces peut conduire à l'homogénéisation (H - similarité de la composition des communautés accrue) ou à la différentiation (D -baisse de la similarité de la composition entre deux communautés.

Scénario	Description	Conséquences
Evènements d'invasion uniquement		
I1	Les mêmes espèces colonisent les deux communautés ; aucune espèce ne disparaît	H
I2	Des espèces différentes colonisent les deux communautés ; aucune espèce ne disparaît	D
Evènements d'extinction uniquement		
E1	Aucune colonisation ; les extinctions dans les deux communautés impliquent les mêmes espèces	D
E2	Aucune colonisation ; les extinctions dans les deux communautés impliquent des espèces différentes	H
E3	Aucune colonisation ; extinction dans une des deux communautés d'une espèce qui était commune aux deux communautés	D
E4	Aucune colonisation ; extinction dans une des deux communautés d'une espèce qui n'était pas commune aux deux communautés	H
Evènements d'invasion et d'extinction		
IE1	Les mêmes espèces colonisent les deux communautés ; les extinctions dans les deux communautés impliquent les mêmes espèces	H
IE2	Les mêmes espèces colonisent les deux communautés ; les extinctions dans les deux communautés impliquent des espèces différentes	H
IE3	Les mêmes espèces colonisent les deux communautés ; extinction dans une des deux communautés d'une espèce qui était commune aux deux communautés	H, D
IE4	Les mêmes espèces colonisent les deux communautés ; extinction dans une des deux communautés d'une espèce qui n'était pas commune aux deux communautés	H
IE5	Des espèces différentes colonisent les deux communautés ; les extinctions dans les deux communautés impliquent les mêmes espèces	D
IE6	Des espèces différentes colonisent les deux communautés ; les extinctions dans les deux communautés impliquent des espèces différentes	D
IE7	Des espèces différentes colonisent les deux communautés ; extinction dans une des deux communautés d'une espèce qui était commune aux deux communautés	D
IE8	Des espèces différentes colonisent les deux communautés ; extinction dans une des deux communautés d'une espèce qui n'était pas commune aux deux communautés	D

nombreuses parcelles – Figure 24). La Figure 24a montre que le processus de colonisation est faible (au maximum, 43 parcelles ont été colonisées par une même espèce : *Geranium dissectum*). Les valeurs chutent ensuite très rapidement indiquant que, globalement, le processus de colonisation est plutôt le fait d'espèces différentes selon les parcelles. La Figure 24b montre au contraire que le processus d'extinction est beaucoup plus important et touche des espèces très communes : *Anagallis arvensis* a disparu de 114 parcelles, 11 espèces ont disparues de plus de 80 parcelles, 36 espèces ont disparues de plus de 50 parcelles. Le processus d'extinction implique donc un nombre conséquent d'espèces qui étaient communes à de nombreuses parcelles. Conformément au scénario IE5 (voir Encadré 9) du modèle de Olden & Poff (2003), ce phénomène aboutit à une différentiation accrue des communautés.

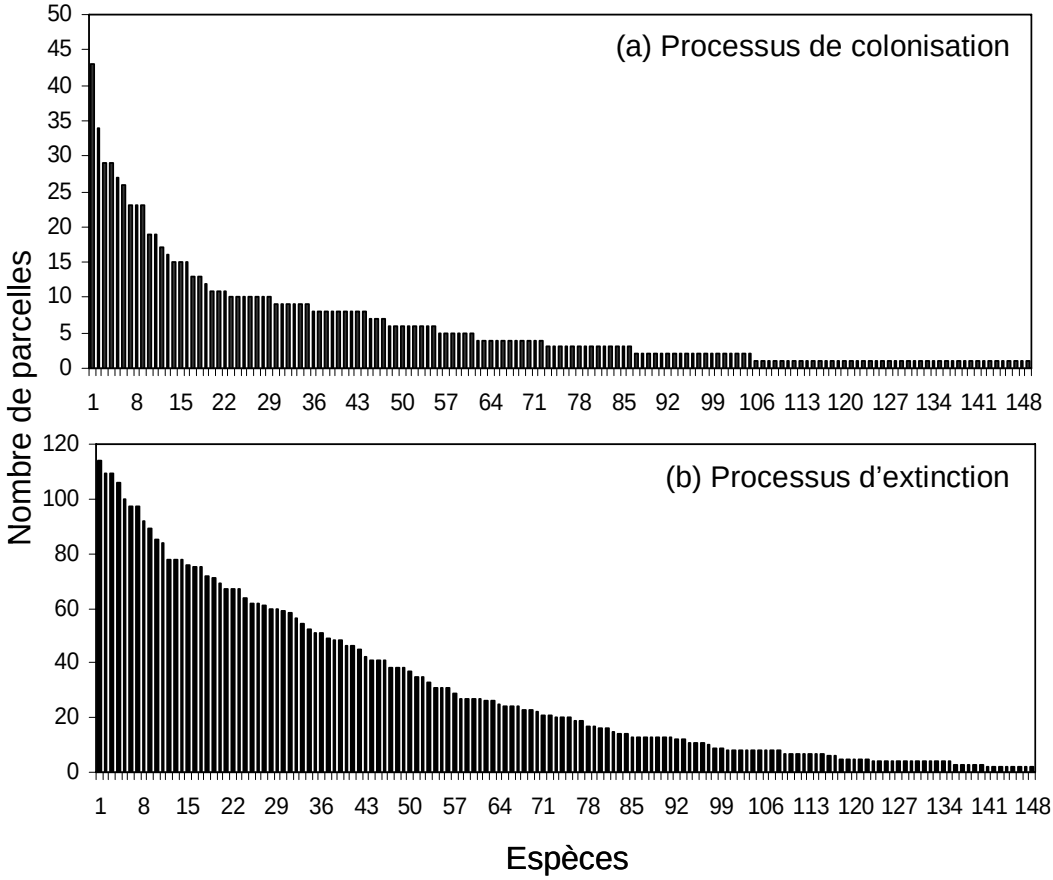


Figure 24. Poids relatifs des processus (a) de colonisation et (b) d'extinction des parcelles. Chaque barre des histogrammes représente une espèce différente. Les espèces sont rangées par ordre décroissant de parcelles (a) colonisées ou (b) « abandonnées ». Seules N=148 adventices sont représentées dans chaque cas.

A travers le processus d'homogénéisation biologique, une forte attention a été portée à des espèces communes et répandues devenant encore plus communes et plus répandues au détriment d'espèces locales à répartition plus restreintes. Ce processus conduit à homogénéiser la composition des communautés. L'impact de l'homme dans l'agrosystème cultivé semble avoir abouti au processus inverse (les communautés deviennent plus dissimilaires). La comparaison des Figures 24 a et b montre que le poids du processus de colonisation des parcelles par une même espèce (facteur d'homogénéisation) est nettement plus faible par rapport au poids du processus d'extinction d'une même espèce de nombreuses parcelles (facteur de différenciation). Certes, parmi

les extinctions on trouve aussi des espèces spécialistes de conditions environnementales marginales avec la disparition d'espèces calcicoles xéro-thermophiles (*Nigella arvensis*, *Iberis amara*) ou d'espèces des sols sablo-limoneux hygrophiles (*Gnaphalium uliginosum*). Cependant ce processus qui devrait tendre à l'homogénéisation des communautés est sans commune mesure avec les nombreuses extinctions locales d'espèces autrefois répandues et partagées entre de nombreux sites.

A priori, il y a donc un paradoxe avec d'une part une proportion accrue d'espèces généralistes dans les communautés (article IX) et d'autre part une composition des communautés plus différenciée d'une parcelle à l'autre et un pouvoir explicatif du milieu sur la flore restant stable (article XV). Dans le pool régional d'espèces, les espèces spécialistes sont plus nombreuses que les espèces généralistes, mais elles sont aussi plus rares et différentes d'une parcelle à l'autre. Leur extinction a donc peu de poids dans le calcul de la similarité entre parcelle. En revanche leur disparition dans chaque parcelle peut expliquer l'augmentation du ratio généralistes/spécialistes au sein de la communauté. A l'inverse, les espèces très fréquentes étant plus largement répandu, leur disparition, alors qu'elles étaient communes à de nombreuses parcelles, permet alors d'expliquer la différenciation des communautés car ces espèces ont un poids important dans le calcul de la similarité.

5.2.4. Evolution du partitionnement de la diversité γ à l'échelle régionale

Le nombre total d'espèces détectées n'est pas directement comparable entre les deux campagnes en raison d'un nombre de relevés différents pour chacune des deux périodes (755 pour les années 1970 et 315 pour les années 2000). Nous avons donc calculé par raréfaction de l'échantillon le plus grand (1968-1976) le nombre d'espèces attendues pour 315 relevés (Figure 25). Cette analyse montre qu'avec 155 espèces en 2000 et 166 espèces en 1970 pour 315 relevés la diversité régionale reste globalement stable (- 6%).

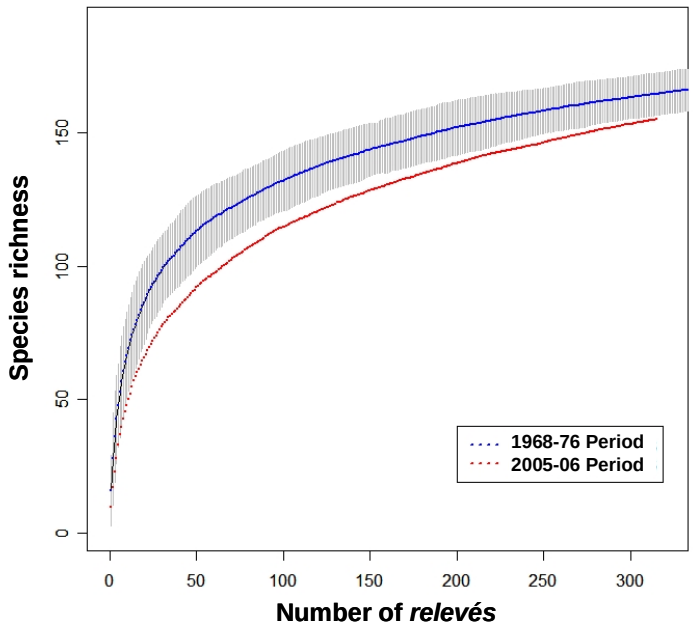


Figure 25. Courbe d'accumulation de la richesse spécifique en fonction du nombre de relevés.

La diversité γ est considérée comme le produit (Whitakker, 1960, 1972) ou la somme (Lande, 1996) de la diversité α et β. L'évolution de la diversité dans les agrosystèmes cultivés est caractérisée par une forte chute de la diversité α à l'échelle de la parcelle cultivée. A l'échelle régionale, cette chute est cependant compensée par une augmentation de la diversité β entre parcelles, ce qui aboutit au maintien de la diversité totale régionale. On peut aussi penser que quelques parcelles très riches (Figure 21a) suffisent à augmenter le pool régional d'espèces.

5.3. Déterminants de la diversité des communautés adventices

5.3.1. Quels facteurs influencent la richesse spécifique ?

Les facteurs qui affectent la richesse spécifique ne sont pas les mêmes que ceux qui déterminent la composition des communautés (article I). A l'échelle du réseau BF couvrant la France, nous montrons que la richesse spécifique varie principalement en fonction de la complexité du paysage, de la complexité de la rotation, de la profondeur de travail du sol, de la richesse du sol, de la position topographique et de l'altitude. Un nombre élevé d'espèces par station est associé aux parcelles : i) incluses dans un paysage diversifié (entourées de haies ou comprises dans un complexe bocager) ; ii) cultivées après un précédent prairie ; iii) dont le sol est travaillé de manière classique (labour) ; iv) à sols sablonneux pauvres ; v) en pente ; vi) situées à des altitudes de moyenne montagne (400m). Une difficulté majeure réside toutefois dans la corrélation d'un ensemble de facteurs (Pysek *et al.* 2005b). L'échantillonnage actuel du réseau BF ne permet pas de mesurer de façon strictement indépendante l'effet de chacune de ces variables. A travers les facteurs mis en évidence, on peut cependant reconnaître une agriculture extensive de type polyculture-élevage (haie, bocage, précédent prairie) ou des milieux peu propices à l'intensification (altitude, sols sablonneux pauvres ou topographie en pente). On peut le vérifier à travers le nombre de traitements phytosanitaires (N_{tr}) effectués, significativement inférieur aux altitudes supérieures à 300m ($N_{tr\ >300m}$ = 1.16 contre $N_{tr\ <300m}$, = 1.57 ; *P<0.01* – cf. article I), dans les systèmes bocagers (N_{tr} = 1.29 contre 1.55 dans les autres systèmes, *P=0.02*) ou dans ceux incluant un précédent prairie (N_{tr} = 1.19 ; *P<0,01*).

Notre étude confirme avec un jeu de données et une échelle plus grande l'importance de la complexité du paysage, un facteur dont le poids avait déjà été noté par des études plus localisées (Gabriel *et al.*, 2005 ; Roschewitz *et al.*, 2005). L'effet positif (indirect) de l'altitude semble également être un patron assez général dans les flores adventices d'Europe tempérée (Lososova *et al.*, 2004).

5.3.2. Effets des herbicides

D'autres facteurs non pris en compte dans l'article I ont un effet significatif sur la richesse spécifique. La comparaison des zones témoins et traitées au sein de chacune des parcelles du réseau BF donne une mesure approximative de l'effet des herbicides sur la richesse spécifique. En moyenne, on trouve 10,91 espèces dans les zones témoins contre 6,83 espèces dans la partie traitée, soit un différentiel moyen de 4,08 espèces, hautement significatif (t=23,74 ; Test-T de Student, *P<0,001*). La pression de sélection herbicide modifie également la distribution de l'abondance entre les espèces (équitabilité). L'index d'équitabilité de Hill décroît de 0,957 à 0,756

(t=19,00 ; Test-T de Student, *P<0,001*). Ce phénomène avait déjà été constaté par Mahn (1988). La Figure 26 illustre bien ce processus avec la réduction générale des densités et le maintien d'une seule espèce dominante (*Alopecurus myosuroides*) après désherbage.

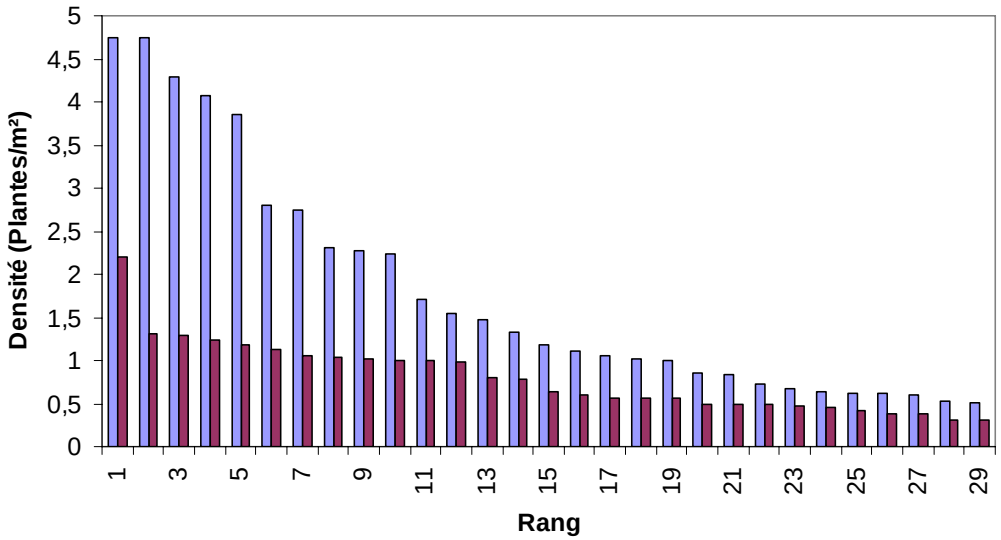


Figure 26. Courbe d'abondance-dominance dans le blé d'hiver dans la zone témoin (gris clair) et dans la zone désherbée après traitements (gris foncé).

5.3.3. Effet de la taille de la parcelle

La Figure 27 illustre la relation entre richesse spécifique et la taille des parcelles. Dans tous les cas, les relevés sont effectués sur une surface approximativement similaire (≈ 2000 m²). C'est dans les parcelles de petite taille que la richesse spécifique atteint ses valeurs maximales. Les variations sont cependant importantes. Au fur et à mesure que l'on passe à des parcelles de plus grande taille, la variabilité diminue avec des valeurs de richesse spécifique plus faibles. Au-delà d'une certaine taille (ici 25 ha), les parcelles n'ont jamais des valeurs de richesse spécifique supérieures à 20 espèces

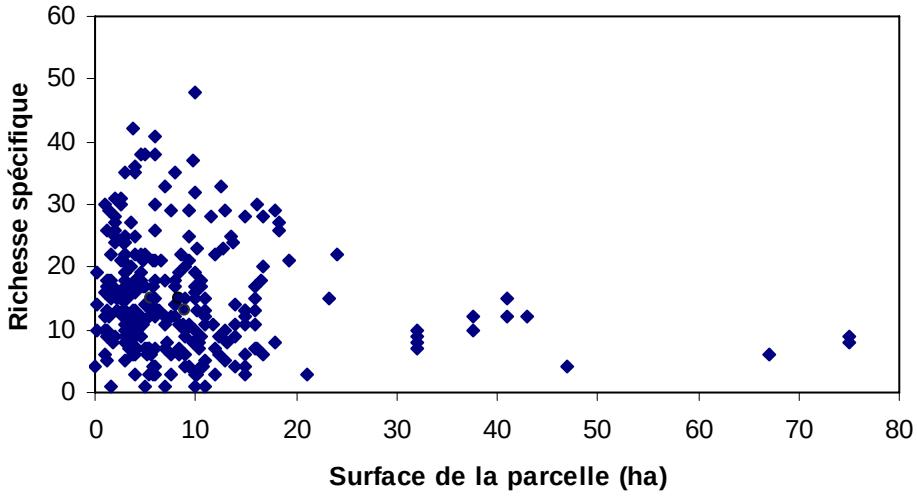


Figure 27. Variations de la richesse spécifique en fonction de la surface des parcelles. Comme, la richesse varie entre type de culture (article I), le cas du maïs seul est présenté ; mais un schéma très similaire est observé avec toutes les cultures analysées une à une.

Plusieurs explications sont possibles pour cette relation. De manière indirecte, la taille des parcelles reflète le degré d'intensification de l'agriculture ou la technicité attendue de l'agriculteur. Avec l'augmentation de la surface des parcelles, le ratio bordures/plein champ diminue, limitant le poids des populations sources dans les bordures par rapport aux populations du centre de la parcelle (voir article XIV).

5.3.4. Conclusion

Les variations spatiales de la diversité observées dans les années 2000 donnent une clef de lecture pour comprendre le déclin de la diversité mesurée depuis 1968 dans la mesure où il est possible de transposer ces variations spatiales aux variations temporelles. Ainsi, le déclin de la diversité végétale associée aux agrosystèmes cultivés serait dû à un double processus d'intensification de l'agriculture dans certaines régions et d'abandon de l'agriculture dans d'autres régions (Petit *et al.*, 2001). Le processus d'intensification de l'agriculture inclut l'augmentation de la taille des parcelles et la disparition des haies à travers les remembrements, l'utilisation accrue des herbicides et l'augmentation de la fertilisation azotée. (2) Le processus d'abandon de l'agriculture s'est souvent réalisé sur les terres les plus pauvres (sols oligotrophes) et la spécialisation des filières a entraîné la régression des systèmes de polyculture élevage et les pratiques souvent plus extensives qui y sont associées.

La place de la biodiversité pose question dans un espace dominé par une logique de production. Les excès de l'agriculture intensive ont été reconnus. Pour autant avec l'augmentation attendue de la demande alimentaire, le maintien d'un niveau de production satisfaisant est nécessaire. La tendance actuelle est donc à la recherche de conciliation entre conservation de la biodiversité et production agricole (Firbank, 2005). La conservation de la biodiversité dans les bordures de champs est parfois avancée comme une solution (Altieri, 1999 ; Marshall & Moonen, 2002), mais peu de données existent à ce jour sur l'organisation de la diversité à l'échelle d'un paysage agricole et en particulier sur la contribution respective des champs et des bordures à la diversité totale d'un paysage. Le point suivant de ce chapitre analyse les patrons de diversité entre plein champ et bords de champ (article XIV) et évalue le rôle des bordures dans la conservation des espèces adventices en déclin (article XIII).

5.4. Variation spatiale de la diversité entre plein champ et bords de champs

5.4.1. Patrons de diversité

Gradient de richesse spécifique

La richesse spécifique moyenne (diversité-α) augmente du plein champ vers la bordure herbacée (Figure 28a). On peut distinguer d'une part, les pleins champs et les bords de champs qui ont une richesse comparable avec en moyenne respectivement 8,7 et 10,4 espèces, et d'autre part, les interfaces et les bordures herbacées, plus riches, avec respectivement 16,7 et 18,9 espèces. On peut directement relier ce gradient croissant de richesse spécifique à un gradient décroissant de l'ensemble des perturbations agricoles pouvant

affecter certaines espèces (désherbage chimique, intensité du travail du sol, amendements NPK, voir en parallèle la Figure 16).

Il n'y a cependant pas de relation simple entre la diversité dans le champ et dans les bordures. Les seules zones où la diversité est corrélée sont le plein champ et le bord de champ (Figure 28b). Ces patrons de variations de la diversité pourraient signifier que l'impact des pratiques culturales ne se manifeste que jusque dans le bord du champ mais plus, ou très peu, au-delà de la limite de la culture (l'étude du gradient de composition floristique (article XIV) et des gradients écologiques aboutissent aux mêmes conclusions, cf. Figure 16, partie 4.2.2.). On aurait aussi pu pensé inversement que l'intensité de la gestion dans la parcelle pouvait avoir un impact jusque dans les bordures herbacées (Marshal & Moonen, 2002) ou que l'intensité de la gestion des bordures suive celle imposée au plein champ. Ce ne sont toutefois pas les mêmes acteurs qui sont chargés de la gestion de ces deux espaces : si les parcelles sont gérées par les agriculteurs, les bordures herbacées sont quelques fois du ressort des DDE qui doivent en assurer la fauche.

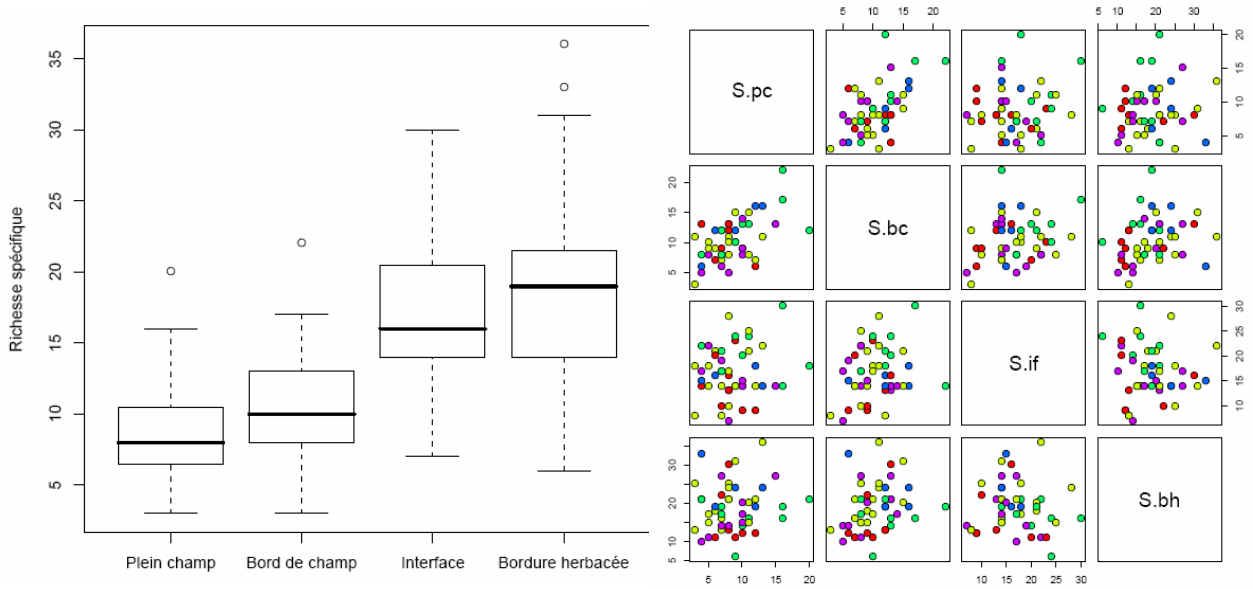


Figure 28. (a) Gradient de richesse spécifique du centre de la parcelle à la bordure (Voir Figure 6 pour la signification des quatre zones). (b) Relations entre la richesse spécifique des différents compartiments : pc (plein champ), bc (bord de champ) ; if (interface) ; bh (bordure herbacée). Seule la relation entre pc et bc est significative (n=47 ; r=0.538 ;P<0.001). Les codes couleurs correspondent aux différentes cultures : jaune = céréale d'hiver ; rouge = betterave ; violet = culture estivale; bleu = céréale de printemps ; vert = colza).

Partitionnement de la diversité à l'échelle du paysage

Dans l'article XIV, nous avons suivi l'approche développée par Lande (1996) qui propose un modèle de partitionnement additif de la diversité définissant la diversité β comme la différence entre la diversité γ et la diversité α : $\beta = \gamma - \alpha$. Ce partitionnement fournit la structure avec laquelle la diversité peut-être mesurée à différents niveaux d'organisations emboîtées, ici, le plein champ et ses couronnes successives : bord de champ, interface et bordure herbacée. L'avantage du partitionnement additif par rapport à l'approche multiplicative traditionnelle (Whitakker, 1960, 1972) est la possibilité d'analyser de multiples échelles spatiales organisées de façon hiérarchique permettant ainsi de révéler quelle échelle a une diversité maximisée. En effet, cette méthode facilite la comparaison entre et à l'intérieur d'un ensemble de données puisque les diversités α, β, γ sont

exprimées dans la même unité (pour plus de détail, voir la section *Matériels et méthodes* de l'article XIV). La diversité totale du système étudié (47 parcelles x 4 zones) est de 154 espèces. La Figure 29 montre que la contribution respective du plein champ, du bord de champ, de l'interface et de la bordure herbacée à la diversité floristique totale à l'échelle d'un paysage agricole est sensiblement de même niveau. En partant de la richesse spécifique moyenne des pleins champs (8,7 espèces), on gagne en moyenne 6 nouvelles espèces en intégrant les bords de champ, 9,2 espèces avec les interfaces et 9,9 espèces avec les bordures herbacées. Cependant, la diversité des flores existantes entre parcelles d'une même culture (+ 64.4 espèces) et entre les parcelles des différentes cultures (+ 55.9 espèces) constitue le plus grand apport d'espèces à l'échelle d'un paysage.

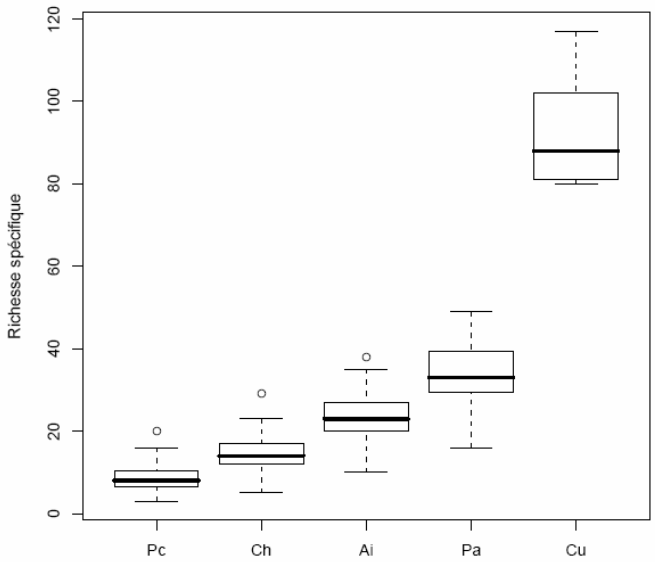


Figure 29. Partitionnement de la richesse spécifique entre les cinq niveaux d'organisation du paysage agricole. Pc=plein champ ; Ch=champ cultivé ; Ai=zone travaillée ; Pa=Parcelle étendue ; Cu=ensemble des parcelles de la zone d'une même culture. N=47 parcelles pour lesquelles l'ensemble des 4 zones a été échantillonné.

Un second modèle a été appliqué en considérant cette fois la diversité β comme la différence de composition moyenne entre les parcelles selon l'indice de dissimilarité de Jaccard (Koleff *et al.*, 2003). Le Tableau 13 montre des patrons opposés entre diversité α et γ d'une part, et β d'autre part. Chacun des pleins champs est pauvre en espèces mais dans le paysage, les pleins champs sont très différents d'une parcelle à l'autre. A l'extrême opposé, les bordures herbacées sont plus riches en espèces localement mais leur composition est aussi plus homogène dans l'espace. Les bords de champs et interfaces montrent des patrons intermédiaires. Cela peut s'expliquer par l'effet 'type de culture' qui maximise la diversité entre parcelles mais dont les effets se manifestent de manière décroissante du plein champ à la bordure herbacée. Moins liées aux effets directs de la culture, les zones de bord de champs et d'interface pourraient cumuler i) une flore directement liée à la culture en place, à une efficacité moins grande du désherbage, à une structure du sol particulière liée à des reprises de travail du sol et ii) une flore résiduelle dépendant de l'historique plus ancien de la parcelle (rotation).

Tableau 13. Comparaison des valeurs moyennes de diversité α, β et γ dans les 4 zones.

	Plein champ (n=82)	Bord de champ (n=82)	Interface (n=66)	Bordure herbacée (n=66)
Diversité α	9,7 +/- 5,3 [a]	10,7 +/- 4,3 [a]	16,7 +/- 6,1 [b]	19,7+/-6,4 [c]
Diversité β	0.87 +/- 0.10 a	0.89 +/- 0.09 b	0.84+/- 0.09 c	0.80+/- 0.09 d
Diversité γ	89	110	122	140

Localement, les bordures ont un rôle important dans la distribution de la richesse à l'échelle du paysage. Souvent démontrées comme importantes pour la faune qui y trouvent des ressources trophiques en plus grande abondance (Marshall & Moonen, 2002), le point suivant vise à déterminer quel est le rôle potentiel des bordures pour la conservation des espèces adventices messicoles rares.

5.4.2. Rôle des bordures dans la conservation des espèces adventices

A l'échelle du réseau BC, 34% des espèces disparues du plein champ entre 1968 et 2006 ont été retrouvées dans les bords de champ (article XIII). Parmi celles-ci, on peut noter la présence de *Bunium bulbocastanum* et *Caucalis platycarpos*, deux espèces inscrites sur la liste rouge des messicoles. On observe que 39% des espèces considérées en régression sont toujours présentes dans un même nombre de parcelle si on tient compte des populations des bordures. Cela concerne également plusieurs espèces messicoles (*Anthemis arvensis*, *Centaurea cyanus*, *Papaver rhoeas*). Cela signifierait en quelque sorte que pour retrouver les mêmes espèces localement, il faut maintenant élargir la surface d'échantillonnage aux bordures (pour certaines espèces) voire au paysage (pour d'autres espèces) ou à la région entière (Fried & Cadet, 2007). En moyenne, les bords de champs maintiennent une plus grande richesse en messicoles (0.984 ; min: 0 ; max 5 contre 0.741 ; min: 0 ; max : 5 dans le champ), mais à un niveau qui reste toutefois deux fois moins important que celui observé dans les pleins champs dans les années 1970 (2.082 ; min: 0 ; max 7).

L'article XIV montre que la zone d'interface, plus que le bord de champ, apparaît comme la zone « idéale » pour conserver les espèces adventices annuelles en déclin et maintenir un certain niveau de diversité dans les zones cultivées. La Figure 16d montre en effet qu'en se concentrant sur le nombre d'espèces annuelles, la richesse spécifique est maximale dans l'interface ; le gradient progressif de richesse observé du plein champ aux bordures herbacées correspond surtout à l'ajout d'espèces vivaces. Comme cela a été démontré par Kleinj & van der Woot (1997), les espèces messicoles en déclin profiteraient dans les interfaces (*field margins*) de conditions écologiques offrant plus de lumière et des milieux trophiques moins riches et avec un niveau de compétition moindre.

La mise en place de mesure de conservation dans les bords de champs se heurte toutefois à la crainte des agriculteurs de voir ces zones constituer des populations sources de mauvaises herbes à l'origine de ré-infestations récurrente dans les parcelles (Marshall & Moonen, 2002). Des expérimentations effectuées dans des parcelles où des mesures de conservation des bordures ont été prises, montrent cependant que l'absence de contrôle de ces zones (fauche, désherbage) n'augmentait pas le nombre d'espèces présentes dans les parcelles adjacentes (Smith *et al.*, 1999). De manière plus générale, notre étude montre que le processus de colonisation

du champ par des espèces des bordures herbacées est faible (colonisation se limitant à l'interface ou au bord du champ) comme cela a également été montré pour d'autres types d'interfaces : pelouses (Dutoit *et al.*, 2007) ou forêts (Devlaeminck *et al.*, 2005.). A l'inverse, ce sont plutôt certaines mauvaises herbes des cultures qui colonisent les milieux voisins (voir article XIV). Pour ces espèces adventices, des travaux restent donc à mener au niveau de la génétique des populations pour mieux documenter les flux de gènes entre populations des bordures et des pleins champs.

En l'absence de données diachroniques sur les bords de champs, on peut toutefois s'interroger sur la pérennité du rôle de refuge de cette zone : est-ce que les différences actuelles observées sont les lambeaux d'un processus de déclin qui à terme touchera également les bordures ? Ou bien est-ce que les bordures ont des caractéristiques à même de constituer un refuge stable ? Comme évoqué précédemment, le meilleur maintien de certaines espèces dans les bordures pourrait s'expliquer par des conditions écologiques offrant plus de lumière et moins d'intensité dans les perturbations (Figure 16, voir aussi article XIII). Les différences de diversité observées actuellement pourraient aussi être le résultat d'un stock de semences initialement plus élevé (pluie de semences plus fréquentes) et/ou s'épuisant plus lentement (Wilson & Aebischer, 1995). La position spatiale des bordures et la fréquentation plus importante des bordures par les animaux (Marshall & Moonen, 2002 ; Mauchline *et al.*, 2005) pourrait également expliquer une recolonisation plus facile de cette zone depuis les bordures d'autres champs ou les champs voisins. Dans tous ces cas de figure, des mesures de conservation concernant les seules bordures pourraient être inefficaces si le déclin de la diversité dans les champs voisins se poursuivait, limitant à terme les échanges de propagules et le brassage génétique nécessaires au maintien des populations.

5.5. Conclusion

L'attention des écologues et des spécialistes de la conservation se sont longtemps focalisés sur le déclin des seules adventices rares (messicoles). Notre étude met en évidence un phénomène de déclin plus généralisé avec une perte de 44% du nombre d'espèces par parcelle et de 67% de la densité, touchant aussi les espèces les plus communes ce qui pourrait entraîner une modification de la fonctionnalité des communautés adventices (diminution de la diversité fonctionnelle, forte régression d'espèces servant de ressources aux oiseaux, déclin des espèces entomogames). Comme le suggèrent Gaston & Fuller (2007), le déclin d'espèces autrefois très communes risque d'entraîner des répercussions au moins aussi significatives que le processus d'homogénéisation biologique pour de nombreuses fonctions et services de l'écosystème touchant potentiellement de nombreuses espèces microbiennes, végétales ou animales. Les espèces répandues et abondantes n'ont pas nécessairement de conséquences directes sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Toutefois, il est difficile de concevoir que de nombreuses espèces ne dépendent pas de ces espèces abondantes et que leur disparition ne puisse se faire sans conséquences.

Conclusions générales & Perspectives

Au-delà de l'intérêt même de la mise en place du réseau et des données issues de *monitoring* de la diversité végétale qui en sont issues, les travaux que nous avons développés durant cette thèse ont montré qu'une analyse approfondie des données collectées par des réseaux pouvait aussi contribuer à fournir à la communauté scientifique des **apports méthodologiques** et des **références écologiques nouvelles**.

Quels apports méthodologiques ?

Les **approches basées sur les traits de vie des espèces** se sont très largement développées au cours de la dernière décennie (Lavorel *et al.*, 1997 ; Lavorel & Garnier, 2002 ; Fukami *et al.*, 2005 ; Violle *et al.*, 2007) et sont encore promises à un essor important (McGill *et al.*, 2006). Si leur utilisation dans le cadre des règles d'assemblage des espèces en communautés n'est pas nouvelle (Keddy, 1992 ; Weiher & Keddy, 1995 ; Diaz *et al.*, 1999a), les approches basées sur l'utilisation des traits ont rarement été appliquées à des données floristiques et écologiques couvrant de grandes échelles spatiales et temporelles. Le développement et la mise à disposition actuelle de bases de données intégrant la végétation, des données climatiques et pédologiques (Gégout *et al.*, 2005) et la compilation, en parallèle, d'informations sur un nombre croissant de traits d'histoire de vie et d'espèces (Poschold *et al.*, 2003 ; Knevel *et al.*, 2005) rendent désormais possible l'analyse directe de la répartition des traits le long de gradients.

Dans cette thèse, nous avons souhaité privilégier la dimension temporelle en utilisant les traits des espèces pour analyser les changements de végétation à long terme. Cela nous a conduit à développer une méthodologie conduite en deux parties : i) contraster un par un les traits des espèces en extension géographique par rapport à celles enregistrant un déclin, ii) analyser la position des espèces en progression et en régression dans l'espace des traits considérés tous ensemble (dans une analyse multivariée). Sans être contradictoires, les deux approches ne conduisent pas aux mêmes résultats. L'avantage de la seconde méthode est qu'elle permet de prendre en compte les corrélations et les compromis (*trade-off*) existant entre traits au sein des espèces (Westoby *et al.*, 2002). Notre étude apporte un éclairage intéressant sur la manière dont une combinaison de traits, potentiellement favorable dans un environnement donné, peut finalement s'avérer défavorable lorsqu'une espèce possède également un seul trait qui confère un désavantage trop important, par exemple face à l'évolution des techniques culturales.

Plus généralement ce type d'approche temporelle pourrait se révéler être le complément nécessaire des études spatiales pour mettre à jour les règles d'assemblages des communautés et intégrer leur dimension historique. L'étude d'une communauté, à partir des seules espèces présentes à un instant donné, peut conduire à sous-estimer le poids d'un filtre qui aurait déjà éliminé toutes les espèces contre-sélectionnées. La possibilité d'**associer des traits de vie à des tendances démographiques** permet de mieux mettre en évidence les traits qui dans un environnement, sont défavorables, neutres et favorables. Pour les milieux où la dynamique

d'évolution n'est pas négligeable, le succès de cette démarche plaiderait en faveur de la constitution de données diachroniques chaque fois que cela est possible (existence d'anciens relevés facilement localisables). Dans le cas des adventices, les jeux de données sont malheureusement rares. La valeur du réseau Biovigilance Flore n'en est que plus appréciable.

Qu'a-t-on appris sur le fonctionnement des communautés adventices ?

L'idée d'appliquer des principes d'Ecologie à l'agrosystème cultivé n'est pas nouvelle (Clements *et al.*, 1994 ; Zimdahl, 1999 ; Mortensen *et al.*, 2000 ; Booth & Swanton, 2002). Leur application concrète reste cependant très rare (voir toutefois Gabriel *et al.* (2006) pour le partitionnement de la diversité dans le paysage ou Smith & Gross (2007) concernant la relation entre diversité des communautés et diversité des rotations). Ce travail de thèse a donc apporté des éléments nouveaux ou synthétiques à cet égard.

(1) Depuis les travaux des phytosociologues (Braun-Blanquet *et al.*, 1936 ; Lacourt, 1977 ; Le Maignan, 1981), aucune connaissance précise sur les variations de la composition et de la diversité des communautés adventices n'était disponible en France et très peu d'études réalisées dans d'autres pays ont couvert des échelles spatiales aussi larges (voir cependant : Hallgren *et al.*, 1999 ; Lososova *et al.*, 2004 ; Glemnitz *et al.*, 2006) et/ou des informations écologiques aussi nombreuses (voir toutefois : Dale *et al.*, 1992) que celles récoltées au cours de cette thèse. A l'aide des données du réseau Biovigilance Flore, nous avons pu clairement identifier quelques règles d'assemblage des communautés adventices, hiérarchiser leur poids et relier en partie les principaux filtres identifiés aux traits de vie des espèces adventices. Ainsi, suivant l'échelle d'étude, 30 à 40 % des variations de la composition des communautés peuvent être expliquées par les techniques culturales et les facteurs pédo-climatiques. Les règles d'assemblage les plus contraignantes sont dans l'ordre décroissant : i) la rotation (culture et précédent cultural), ii) les conditions édaphiques (pH et texture du sol) et iii) les conditions climatiques (précipitation d'une part, le long d'un gradient océanique/continentale et température d'autre part, le long d'un gradient Nord-Sud). Le poids direct des activités humaines prédomine donc sur le poids du milieu physique. A trente années d'intervalles, malgré l'importance des changements de techniques culturales, le déclin prononcé de la richesse spécifique par parcelle ou l'augmentation du ratio généralistes/spécialistes dans les communautés, on retrouve néanmoins la même hiérarchie des facteurs.

(2) En l'espace de trente ans, les communautés adventices ont été marquées par des changements drastiques. A l'échelle de la parcelle cultivée, le renouvellement moyen de la composition spécifique (*turnover*) est de 80% : autrement dit, seule une espèce sur cinq est commune à la même parcelle à trente ans d'intervalle. Au sein des seules espèces majeures, les turnovers floristiques sont 4 à 13 fois plus rapides dans les champs cultivés comparés à ceux observés dans d'autres milieux. Ces fort taux de renouvellement s'expliquent en partie par l'effondrement de la diversité des communautés adventices qui est passé en moyenne de 16.6 à 9.3 espèces (- 44%). Cette réduction du nombre d'espèces par parcelle s'est également traduite par une baisse du nombre d'individus au m² dans les parcelles (- 67%) conduisant à une réduction de la diversité fonctionnelle.

Une part importante des changements de flores identifiés au cours des trente dernières années a pu être attribuée à l'action directe de l'homme. Parmi les principaux facteurs identifiés, on trouve i) les changements de rotation et ii) l'augmentation des apports azotés.

Dans le premier cas, la progression de certaines cultures à l'échelle nationale (colza, tournesol, maïs) a modifié les pressions de sélection (principalement à travers la diversité des herbicides utilisés et des dates de semis) à l'échelle de la rotation et par conséquent à long terme. Face à ces changements, deux types de stratégies apparaissent comme « gagnantes » pour les adventices. D'une part on observe la montée d'espèces spécialisées à une culture. Ainsi, notre travail documente une forte augmentation des espèces spécialistes du colza concomitante à la progression de cette culture (surface multipliée par cinq depuis les années 1970). De même, l'analyse de la flore du tournesol met en exergue une spécialisation fonctionnelle des communautés autour de quelques traits adaptés aux conditions de cette culture. Cet effet est suffisamment important pour qu'à l'échelle régionale de la Côte-d'Or, il explique à lui seul la plupart des rares progressions et de quelques maintiens d'espèces dans un contexte de régression généralisée. D'autre part, les espèces les plus généralistes semblent également avoir tiré profit du processus d'intensification de l'agriculture. Leur amplitude écologique élargie leur a vraisemblablement permis de mieux faire face à des modifications importantes.

Quelles théories d'Ecologie s'appliquent aux communautés adventices ?

La recherche de règles générales en Ecologie des communautés passe d'une part par le développement d'approches quantitatives permettant de trouver des relations générales entre traits des espèces et gradients écologiques (McGill *et al.*, 2006) mais peut-être aussi par l'intégration d'une gamme plus complète de milieux dans les méta-analyses (Diaz *et al.*, 2004, Wright *et al.*, 2004). A cet égard, le milieu cultivé reste le parent pauvre. Dans ce travail, nous montrons que les communautés adventices constituent pourtant un modèle écologique de choix, voire un modèle particulièrement propice pour tester certaines hypothèses reliées notamment à l'impact du régime de perturbations ou plus généralement à la prévisibilité du milieu.

Ainsi, le modèle de la flore adventice a permis de valider à l'échelle des communautés, l'hypothèse selon laquelle les espèces généralistes sont plus aptes à faire face à la stochasticité environnementale que les espèces spécialistes. Mieux, l'amplitude de la niche écologique des espèces semble être un indicateur particulièrement adapté pour prédire le comportement des espèces adventices dans les milieux cultivés. A court terme, bien que les caractéristiques physico-chimiques du sol restent relativement stables d'une année à l'autre, la variation des pratiques associées à chaque culture se succédant au sein de la rotation crée une hétérogénéité temporelle d'une intensité inédite. Le type de culture et les pratiques associées (en particulier, la date de semis et le désherbage) constituent en effet le principal gradient au sein de la flore adventice. Ainsi, les parcelles cultivées pourraient être un des seuls habitats où les pressions de sélection varient de façon aussi marquée d'une année à l'autre. La rotation des cultures offre donc un modèle particulièrement intéressant car se déroulant sur un pas de temps relativement court interférera directement avec la durée de vie des semences dans le sol.

Les communautés adventices se sont également avérées être un modèle de choix pour étudier les règles d'assemblage des espèces en communautés et l'impact des activités humaines. L'étude de la dispersion des traits au sein des communautés est relativement récente (Weiher *et al.*, 1998), en particulier concernant les associations végétales. Alors que beaucoup d'exemples de sur-dispersion de traits ont été démontrés (Cavender-Bares *et al.*, 2004 ; Slingsby & Verboom, 2006), relativement peu d'exemples de sous-dispersion existent dans la littérature (voir toutefois Tofts & Silvertown, 2000 ; Cornwell *et al.*, 2006). Weiher *et al.* (1998) ont montré que sous-dispersion et sur-dispersion de traits pouvaient co-exister au sein d'une même communauté. Concernant le milieu cultivé, les communautés adventices ont la particularité d'être très largement dominées par une seule espèce : la culture. Avec une telle dominance, et du fait de la compétition importante entre adventices et culture (Caussanel, 1989), on pourrait s'attendre à une divergence de traits des espèces subordonnées (les adventices) par rapport à la culture, l'espèce cultivée (*limiting similarity*). Ce patron existe probablement pour certains traits non pris en compte et qui resteraient à déterminer telle que la taille respective des plantes, l'utilisation préférentielle de l'azote sous sa forme nitrique ou ammoniacale ou la phénologie de la croissance. D'autres tels que la nécessaire maturité des graines avant la date de récolte ou une bonne tolérance aux herbicides utilisés contribuent à favoriser un comportement mimétique avec la culture. Nos travaux valident donc plutôt la théorie de l'assemblage des communautés selon laquelle, dans les milieux gouvernés par des filtres environnementaux forts, les espèces formant la communauté présentent une convergence de traits. La sous-dispersion phylogénétique observée dans la distribution des espèces par culture tendrait à montrer qu'une majorité de traits serait plutôt en état de sous-dispersion. Il est donc tentant de penser que dans les communautés adventices, le poids des perturbations joue un rôle largement supérieur à celui de la compétition. Il resterait à présent à valider ces résultats en appliquant des modèles nuls à la distribution des traits pour tester la validité des prédictions.

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

- Un des effets majeurs détectés est la disparition des espèces caractéristiques des milieux pauvres (espèces oligotrophes) au profit d'espèces nitrophiles compétitives adaptées à des milieux plus riches en ressources : ainsi, à l'instar de nombreuses autres communautés prairiales (Aerts *et al.*, 2003) ou forestières (Thimonier *et al.*, 1994), la flore adventice a fortement répondu à l'eutrophisation.
- La disparition plus rapide des espèces spécialistes par rapport aux espèces généralistes mise en évidence pour les adventices des cultures est également un phénomène qui commence à être documenté pour de nombreux taxons dans différents écosystèmes : oiseaux (Julliard *et al.*, 2006), papillons (Kitahara & Fujii, 2005), etc..
- Le processus le plus surprenant est le déclin massif de la diversité spécifique et fonctionnelle, touchant même les espèces communes, observée à l'échelle de la Côte-d'Or en particulier dans les cultures d'hiver (céréales d'hiver, colza). Paradoxalement, certaines adventices continuent de poser de sérieux problèmes agronomiques (graminées résistantes aux herbicides : *Alopecurus myosuroides*, espèces

envahissantes mal contrôlées par le panel d'herbicides disponibles : *Ambrosia artemisiifolia*, *Cyperus esculentus*). Cela justifie pleinement l'intérêt d'un suivi de la flore adventice tel que réalisé par le réseau Biovigilance Flore, tant pour le suivi de la biodiversité que pour l'analyse des risques phytosanitaires qui en découlent.

Perspectives

Les conclusions de nos travaux ouvrent des perspectives sur des aspects fondamentaux et des aspects plus appliqués à l'exploitation des réseaux d'observations.

La distinction opérée dans cette thèse entre les approches basées sur les traits de vie des espèces d'une part et leur niche écologique d'autre part reflète le cloisonnement actuel des champs disciplinaires au sein de l'Ecologie des communautés. Cette distinction est cependant artificielle (McGill *et al.*, 2006). Des perspectives réunificatrices de ces deux aspects peuvent être proposées. La comparaison des traits entre généralistes et spécialistes devrait contribuer à dégager quelles sont les caractéristiques nécessaires à une espèce pour être ou demeurer généraliste. On peut par exemple faire l'hypothèse que les espèces spécialistes disperseront peu, alors que les généralistes qui ont plus de chance de trouver des sites favorables (ou pas trop défavorables), prennent moins de risques en dispersant leur semences.

Dans nos travaux, nous avons mesuré la niche écologique et la spécialisation des espèces à l'habitat par rapport à la distribution observée des espèces. Ce faisant, on se limite à la niche réalisée des organismes. En définissant la spécialisation par rapport aux traits des espèces on pourrait estimer la niche potentielle.

Du fait de la nature des données disponibles, ce travail a surtout permis de détailler l'impact des filtres environnementaux. Il resterait encore à explorer le poids des filtres de coexistence et des filtres de dispersion. Dans le premier cas, il serait nécessaire de mettre en place des communautés expérimentales et de mesurer des traits de réponse (*sensu* Violle *et al.*, 2007) de quelques adventices représentatives face à la compétition avec différentes cultures et/ou structure de communautés adventices variant par leur abondance ou leur diversité fonctionnelle. Les filtres de dispersion sont de plusieurs natures : à une échelle régionale, ils correspondent aux contraintes de migration qui ont abouti à la différenciation de plusieurs pools d'espèces régionales. Ce filtre a eu un poids historiquement important (il est à l'origine des distributions actuelles) ; mais comme le montrent nos analyses, il a maintenant peu de poids face aux filtres environnementaux. A une échelle plus fine (paysage), les filtres de dispersion sont à mettre en relation avec la structure du paysage et les capacités de dispersion des espèces. Ainsi, la poursuite des analyses des données récoltées sur la plateforme de Fénay devrait permettre d'analyser plus en détails les patrons de distribution des espèces en fonction i) de l'hétérogénéité locale du paysage et ii) des traits des espèces.

Concernant l'exploitation des données du réseau Biovigilance Flore, plusieurs pistes restent à explorer et plusieurs sorties à concrétiser.

(1) L'accumulation sans précédent de données écologiques et floristiques sur la flore adventice devrait permettre de calibrer les valeurs indicatrices d'Ellenberg en les adaptant d'une part à la France et d'autre part aux champs cultivés. Il serait également souhaitable de connecter les données du réseau BF à d'autres bases de données, i) soit concernant d'autres milieux, e.g. ECOPLANT (Gégout *et al.*, 2005), pour tester la généricité des théories d'Ecologie dans différents écosystèmes, ii) soit concernant les adventices à l'échelle européenne ou mondiale. Dans ce second cas, une méta-analyse de la co-occurrence des espèces ou des traits devrait permettre d'améliorer par exemple les prédictions concernant les risques d'envahissement par de nouvelles espèces encore étrangères.

(2) L'accumulation de données sur la flore ouvre des perspectives assez immédiates. Nous avons montré qu'en dépit d'un bruit de fond important, les variations de la flore à 30 années d'intervalles pouvaient être reliées aux variations du milieu sur cette même période. La constitution de série temporelle continue de données devra permettre d'analyser de manière beaucoup plus fine la trajectoire de la composition des communautés en fonction des pratiques culturales. Mieux, en affinant la date possible d'origine des tendances observées et en précisant les zones concernées, on pourra plus aisément relier des changements biologiques à des changements de pratiques, ouvrant la possibilité de définir les conditions d'une agriculture plus respectueuse de la biodiversité des espèces du milieu cultivé.

Enfin, l'extension du suivi à d'autres organismes (oiseaux, insectes, pathogènes) sur les mêmes parcelles pourrait amener le réseau Biovigilance à servir de base à l'analyse conjointe des relations entre communautés végétales, animales et/ou microbiennes au sein de l'agrosystème cultivé.

Références bibliographiques

Aboucaya, A.., Jauzein, P., Vinciguerra, L., Virevaire, M., 2000. Plan National d'Action pour la conservation des plantes messicoles. Rapport final. Ed. Direction de la Nature et des Paysages, Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'environnement.

Adler, P.B., 2004. Neutral models fail to reproduce observed species-time and species-area relationships in Kansas grasslands. *Ecology* 85 :1265-1272.

Aebischer, N.J., 1991. Twenty years of monitoring invertebrates and weeds in cereal fields in Sussex. In : The ecology of temperate cereal fields (Eds Firbank, L.G,. Carter, N., Darbyshire, J.F., Potts, G.R.), 305-331. Biackwell Scientific Publications, Oxford, UK.

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

Agreste, 2001. Fertilisation azotée minérale : assagissement à la fin des années 80. *Agreste Cahiers* 2 : 3-10.

Alard, D., Hubert, D., Balent, G., Stagnara, M., 2006. Patrons d'associations interspécifiques dans des communautés végétales du Causse du Larzac : 25 années de dynamique des règles d'assemblages. *ECOVEG, Symposium "Ecologie des Communautés végétales"*, Avignon, France.

Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P., Walker, S., 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12 : 8-17.

Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 : 19-31.

Anderson, R.C., Schwegman, J.E., Anderson, M.R., 2000. Micro-Scale Restoration : a 25-Year History of a Southern Illinois Barrens. *Restoration Ecology* 8 : 296-306.

Andersson, T.N., Milberg, P., 1998. Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. *Weed Science* 46 : 30-38.

Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology* 33 : 619-626.

Andrewartha, H.G., Birch, L.C., 1954. The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Aymonin, G., 1965. Origines présumées et disparition progressive des adventices messicoles calcicoles en France. *Colloque sur la biologie des mauvaises herbes, INA-PG*. Grignon, France.

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 & Environment* 115 : 43-50.

Baker, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5 : 1-24.

Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D., Gilliam, F.S., Schwartz, M.W., 1999. Terrestrial Plant Ecology. 3rd edition. Benjamin/Cummings, Menlo Park, USA.

Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. *Vème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes*. Dijon, France, 59-68.

Barralis, G., 1977. Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. INRA-AFPP, Paris, France.

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

Barralis, G., Chadoeuf, R., 1988. Relations entre flore potentielle et flore réelle des champs cultivés. *VIIIème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes*. Dijon, France, 43-52.

Bayer, 1992. Important Crops of the world and their weeds. 2nd ed. Bayer, Leverkusen, Deutschland.
Bazzaz, F.A., 1996. Plants in changing environments. Linking physiological, population and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86 : 402-416.
Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q.P., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* 39 : 673-687.
Bewley, J.D., Black, M., 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination, Part 2. Viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag, Berlin, Deutschland.
Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., 1998. The anatomy of the interspecific abundance-range size relationship for the British avifauna: II. Temporal dynamics. *Ecology Letters* 1 : 47-55.
Boecken, B., Shachak, M., 1998. The dynamics of abundance and incidence of annual plant species richness during colonization in a desert. *Ecography* 21 : 63-73.
Booth, B.D., Larson, D.W., 1999. Impact of language, history and choice of system on the study of assembly rules. In : Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats (Eds Weiher, E., Keddy, P.A), 206-227. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
Booth, B.D., Murphy, S.D., Swanton, C.J., 2003. Weed ecology in natural and agricultural systems. Cabi Publishing, Cambridge, USA.
Booth, B.D., Swanton, C.J., 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50 : 2-13.
Botta-Ducat., Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16 : 533-540.
Bowers, M.A., Harris, L.C., 1994. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental-change. *Ecological Modelling* 72 : 251-273.
Braun-Blanquet, J., Gajewski, W., Wraber, M., Walas, J., 1936. Prodrome des groupements végétaux. 3. Classe des Rudereto-Secalinetales. Centre National de Recherche Scientifique, Montpellier, France.
Breton, R., 1956. Recherches phytosociologiques dans la région de Dijon. *Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique* 7 A : 349-443 ; 561-641.
Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124 : 255-279.
Brown, J.H., Kodric-Brown, A., 1977. Turnover rates in insular biogeography : effect of immigration on extinction. *Ecology* 58 : 445-449.
Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Rühling, Å., Tyler, G., 1997. Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. *Journal of Vegetation Science* 8 : 329–336.
Buchmann, S.L., Nabhan, G.P., 1996. The Forgotten Pollinators. Island Press, Washington, USA.
Cambecedes, J., Gire, L., Leblond, N., 2005. Pour la sauvegarde des plantes messicoles en Midi-Pyrénées : premiers résultats du plan d'action régional. *Isatis* 5 :1-11.
Carbiener, R., Trémolières, M., Mercier, J.L., Ortscheit, A, 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Plant Ecology* 86 : 71-88.
Caussanel, J.P., 1989. Nuisibilité et seuil de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence bispécifique. *Agronomie* 9 : 219-240.
Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A., Bazzaz, F.A., 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163 : 823-843.

Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C., Shrubb, M., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 37 : 771-788.

Channell, R., Lomolino, M.V., 2000a. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature* 403 : 84-86.

Channell, R,. Lomolino, M.V., 2000b. Trajectories to extinction : spatial dynamics of the contraction of geographical ranges. *Journal of Biogeography* 27 : 169-179.

Chase, J.M., 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19 : 182-186.

Chauvel, B., Dessaint, F., Lonchamp, J., Gasquez, J., 2005. Cinq élues et des candidates : enquête sur les mauvaises herbes envahissantes en grandes cultures en France. *Phytoma-LDV* 578 : 16-20.

Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C., Bretagnolle, F., 2006. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* 33 : 665-673.

Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7 : 241-253.

Chave, J., Muller-Landau, H.C., Levin, S.A., 2002. Comparing classical community models; theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159 : 1-22.

Chesson, P.L., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 : 343-366.

Clark, J.S., McLachlan, J.S., 2003. Stability of forest biodiversity. *Nature* 423 : 635-638.

Clements, D.R., Weise, S.F., Swanton, C.J., 1994. Integrated weed management and weed species diversity. *Phytopprotection* 75 : 1-18.

Clements, F.E., 1916. Plant succession, 242. Carnegie Institute Washington Publication, Washington, USA.

Collins, S.L., Glenn, S.M., 1990. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. *American Naturalist* 135 : 633-648.

Collins, S.L., Glenn, S.M., 1997. Effects of organismal and distance scaling on analysis of species distribution and abundance. *Ecological Applications* 7 : 543-551.

Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G.Jr, Chave, J., Terborgh, J,. Foster, R.B., Núñez, V.P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E., Hubbell, S.P., 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295 : 666-669.

Connor, E.F., Simberloff, D., 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60 : 1132-1140.

Conti, M.E., Cecchetti G., 2001. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment--a review. *Environmental Pollution* 114 : 471-92.

Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87 : 1465-1471.

Coste, H., 1937. Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. 3 vols, Librairie des Sciences et des Arts, Paris, France.

Cousens, R., Mortimer, M., 1995. Dynamics of Weed Populations. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Cox, C.B., Moore, P.D., 1985. Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach, 4th edn. Blackwell Scientic Publications, Oxford, UK.

Cunningham, S., Summerhayes, B., Westoby, M., 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs* 69 : 569-588.

Dale, M.R.T., Thomas, A.G., John, E.A., 1992. Environmental factors including management practices as correlates of weed community composition in spring seeded crops. *Canadian Journal of Botany* 70 : 1931-1939.

Darmency, H., Gasquez, J., 1990. Résistance aux herbicides chez les mauvaises herbes. *Agronomie* 6 : 457-472.

Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V., Thomas, G.H., Ross, S.G., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Owens, I.P.F., Gaston, K.J., 2006. Human impacts and the global distribution of extinction risk. *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* 273 : 2127-2133.

Davis, M.A., Pergl, J., Truscott, A.M., Kollmann, J., Bakker, J.P., Domenech, R., Prach, K., Prieur-Richard, A.H., Veeneklaas, R.M., Pysek, P., del Moral, R., Hobbs, R.J., Collins, S.L., Pickett, S.T.A., Reich, P.B., 2005. Vegetation change : a reunifying concept in plant ecology *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7 : 69-76.

Debaeke, P., 1988. Dynamique de quelques dicotylédones adventices en culture de céréales. I. Relation flore levée-stock semencier. *Weed Research* 28 : 251-263.

Debaeke, P., Orlando, D., 1994. Simplification du travail du sol et évolution de la flore adventice : conséquences pour le désherbage à l'échelle de la rotation. In : Simplification du travail du sol, Les Colloques N°65 (Eds Monnier, G., Thévenet, G., Lesaffre, B.), 35-62. INRA Editions, Paris, France.

Delcourt & Delcourt, 1987. Long Term Forest Dynamics of the Temperate Zone : Ecological Studies 63. Springer-Verlag, New York, USA.

De Leo, G.A., Focardi, S., Gatto, M., Cattadori, I.M., 2004. The decline of the grey partridge in Europe : comparing demographies in traditional and modern agricultural landscapes. *Ecological Modelling* 177 : 313-335.

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

Derksen, D.A., 1996. Weed community ecology : tedious sampling or relevant science ? A Canadian perspective. *Phytoprotection* 77 : 29-39.

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

Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., Jiguet, F., 2007. Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. Conservation Biology 21: 741-751

Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005. Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107 : 57-64

Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Ecology and evolution of communities (Eds Cody, M.L., Diamond, J.M.), 342-444. Harvard University Press, Cambridge, USA.

Diaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8 : 463-474.

Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1999a. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In:. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats (Eds Weiher, E., Keddy, P. A.), 338-362. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Diaz, S., Cabido, M., Zak, M., Martinez Carretero, E., Aranibar, J., 1999b. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10 : 651-660.

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K, Cabido, M, Cornelissen, J.H.C, Jalili, A, Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F.,Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15 : 295-304.

Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology* 4 : 493–506.

Diekmann, M., Dupré, C., 1997. Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science* 8 : 855-864.

Diekmann, M., Lawesson, J.E., 1999. Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern Central to North Europe. *Folia Geobotanica* 34 : 127-141.

Dolédec, S., Chessel, D., terBraak, C.J.F., Champély, S., 1996. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3 : 143–166.

Dolédec, S., Chessel, D., Gimaret-Carpentier, C., 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81 : 2914–2927.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monograph* 67 : 345-366.

Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.C., Wright, S.J., 2002. Beta Diversity in Tropical Forests. *Science* 295 : 636-637.

Durrer, S., Schmid-Hempel, P., 1995. Parasites and the regional distribution of bumblebee species. *Ecography* 18 : 114-122.

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 effects? *Acta Oecologica* 31, 127–136.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. *Scripta Geobotanica* 18 : 1-248.

Elton, C.S., 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. Methuen and Co., London, UK.

Fargione, J., Brown, C.S., Tilman, D., 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 : 8916-920.

Firbank, L.G., 2005. Striking a new balance between agricultural production and biodiversity. *Annals of Applied Biology* 146 : 163-175.

Foster, B.L., Tilman, D., 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146 : 1-10.

Fournier, P., 1936. Les quatre flores de la France. Eds. Lechevalier, Paris, France.

François, L., 1929. Les semences des plantes adventices dans les céréales. *Annales Agronomiques*, 176-193.

Fridley, J.D., Vandermast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, M., Peet, R.K., 2007. Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology* 95 : 707-722.

Fried, G., sous presse. Atlas de la flore messicole d'Alsace. Société Botanique d'Alsace, Strasbourg, France.

Fried, G., Cadet, E., 2007. Le lieu-dit « Beuchail » à Fleurey-sur-Ouche (21) : un site remarquable pour la flore messicole. *Le Monde des Plantes* 493 : 19-23.

Frouz, J., 1999. Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 : 167-186.

Fukami, T., Bezemer, T. M., Mortimer, S. R.,van der Putten, W. H., 2005. Species divergence and trait convergence in an experimental community assembly. *Ecology Letters* 8 :1283–1290.

Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R., Carter, N., 1995. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9 : 1425-1441.

Futuyma, D.J., Moreno, G., 1988. The evolution of ecological specialisation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19 : 207-233.
Gabriel, D., Roschewitz, I., Tscharntke, T., Thies, C., 2006. Beta diversity at different spatial scales: Plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications* 16 : 2011-2021.
Gabriel, D., Thies, C., Tscharntke, T., 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 7 : 85-93.
Gabriel, D., Tscharntke, T., 2007. Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118 : 43-48
Gasquez, J., 1996. Etat de la résistance aux herbicides en France. *Xème Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes*. Dijon, France, 173-180.
Gasquez, J., 2005. Les adventices, composante inhérente des cultures. In : Livre Blanc « Gestion Responsable des Herbicides Céréales» (Ed. Bayer Crop Science), 9-15.Lyon, France.
Gaston, K.J., Blackburn, T.M., 1996. Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology* 65 : 701-714.
Gaston, K.J. Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.M., Lawton, J.H., 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology* 37 : 39-59.
Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Klein Goldewijk, K., 2003. Habitat conversion and global avian biodiversity loss. Proceedings of the Royal Society, London B, 270, 1293-3000.
Gaston, K.J., Chown, S.T., 2005. Neutrality and the niche. *Functional Ecology* 19 : 1-6.
Gaston, K.J., Fuller, R.A., 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography* 31 : 213-225.
Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16 : 257-260.
Gibson, D.J., Adams, E.D., Ely, J.S., Gustafson, D.J., McEwen, D., Evans, T.R., 2000. Eighteen years of herbaceous layer recovery of a recreation area in a mesic forest. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127 : 230-239.
Gilbert, B.M., Lechowicz, J., 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 : 7651-7656.
Gitay, H., Noble, I.R., 1997. What are functional type and how should we seek them? In: Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change (Eds Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I.), 3-19. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
Gitay, H., Noble I.R., Connell J.H., 1999. Deriving functional types for rain-forest trees *Journal of Vegetation Science* 10 : 641-650.
Glemnitz, M., Radics, L., Hoffmann, J., Czimber, G., 2006. Weed species richness and species composition of different arable field types - A comparative analysis along a climate gradient from South to North Europe. *Journal of Plant Diseases and Protection* 20 : 577-586.
Godinho, I., 1984. Les définitions d' "adventice" et de "mauvaise herbe". *Weed Research* 24 : 121-125.
Gotelli, N.J., 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81 : 2606-2621.
Gotelli, N.J., Rohde, K., 2002. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters* 5 : 86-94.
Gotelli, N.J., Simberlo., D., 1987. The distribution and abundance of tallgrass prairie plants : a test of the core-satellite hypothesis. *American Naturalist* 130 : 18-35.
Gotelli, N.J., Taylor, C.M., 1999. Testing macroecology models with stream-fish assemblages. *Evolutionary Ecology Research* 1 : 847-858.
Goudie, A., 2000. The Human Impact on the Natural Environment, 5th ed. MIT Press, Cambridge, USA.
Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9 : 399-409.

Gregory, R.D., Noble, D.G., Custance, J., 2004. The state of play of farmland birds: population trends and conservation status of lowland farmland birds in the United Kingdom. *Ibis* 146 : 1-13.

Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250 : 26-31.

Grime, J.P., 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties, 2nd ed. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, UK.

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P.,. Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H, Hodkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J.,. Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., Whitehouse, J., 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79 : 259-281.

Grinnell, J., 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented. *University of California Publications in Zoology* 12 : 51-294.

Grundy, A.C., Froud-Williams, R.J., Boatman, N.D., 1995. Maternal effects in progeny of field pansy (Viola arvensis) subjected to different herbicide and nitrogen rates. *Annals of Applied Biology* 127 : 343-352.

Gusewell, S., Bailey, K.M., Roem, W.J., Bedford, B.L., 2005. Nutrient limitation and botanical diversity in wetlands: Can fertilisation raise species richness? *Oikos* 109, 71-80.

Haas, H., Streibig, J.C., 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. In : Herbicide resistance in Plants (Eds LeBaron, H.M., Gressel, J.), 57-79. John Wiley & Sons; New York, USA.

Haeck, J., Hengeveld, R., 1981. Changes in the occurrences of dutch plant species in relation to geographical range. *Biological Conservation* 19 : 189-197.

Hallgren, E., Palmer, M.W., Milberg, P., 1999. Data diving with cross-validation: an investigation of broad-scale gradients in Swedish weed communities. *Journal of Ecology* 87 : 1037-1051.

Hanski, I., Kouki, J., Halkka, A., 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives (Eds Ricklefs, R. E., Schluter, D.), 108-116. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Hardy, O.J., Sonke, B., 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management* 197 : 191-202.

Hobbs, R.J., 1997. Can we use plant functional types to describe and predict responses to environmental change ? In: Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change (Eds. Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I.), 66-90. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Holland, J.M., Hutchison, M.A.S., Smith, B., Aebischer, N.J., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Annals of Applied Biology* 148 : 49-71.

Holm, L., Pancho, J.V., Herberger, J.P., Plucknett, D.L., 1979. A Geographical Atlas of World Weeds, 320. John Wiley & Sons, New York, USA.

Holt, R.D., 1985. Population-dynamics in 2-patch environment : some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology* 28 : 181-208.

Holzner, W., 1978. Weed species and weed communities. *Vegetatio* 38 : 13-20.

Hooper, D.U., Vitousek, P.M., 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68 : 121-149.

Hubbell, S.P., 2001. The unified theory of biogeography and biodiversity. Princeton University Press, Princeton, USA.

Hubbell, S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19 : 166-172.

Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S., Wechsler, B., Condit, R., Harms, K., Wright, S.J., Loo de Lau, S., 1999. Light gaps, recruitment limitation and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283 : 554–557.

Hüppe, J., Hofmeister, H., 1990. Syntaxonomische Fassung und Übersicht über die Ackerunkrautgesellschaften der Bundesrepublik Deutschland. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 2 : 61-81.

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22 : 415-427.

Jauffret,, S., Lavorel, S., 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* 14 : 399-408.

Jauzein, P., 1997. La notion de messicole. Tentative de définition et de classification. *Le Monde des Plantes* 458 : 19-23.

Jauzein, P., 1998. Bilan des espèces naturalisées en France méditerranéenne. In Symposium méditerranéen EWRS : Comptes rendus. ENSAM Montpellier. VIe Symp. Médit.EWRS, Montpellier, 1988/05/13-15.

Jauzein, P., 2001a. Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. *Dossier de l'environnement de l'INRA* 21 : 43-64.

Jauzein, P., 2001b. L'appauvrissement floristique des champs cultivés. *Dossier de l'environnement de l'INRA*. 21 : 65-78.

Jauzein, P., Vacher, C., Blondlot, A., Citron, G., 2000. Les bromes en extension dans les céréales. *Perspectives Agricoles* 259 : 82-92.

Jiguet, F., Gadot, A.S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13 : 1672-1684.

Johnson, C.N., 1998. Rarity in the tropics : latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals. *Journal of Animal Ecology* 67 : 689-698.

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet. D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9 : 1237-1244.

Julliard, R., Jiguet, F., Couvet, D., 2003. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10 : 148-154.

Kadmon, R., Pulliam, H.R., 1995. Effects of isolation, logging and dispersal on woody-species richness of islands. *Vegetatio* 116 : 63-68.

Kadmon, R., Schmida, A., 1990. Spatiotemporal demographic processes in plant populations: an approach and case study. *American Naturalist* 135 : 382-397.

Kahmen, S., Poschlod, P., 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science* 15 : 21-32.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3 : 157-164.

Keddy, P.A., Weiher, E., 1999. Introduction. In: Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats (Ed. Weiher, E., Keddy, P. A.). Cambridge University. Press, Cambridge, UK.

Kelt, D.A., Taper, M.L., Meserve, P.L., 1995. Assessing the impact of competition on community assembly - a case-study using small mammals. *Ecology* 76 : 1283-1296.

Kemp, W.P., 1992. Rangeland grasshopper (Orthoptera: acrididae) community structure : a working hypothesis. *Environmental Entomology* 21 : 461-470.

Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D., P. Reich, 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417 : 636-638.

Kitahara, M., Fujii, K., 2005. Analysis and understanding of butterfly community composition based on multivariate approaches and the concept of generalist/specialist strategies. *Entomological Science* 8 :137-149.

Kleinj, D., van der Voort, L.A.C., 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation* 81 : 57-67.
Knevel, I.C., Bekker, R.M., Kunzmann, D., Stadler, M., Thompson, K., (Eds) 2005. The LEDA Traitbase – collecting and measuring standards of life-history traits of the Northwest European flora. University of Groningen, Groningen, NL.
Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology* 72 : 367-382.
Korb, J.E., Ranker, T.A., 2001. Changes in stand composition and structure between 1981 and 1996 in four Front Range plant communities in Colorado. *Plant Ecology* 157 : 1-11.
Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M., 1999. The second silent spring? *Nature* 400 : 611-612.
Kropac, Z., Hadac, E., Hejny, S., 1971. Some remarks on the synecological and Syntaxonomic Problems of Weed Plant Communities. *Preslia* 43 : 139-153.
Lacourt, J., 1977. Essai de synthèse sur les syntaxons commensaux des cultures d'Europe. Thèse de 3ème cycle. Université de Paris Sud. Centre d'Orsay.
Lande R., 1996. Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos* 76, 5-13.
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., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends In Ecology & Evolution* 12 : 474-478.
Lawton, J.H., 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8 : 409-413.
Lawton, J.H., 1995. Population dynamic principles. In : Extinction Rates (eds Lawton, J.H., May, R.M.), 147-163. Oxford University Press, Oxford, UK.
Le Maignan, I.,1981. Contributions à l'étude des groupements de mauvaises herbes des cultures françaises. Aspects synsystématiques et biologiques. Thèse de docteur de 3ème cycle, Université de Paris-Sud, Orsay, France.
Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70 : 966-979.
Leroi, A.M., Lenski, R.E., Bennett, A.F., 1994. Evolutionary Adaptation to Temperature. III. Adaptation of Escherichia coli to a Temporally Varying Environment. *Evolution* 48 : 1222-1229.
Levins, R., 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and adaptive function. *American Naturalist* 96 : 361-373.
Levins, R., 1968. Evolution in Changing Environments. Princeton University Press, Princeton, USA
Liebman, M., 1989. Effects of nitrogen fertilizer, irrigation, and crop genotype on canopy relations and yields on an intercrop/weed mixture. *Field Crops Research* 22 : 83-100.
Linusson, A.C., Berlin, G.A.I., Olsson, E.G.A., 1998. Reduced community diversity in semi-natural meadows in southern Sweden, 1965-1990. *Plant Ecology* 136: 77-94.
Lockwood, J.L., Brooks, T.M., McKinney, M.L., 2000. Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Animal Conservation* 3: 27-35.
Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, Ph., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107 : 433-438.
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.
Loudyi, M.C., Godron, M., El Khyari, D., 1995. Influence des variables écologiques sur la distribution des mauvaises herbes des cultures du Saïs (Maroc central). *Weed Research* 35 : 225-240.
McArthur, R.H., 1972. Geographical Ecology. Harper & Row, New York, USA.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21 : 178-185 .

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10 : 621-630.

McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14 : 450-453.

Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 : 689-710.

Mahn, E.G., 1988. Structural changes of weed communities and populations. *Vegetatio* 58 : 79-85.

Maillet, J., 1993. Nouvelles pratiques culturales et nouvelles mauvaises herbes. *Conservatoire botanique national de Gap-Charence : Actes du colloque « Faut-il sauver les mauvaises herbes ? »*, Gap, France, 33-40.

Maillet J., 1996. Les invasions biologiques. Cas des mauvaises herbes de nos cultures. *Phytoma-LDV* 484 : 17-20.

Maillet, J., Lopez-Garcia, C. 1999. What criteria are relevant for predicting the invasive capacity of a new agricultural weed? The case of invasive American species in France. *Weed Research* 40 : 11-26.

Mamarot J., Rodriguez A., 2003. Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures (1ère ed.). ACTA, Paris, France.

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., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R., Ward, L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research* 43 : 77-89.

Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89, 5–21.

Marty, J.R., Perny, R.A., Hilaire, A., Rellier, J.P., 1980. Evolution de la flore adventice des cultures d'été, irriguées ou non, appartenant à différentes rotations culturales. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 63 : 746-756.

Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277 : 504-509.

Mauchline, A.L., Watson, S.J., Brown, V.K., Froud-Williams, R.J., 2005. Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research* 45 : 157-164.

May, R.M., 1990. How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 330 : 293-304.

Mila, L., 1942. *Les cultures oléagineuses*. Edition Flammarion, Paris, France.

Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., DIckie, J.B., Smith, R., Leishman, M., Mayfield, M.M., Pitman, A., Wood, J.T., Westoby, M., 2007. Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography* 16, 109–116.

Montégut, J., Jauzein, P., 1981. Les ombéllifères : distribution des espèces nuisibles et problèmes posés. *11ème conférence du Columa. Journées d'études sur le désherbage*, Versailles, France, 1 : 195-203.

Morin, P.J., 1999. Community Ecology. Blackwell Science, Malden, USA.

Mortensen, D.A., Bastiaans, L., Sattin, M., 2000. The role of ecology in the development of weed management systems: an outlook. *Weed Research* 40 : 49-62.

Mucina, L., 1993. Stellarietea Mediae. In: Die Pflanzengesellschaften Österreichs, Teil I. Anthropogene Vegetation. (Eds Mucina, L., Grabherr, G., Ellmauer, T.), 110-168. Gustav Fischer Verlag, Jena, Deutschland.

Murphy, C.E., Lemerle, D., 2006. Continuous cropping systems and weed selection. *Euphytica* 148 : 61–73.

Murphy, M.T., 2003. Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *The Auk* 120 : 20-34.
Murray, B.R., Fonseca, C.R., Westoby, M., 1998. The macroecology of Australian frogs. *Journal of Animal Ecology* 67 : 567-579.
Nathan, R., Safriel, U.N., Shirihai, H., 1996. Extinction and vulnerability to extinction at distribution peripheries: an analysis of the Israeli breeding avifauna. *Israel Journal of Zoology* 42 : 361-383.
Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146 : 579-600.
Nilsson, A.N., Elmberg, J., Sjöberg, K., 1994. Abundance and species richness patterns of predaceous diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) in Swedish lakes. *Journal of Biogeography* 21 : 197-206.
Obeso, J.R., 1992. Geographic distribution and community structure of bumblebees in the northern Iberian peninsula. *Oecologia* 89 : 244-252.
Olden, J.D., Poff, N.L., 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* 162 : 442-460.
Olden, J.D., Poff, N.L., 2004 Ecological mechanisms driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology* 85 : 1867-1875.
Olden, J.D., Rooney., T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15 : 113-120.
Orlando, D., Labalette, V., Barralis, G., Mamarot, J., Gouet, J.P., Foessel, P., Leterrier, J.L., 1992. Résultat d'une enquête floristique réalisée dans les parcelles témoin des essais désherbage. *ANPP - 15ème Conférence COLUMA - Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.* Versailles, France, 503-518.
Owen, M.D.K., Zelaya, I.A., 2005. Herbicide-resistant crops and weed resistance to herbicides. *Pesticide Management Science* 61 : 301-311.
Parrish, J.A.D., Bazzaz, F.A., 1985. Ontogenetic niche shifts inold-field annuals. *Ecology* 66 : 1296-1302.
Pausas, J.G., 2003. The effect of landscape pattern on Mediterranean vegetation dynamics: A modelling approach using functional types *Journal of Vegetation Science* 14 : 365-374.
Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5 : 402-411.
Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9 : 741-758.
Petit, S., Firbank, L., Wyatt, B., Howard, D., 2001. MIRABEL : Models for Integrated Review and Assessment of Biodiversity in European Landscapes. *Ambio* 30 : 81-88.
Pettersson, R.B., 1997. Lichens, invertebrates and birds in spruce canopies : impacts of forestry. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* : *Silvestria* 16.
Pielou, D.P., Pielou, E.C., 1968. Association among species of infrequent occurrence - Insect and spider fauna of Polyporus betulinus (Bulliard) Fries. *Journal of Theoretical Biology* 21 : 202.
Pimm, L., Russell, G.J., Gittleman, J.L., Brooks, T., 1995. The Future of Biodiversity. *Science* 269 : 347.
Pollard, E., Moss, D., Yates, T.J., 1995. Population trends of common British butterflies at monitored sites. *Journal of Applied Ecology* 32 : 9-16.
Poschlod, P., Kleyer, M., Jackel, A.-K., Dannemann, A., Tackenberg, O., 2003. BIOPOP – a database of plant traits and internet application for nature conservation. *Folia Geobotanica* 38: 263-271 (http://www.uni-oldenburg.de/landeco/Projects/biopop/biopop_en.htm)
Potts, M.D., Ashton, M.S., Kaufman, L.S., Plotkin, J.B., 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwestern Borneo. *Ecology* 83 : 2782-2797.
Povey, F.D., Smith, H., Watt, T.A., 1993. Predation of annual grass weed seeds in arable field margins. *Annals of Applied Biology* 122 : 323-328.
Prieur-Richard, A.H., Lavorel, S., 2000. Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* 25 : 1-7.

Pulliam, H.R., 1996. Sources and sinks : empirical evidence and population consequences. In: Population Dynamics in Ecological Space and Time (Eds Rhodes, O.E.Jr, Chesser, R.K., Smith, M.H.). University of Chicago Press, Chicago, USA.

Pulliam, H.R., Danielson, B.J., 1991. Sources, sinks and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137 : S51-S66.

Puricelli, E., Tuesca, D., 2005. Weed density and diversity under glyphosate-resistant crop sequences. *Crop Protection* 24 : 533-542.

Pysek., P., Jarosik., V., Chytry., M., Kropac., Z., Tichy., L., Wild., J., 2005a. Alien plants in temperate weed communities: prehistoric and recent invaders occupy different habitats. *Ecology* 86 : 772-785.

Pysek, P., Jarosik, V., Kropac, Z., Chytry, M., Wild, J., Tichy, L., 2005b. Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities. Agriculture Ecosystems & Environment 109:1-8.

Pysek, P., Leps, J., 1991. Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. *Journal of Vegetation Science* 2 : 237-244.

Rahel, F.J., 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288 : 854–856.

Reboud, X., Bell, G., 1997. Experimental evolution in Chlamydomonas. III. Evolution of specialist and generalist types in environments that vary in space and time. *Heredity* 78 : 507-514

Regal, P.J., 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13 : 497-524.

Ries, C., 1992. Überblick über die Ackerunkrautvegetation Österreichs und ihre Entwicklung in neuerer Zeit. *Dissertationes botanicae* 187 : 1-188.

Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39 : 157-176.

Robson, D.S., 1972 Statistical tests of significance. Appendix to a paper by E.C. Pielou (1972). *Journal of Theoretical Biology* 34 : 350-352.

Rooney, T.P., Wiegmann, S.M., Rogers, D.A. & Waller, D.M., 2004. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology* 18 : 787–798.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, 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.

Royer, J.-M., Felzines, J.-C., Misset, C., Thévenin, S., 2006. Synopsis commenté des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne. Société Botanique du Centre-Ouest, Jarnac, France.

Ruthsatz, B., 1998. Sukzessionsveränderungen im Seggenriedgürtel um ein vermoortes Maar der Vulkaneifel (NSG Mürmes) und ihre möglichen Ursachen. *Tuexenia* 18 : 237–259.

Sagarin, R.D., Gaines, S.D., 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters* 5 : 137-147.

Sarmiento, L., Llambi, L.D., Escalona, A., Marquez, N., 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology*. 166 : 63-74.

Schimel, D., Enting, I.G., Heimann, M., Wigley, T.M.L., Raynaud, D., Alves, D., Siegenthaler., U., 1995. 1995: CO2 and the carbon cycle. In: Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change (Eds Houghton, J.T., Filho, L.G.M., Bruce, J., Lee, H., Callander, B.A., Haites, E., Harris, N., Maskell, K.), 39-71. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Schluter, D., 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65 : 998-1005.

Schroeder, D., Mueller-Schaerer, H., Stinson, C.S., 1993. A European weed survey in 10 major crop systems to identify targets for biological control. *Weed research* 33 : 449-458.

Scott, M.C., 2006. Winners and losers among stream fishes in relation to land use legacies and urban development in the southeastern US. *Biological Conservation* 127 : 301-309.
Scursoni, J., Forcella, F., Gunsolus, J., Owen, M., Oliver, R., Smeda, R., Vidrine, R., 2006. Weed diversity and soybean yield with glyphosate management along a north-south transect in the United States. *Weed Science* 54 : 713-719.
Scursoni, J.A., Forcella, F., Gunsolus, J., 2007. Weed escapes and delayed weed emergence in glyphosate-resistant soybean. *Crop Protection* 26 : 212-218.
Shelford, V.E., 1911. Physiological animal geography. *Journal of Morphology* 22 : 551-618.
Shirtliffe, S.J., Entz, M.H., 2005. Chaff collection reduces seed dispersal of wild oat (Avena fatua) by a combine harvester. *Weed Science* 53 : 465-470.
Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? *Biological Conservation* 83 : 247-257.
Slingsby, J.A., Verboom, G.A., 2006. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: Evidence from the schoenoid sedges (Cyperaceae : Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *American Naturalist* 168 : 14-27.
Smart, S.M., Bunce, R.G.H., Marrs, R., LeDuc, M., Firbank, L.G., Maskell, L.C., Scott, W.A., Thompson, K. & Walker, K.J., 2005. Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: tests of hypothesised changes in trait representation. *Biological Conservation* 124, 355–371.
Smart, S.M., Robinson, J.C., Shield, E.J., van de Poll, H.M., 2003. Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change Biology* 9, 1763–1774.
Smith, H., Firbank, L.G., Macdonald, D.W., 1999. Uncropped edges of arable fields managed for biodiversity do not increase weed occurrence in adjacent crops. *Biological Conservation* 89 : 107-111.
Smith, M.D., Wilcox, J.C., Kelly, T., Knapp, A.K., 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos* 106 : 253-262.
Smith, R.G., Gross, K.L., 2007. Assembly of weed communities along a crop diversity gradient. *Journal of Applied Ecology* 44 : 1046-1056.
Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. (Eds), 1997. Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
Sotherton, N.W., 1998. Land use changes and the decline of farmland wildlife : an appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation* 83 : 259-268.
Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B., Osman, R.W., 2002. Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 : 15497-15500.
Stampfli, A., Zeiter, M., 2004. Plant regeneration directs changes in grassland composition after extreme drought : a 13-year study in southern Switzerland. *Journal of Ecology*. 92 : 568-576.
Steffen, W.L., Walker, B.H., Ingram, J.S.I., Koch, G.W. (Eds), 1992. Global change and terrestrial ecosystems: the operational plan. IGBP and ICSU, Stockholm, Sweden.
Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Rio Carvalho, C., de Snoo, G.R., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63 : 337-365.
Stone, L., Roberts, A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85 : 74-79.
Storkey, J.A., 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46 : 513-522.
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.
Svenning, J.C., Engelbrecht, B.M.J., Kinner, D.A., Kursar, T.A., Stallard, R.F., Wright, S.J., 2006. The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22 : 575-586.

van Swaay, C.A.M., 1995. Measuring changes in butterfly abundance. In :The Netherlands. Ecology and Conservation of Butterflies (ed. Pullin, A.S), 230-247. Chapman & Hall, London, UK.

Swain, D.P., Sinclair, A.F., 1994. Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 : 1046-1054.

Tamis, W.L.M., van't Zelfde M., van der Meijden, R., Groen, C.L.G., Udo de Haes, H.A., 2005. Ecological interpretation of changes in the dutch flora in the 20th century. *Biological Conservation* 125 : 211–224.

Tela-Botanica, 2007. http://www.tela-botanica.org/ Consulté en 2007.

ter Braak, C.J.F., Wiertz, J., 1994. On the statistical analysis of vegetation change: a wetland affected by water extraction and soil acidification. *Journal of Vegetation Science* 5 : 361-372.

Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., Becker, M., 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in northeast France. *New Phytologist* 126 : 533-539.

Thompson, K., Gaston , K.J., Band, S.R., 1999. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology* 87 : 150-155.

Tilman, D. 1999a. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 : 5995-6000.

Tilman, D., 1999b. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80 : 1455-1474.

Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 : 10854-10861.

Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity And Stability In Grasslands. *Nature* 367 : 363-365.

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.

Tofts, R., Silvertown, J., 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267 : 363-369.

Tòth, Á., Benécs, G.B., Balzás, G., 1997. Changes in field weeds in Hungary during the last 46 years. *Proceedings 1997 Brighton Crop Protection Conference – Weeds.* Brighton, UK, 249-254.

Tòth, Á., Benécs-Bárdi, G., Balzás, G., 1999. Hungarian national weed surveys 1950-1992. *Proceedings 1999 Brighton Conference – Weeds.* Brighton, UK, 805-810.

Tucker, G.M., Heath, M.F., 1994. Birds in Europe. Their conservation status. Birdlife Conservation Series No 3. Birdlife International, Cambridge, UK.

Tuomisto H., Ruokolainen, K., Yli-Halla, M., 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299 : 241-244.

Uriarte, M., Condit, R., Canham, C.D., Hubbell, S.P., 2004. A spatially-explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92 :348-360.

Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K.M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Calster, H. van, Peterken, G., Graae, B.J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., Hermy, M., 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology* 95 : 565-573.

Violle, C., Navas; M.L., Vile,D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116 : 882-892.

Vitta, J.I., Tuesca, D., Puricelli, E., 2004. Widespread use of glyphosate tolerant soybean and weed community richness in Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103 : 621-624.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277 : 494-499.

Warren, M.S., Hill, J.K., Asher, T.J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D.B., Telfer, M.G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S.G., Greatorex-Davies, J.N., Moss, D., Thomas, C.D., 2001. Rapid

responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414 : 65-69.
Weiher, E., Clarke, G.D.P., Keddy, P.A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81 : 309-322.
Weiher, E., Keddy, P.A., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74 :159-164.
Weiher, E., Keddy, P.A., 1999a. Assembly rules as general constraints on community composition. In: Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats (Eds Weiher, E., Keddy, P.A.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
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.
Westoby, M., Falster, D., Moles, A., Vesk, P., Wright, I., 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 : 125-159.
Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
Whittaker, R.H., 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21: 213-251.
Wild, J., Neuhäuslova, Z., Sofron, J., 2004. Changes in plant species composition in the Sumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management* 187 :117-132.
Williamson, M., 1996. Biological Invasions. Chapman and Hall, London, UK.
Wilson, J.D., Evans, J., Browne, S.J., King, J.R., 1997. Territory distribution and breeding success of skylarks Alauda arvensis on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology* 34 : 1462-1478.
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 : 295-310.
Wootton, J.T., 2005. Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature* 433 : 309-312.
Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum *Nature* 428 : 821-827.
Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I., Westoby, M., 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14 : 411–421.
Wulff, E.V., 1950. An introduction to Historical Plant Geography. Chronica Botanica Company, Waltham, USA.
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.
Zimdahl, R.L., 1999. My view. *Weed Science* 47 : 1.

Article I :

Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X.

Composition and richness of weed species communities do not correlate to the same environmental factors and management practices.

En préparation.

Contributions of environmental factors and management practices to species composition and species richness in weed communities

Guillaume Fried[a], Lisa R. Norton[b], Xavier Reboud[a*]

[a] *Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne, 17, rue Sully,* BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France

[b] *Centre for Ecology & Hydrology, Lancaster Environment Centre, Library Avenue, Bailrigg, Lancaster LA1 4AP, United Kingdom*

**Corresponding author at*: Tel : (+33) 3 80 69 31 84; Fax : (+33) 3 80 69 32 22. *E-mail addresses* : reboud@dijon.inra.fr (X. Reboud).

Abstract. Analysis of data from approximately 700 arable fields from France was carried out to partition the respective importance of environmental factors *versus* management practices on weed species richness and composition. Overall, the major variations in species composition between fields were associated with human management factors; 1) the current crop type and 2) the preceding crop type. Three main weed communities were identified according to sowing season: winter, spring and summer sown crops. The third most important gradient was associated with soil pH and soil texture to a lesser degree, resulting in highly contrasting weed communities on basic clay soils against those on acidic sandy soils. The influence of climate and geographical region was less pronounced and identified mainly through relationships with precipitation and longitude. Within individual crop types, the effect of other management practices became more prominent: indicating that species richness is dependant on factors other than, or in addition to those influencing species composition, like those describing landscape organisation and/or tillage system. Species richness (α-diversity) and community composition (β-diversity) had, for example, opposite relationship to altitude: 300 – 450 m altitude giving high species richness but low species turnover. The variations observed in this large scale data set help to identify the agricultural practices which have had the most significant impact on the loss of species diversity in arable fields in recent decades.

Key-words: weed community, managements practices, environmental gradient, France, broad-scale, 'Biovigilance Flore'.

Introduction

A major objective of most weed community ecology studies has been to identify patterns of species composition and distribution and to interpret these patterns in relation to known or presumed gradients in the environment. Factors found to act on the build up of weed communities include abiotic factors such as climate or soil properties (Andreasen *et al*., 1991), biotic factors such as competition from the crop (Caussanel, 1989) or other weed species, agricultural practices (Dale et al., 1992) and landscape heterogeneity (Weibull *et al*., 2003; Roschewitz *et al*., 2005; Boutin *et al*., 2008). While the main principles governing weed vegetation and its ecology are generally known, the large number of factors involved and their interactions have strongly limited attempts to measure the relative importance of each factor on either community composition or diversity (Pysek and Leps, 1991). However, some studies have attempted to rank the relative importance of several factors in different situations (Andersson and Milberg, 1998; Hallgren *et al*., 1999; Lososova *et al*., 2004). This approach was also the underlying objective of the phytosociological classification of vegetation which took place in the early 1950's.

In pioneering weed studies, phytosociologists made a fundamental distinction between the weed communities developing in cereals (*Secaline*) and those developing in root crops (*Chenopodietalia*) (Braun-Blanquet *et al*., 1936). Soil type was then established as a second order criterion to split the observed diversity within these crop types. Finally, within a particular soil type, broad scale regional differences were identified as the third gradient differentiating communities, with those from Mediterranean regions contrasting most with weed communities from northern regions. The most important factor differentiating between communities was thus one under human control. In the more recent work by Hüppe and Hoffmeister (1990), weed vegetation of Central Europe is split into '*Secalietalia'*

from basic soils in drier areas and '*Spergularietalia arvensis'* from acidic soils in precipitation-rich areas. For these authors, the fundamental differentiating factor is environmental, not under human control. A number of multivariate analyses on weed community composition support the conclusion that environmental gradients play the key role in weed vegetation composition (Thomas and Dale 1991; Dale *et al*., 1992; Andersson and Milberg 1998; Lososva *et al*., 2004). On the other hand, management practices, especially crop types (i.e. summer *versus* winter crops, Hallgren *et al*., 1999), crop succession or tillage systems (Loudhy *et al*., 1995) have been recognized to explain the majority of variations in weed species composition over vast regions covering a large range of soil conditions. The lack of consensus on the relative importance of environmental against human controlled factors on weed community composition may however result from differences in the scale at which studies have been carried out, as well as the level of information on management practices included in the analysis. Here, one of our aims is to evaluate the effect of scale on the relative importance given to potential explanatory factors.

While community ecology is becoming more commonly applied to weed science, analyses of large data set of weed flora samples coupled with environmental and management variables are still seldom undertaken. To our knowledge, only three studies have been conducted over more than 500 fields in the last 15 years (Dale *et al*., 1992; Hallgren *et al*., 1999; Lososova *et al*., 2004), all of which respond to varying sampling strategies or contrast in the number and kind of factors considered. For West European weed vegetation, including Atlantic and Mediterranean areas, modern multivariate analysis has not to date been carried out on large data sets with the purpose of determining the relative importance of factors influencing the assemblage of weed communities, thus leaving only early empirical phytosociological theories (Braun-Blanquet *et al*., 1936; LeMaignan, 1981; Bardat *et al*., 2004) to explain weed community assemblages.

This paper takes advantage of recent advances in multivariate statistical approaches to analyse a large data set coupling weed flora and 14 agro-ecological factors collected between 2002 and 2004 on 1039 arable fields across France. Our objectives were (1) to test the relationships between broad-scale environment gradients and management practices and weed species composition and diversity, (2) to rank the relative importance of each factor on species composition at a range of scales from the largest sample (all regions and all crops) to more restricted sub-samples and finally, (3) to see whether the same factors were involved in different measures of weed community richness and diversity.

Materials & Methods

Weed survey

The 'Biovigilance – Flore' framework, a weed survey set up in France in 2002 was designed to measure the impact of new innovations in agricultural land (Fried *et al*., 2007). The survey was carried out across a large number of fields (269 in 2002, 602 in 2003 and 798 in 2004) chosen to represent the diversity of cultural practices and environmental conditions present in arable fields in France.

In each arable field, an area of approximately 2000 m² (50 m x 40 m) subject to normal field management practices was surveyed, positioned at least 20 m from field boundaries to avoid field edge effects (Marshall, 1995). An equivalent control plot, was located in an unsprayed area adjacent to the survey area. Surveys were performed by two or more trained persons walking across the survey area for a minimum of 20 min, recording all species observed until no more new species were found. The abundance of each

species was estimated using the Braun-Blanquet cover abundance method (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) adapted for arable crops (Barralis, 1976). This method takes into account the number of individuals per m², using the following scale intervals: '+' found once in the 2000m² area; '1' less than 1 individual/m²; '2' 1-2 individual/m²; '3' 3-20 individuals/m²; '4' 21-50 individuals/m²; '5' more than 50 individuals/m². In each field, four surveys were carried out each year: at two dates (N1 and N2), and for each date, surveys were carried out both in the plot representing the whole field and the plot in the adjacent unsprayed control area. The two sampling dates make it possible to account for seasonal variations in weed populations (i.e. weeds associated with both autumn and spring cropping patterns) as well as differences before and after post-emergence chemical weed control.

A few plant records determined only at the genus level were discarded from the analysis while other taxa known to be inconsistently determined at seedling stage were grouped at the genus level: *Valerianella* spp., *Lolium* spp., *Vicia* spp., *Bromus* spp., *Cerastium* spp., *Rubus* spp., *Crepis* spp., *Allium* spp., *Carex* spp., *Sedum* spp.

Explanatory variables

Farmers were asked about the surveyed crop and preceding crop, the kind, number and maximum depth of tillage operations, the date of sowing and the kind, number and dose of herbicides used. Due to a huge diversity of responses on herbicide practices and only little explanatory weight at the studied scale (data not shown); the impact of herbicides will not be examined further in the present study. Data from all surveys including those of the unsprayed control plot were included in the analysis on the effects of broad-scale environmental gradients, crop successions and tillage systems. In total 5 management variable were included in the analysis (as shown in brackets below). The variable 'Crop'(1) included maize (*Zea mays* L.), oilseed rape (*Brassica napus* L.), pea (*Pisum sativum* L.), spring barley (*Hordeum vulgare* L.), oats (*Avena sativa* L.), soyabean (*Glycine max* (L.) Merr.), sugar beet (*Beta vulgaris* L.), sunflower (*Helianthus annus* L.), common winter and durum wheat (*Triticum aestivum* L. and *T. durum* Desf.). The variable 'Preceding crop' (2) included all the above and one additional crop type: forage crops, comprising either of lucerne (*Medicago sativa* L.) or a rye-grass (*Lolium* spp.)/red clover (*Trifolium pratense* L.) mix. Tillage system (3) distinguished between three kinds of tillage systems: no-tillage (NT, i.e. implementing direct drilling), minimum-tillage (MT) which consists in only chiselling the soil and conventional tillage (CT) including tilling the soil with mouldboard plough followed by one or more harrow and/or cover-crops passage(s). Tillage depth (4), and Sowing date (5) comprised the final two management variables.

Environmental variables included in the analysis (9 in total – as shown in brackets below) were grouped into a number of categories; (a) Soil conditions incorporating soil pH (1) and soil texture (2) in seven classes; clay, clay loam, sandy clay, silt loam, silty clay, sandy loam and sand, (b) Climatic conditions as represented by mean temperature (3) and annual rainfall (4), obtained from 30 years METEO-France climatic data by the AURELHY method of interpolation (Bénichou and Lebreton, 1987), (c) Geographic position as given by the site longitude (X)(5), latitude (Y)(6) and altitude (Z)(7), (d) Local agricultural land context around the field (Landscape)(8) in three coarse landscape types; intensive open-field area, field surrounded (at least partly) by hedges and field included in mixed-cropping-breeding systems with hedges and both arable fields and meadows around, referred to in the following text by its French name

'bocage' and (e) local field Topography (9) which was split into four classes: plain or plate, at the bottom of hillside, on the top of hillside, on a slope. Eliminating for statistical robustness all observations with missing environmental data, the analysis included 694 samples across the period 2002 to 2004.

Data analysis

First, we submitted the whole data set (694 sampled fields, 153 weed species observed in more than 1% of the surveyed fields and 14 explanatory variables) to Canonical Correspondence Analysis (CCA; ter Braak, 1986) performed under 'R' Software (Ihaca and Gentleman, 1996) as implemented into the ade4 library (Thioulouse *et al*., 1997). Following the methodology of Lososova *et al*. (2004), we then tested for both gross and net effects of each of the 14 explanatory variables on species composition. Separate CCA's with a single explanatory variable were used to test gross effects. The effect of a particular variable after partitioning out the effect shared with the other explanatory variables (i.e. net effect) was tested using partial CCAs (pCCA), each with a single explanatory variable and the other 13 variables used as covariates. In each case, significances were tested by 1000 permutation tests. We used the ratio of a particular canonical eigenvalue over the sum of all eigenvalues (total inertia) as a rough measure of the proportion of variation explained by each factor respectively. To further explore the hierarchy of factors and evaluate the possible influence of the study scale, we performed several successive analyses in which we separately examined subsets of samples nested within the variation of the main factor which had been previously shown to be influencing weed species composition.

The effect of each of the fourteen variables on species richness (α-diversity) was tested using either Kendall's Tau (for quantitative variables) or ANOVA (for qualitative variables). A Principal Component Analysis (PCA) was also performed to account for correlations between variables when determining which of the fourteen variables would best correlate with total species richness. In order to assess patterns of β-diversity (i.e. the mean difference in weed species composition between samples) along the different gradients identified, we calculated β-diversity as mean Jaccard dissimilarity between all pairs of surveys (1 – J, where J is Jaccard similarity index; see Koleff *et al*., 2003). For quantitative variables, we partitioned the data set into either four or five parts according to practical significance along the gradients.

Results

Full data set

Fig.1 shows the variation of weed species composition across the whole data set as detected by CCA. The first axis explained 24.4 % of the variation and corresponded to differences between winter and spring crop types. The second axis explained 13.0 % of total variation and was associated with a trophic gradient between acidic sandy soils of precipitation-rich areas to basic soils of drier areas, while the third axis (8.2%) was mainly associated with a latitudinal-temperature gradient from Mediterranean to continental climates (not added in Fig. 1 for simplicity). The amount of variation in species data explained by the net effects of particular variables, as detected by partial CCAs (Table 1), was highest for Crop and decreased first through Preceding Crop and Soil pH, second through other major environmental variables (Rainfall, Soil Texture, Latitude, and Altitude) and was lowest for a third group of variables including both environmental and management variables (Longitude, Tillage system, Landscape, Sowing date, Tillage depth & Temperature). Topography did not explain any of the variation in species composition.

Together, the 14 variables explained 34.75% of the total variation in species data. According to permutation tests, nine out of the 14 variables were significantly linked to the species composition of the community (Table 1). Species ranks along the main gradients identified are summarized in Table 2.

Winter-sown and Summer-sown crop subsets

As the main factor affecting weed community composition in the complete data set was crop type and particularly the division between winter-sown and summer-sown crops represented along CCA axis 1, a second analysis for each of these two sub-samples was performed independently (Table 1). In winter sown crops, the main factors associated with CCA axes 1, 2 and 3 were respectively: the Soil pH-precipitation gradient (14.6 % of total variation), the latitudinal-temperature gradient (9.6 %) and thirdly, differences between Crop type in terms of Sowing date (8.8%). The net effect, however, remained higher for the two management variables Crop type (0.087/0.253=0.35) and Preceding Crop (0.29) than for the environmental gradients of Soil pH (0.21) or Longitude (0.24). In summer-sown crops, only two significant gradients were detected: the first gradient included the influence of Latitude, Temperature and Preceding Crop (17.5 % of total variations) contrasting thermophilous species observed in maize grown in a monoculture to species occurring in maize grown in a rotation with winter cereals or forage crops. The second gradient mainly represented the effects of Soil pH and Precipitation (13.0 %) but also contrasted cropping systems including rotations with forage crops within a 'bocage' landscape to those including cereals in rotations within other landscape types. For summer-sown crops, the management variable Crop type (0.24) only slightly outweighed the two broad-scale environmental gradients of Longitude (0.22) and Annual rainfall (0.23).

As Crop type was still found to be the main factor affecting weed community composition for both winter-sown and, to a lesser degree, summer-sown subsets, a third analysis was performed for the two major Crop types of these subsets, winter wheat and maize, respectively. The main gradients identified on CCA axes did not differ from those observed on the whole dataset as given in Table 1. In addition, at the scale of a given Crop type, gradients associated with management practices that were not detected at larger scales either became significant, e.g. tillage depths in winter wheat (Monte-Carlo permutation Test, P=0.05*)*, or increased their significance, e.g. effects of sowing date in winter wheat (net effect rising from 0.21 to 0.24).

Species richness and β-diversity

Eleven variables out of the 14 studied had a significant influence on species richness (Table 3). For qualitative variables, Landscape had the greatest influence on species richness with fields situated in a 'bocage' landscape or 'landscapes including hedges' harbouring significantly more species than fields from open-field areas (ANOVA, $p<0.001$). The number of species per field was also greatly influenced by the Preceding crop with crops following forage crops harbouring almost twice the overall mean species richness (22.7 compared to 12.7 species). Crop type had less influence on species richness. The overall comparison of crop types indicated significant differences between crops with summer crops as represented by maize and sunflower containing 14.8 and 13.2 species per field respectively, compared to10.1 in winter wheat. However, none of the pairwise comparisons were significant. Topography, despite having no overall significant effect on species composition, showed a clear distinction between species-rich fields on slope (+14.3%

relative to mean species richness) or on the top of hillside (+3.9%) to species-poor fields at the bottom of hillside (-29.3%). Of the quantitative variables, Tillage depth was the most correlated with species richness ($r = 0.20$, $p<0.001$), followed by pH ($r = 0.14$, $p<0.001$) with Sowing date, Total Rainfall and Altitude correlated to a lesser degree. As a summary, PCA (Fig. 2) showed that the maximum number of species per field was observed in fields with deeply tilled soil, sandy (either sandy clay, sandy loam or sand) soils, acidic pH conditions, late sown crops and relatively high altitudes.

Conversely, Jaccard dissimilarity values for β-diversity (where values closer to 1 represented higher β-diversity) indicated that β-diversity decreased at high altitude (above 300m), under extreme pH (acid or basic), or in sandy soils (Fig. 3). Higher β-diversities were also found in winter cereals compared to spring cereals or sugarbeet and under no-tillage systems (Fig. 3). Other variables did not impact on β-diversities.

Discussion

The present analysis aimed to identify the main factors affecting weed species composition and diversity in order to rank the relative importance of environmental *versus* management factors as explanatory variables. High explanatory weight attached to management factors would open up possibilities for cropping systems with reduced impacts on weed diversity. It would also pinpoint the agricultural practices with the highest negative impact on species diversity under different environmental conditions. Conversely, high weightings of environmental variables would suggest that any strategy aimed at enhancing weed communities would gain from targeting a geographic area of defined interest rather than exploring management options.

The effect of Crop type

Crop type had the most significant influence on species composition although it had a low impact on species richness. Three main weed community types were identified according to sowing season; a) winter-sown crops (winter cereals and oilseed rape), b) spring-sown crops (spring cereals, pea, sugarbeet) and c) summer-sown crops (maize, sunflower and soyabean). The pCCA showed that even when partitioning out effects of other possibly correlated variables (e.g. sowing date), Crop type remained the most significant factor. This indicates that in addition to sowing date, crop type is likely to affect other variables known to vary with crop type such as herbicide and fertilization regimes (Andersson and Milberg, 1998). In addition to crop-specific management practices, we might also expect that each crop would result in different ecological conditions for weeds with regard to light conditions or growth phenology (Hallgren *et al*., 1999).

The results observed here contrast with other recent weed community analysis which showed the role of management practices to be minimal, highlighting instead the importance of geographical variability on weed vegetation (Hüppe and Hoffmeister, 1990; Thomas and Dale 1991; Dale *et al*. 1992; Salonen, 1993; Lososova *et al*., 2004). This potential discrepancy between studies could result from differences in the studied datasets (e.g. the extent of the cropping systems under study and the breadth of environmental gradients considered) or may rely upon decisions made in the data analysis. The latter appears to be the case in the study of Lososova *et al*. (2004), where the variable defined as 'Crop' referred to the two broad groupings 'Cereals' and 'Root Crops', thereby including in each category crops sown at very different times of the year and mixing perennial and annual crops within the same categories. Using this classification on our data set, we found that the effect of Crop type dropped from 0.31 to 0.05 in terms of

gross effect and from 0.06 to 0.03 in terms of net effect. A number of the studies cited above only examined spring-seeded crops (Thomas and Dale, 1991; Dale *et al*., 1992; Salonen, 1993). Our embedded scale analyses clearly showed that homogenizing crop type tended to increase the weight attached to regional variables: see, for example the evolution of the net effects of longitude in Table 1. However, even when we split the analysis among Crop types sown in a) winter or b) summer, Crop type still explained the largest variations in species composition. Long-term studies covering a fifty-year period (Hallgren *et al*., 1999; Lososova *et al*., 2004) which included time as a variable revealed that important changes have occurred in the composition of weed communities associated with specific crop types. Based on the comparison between the data set analyzed in this paper and a former survey performed in the 1970's, we showed that the spectrum of the most common weeds found in oilseed rape shifted from winter wheat specialist species in the 1970's to oilseed rape specialist species in the 2000's (Fried and Reboud, 2007). Such a major shift in weed community composition over time would thus reduce the importance of crop type when analysing long-term datasets.

The effect of broad-scale environmental gradients

Broad-scale environmental gradients explained large variations in weed species composition, particularly within a given crop type, while their relative importance on species richness was much lower. Soil pH was the main broad-scale environmental gradient differentiating between weed communities within different crop types on the basis of the presence of calcifuge or calcicole species. As found in other studies covering Central Europe (Hüppe and Hofmeister, 1990; Ries, 1992; Mucina, 1993), the pH gradient was found to co-vary with a gradient of annual rainfall, with the main discontinuity in ecological conditions occurring between the weed vegetation of basic soils in drier areas *versus* that of more acidic soils in precipitation-rich areas. While this gradient is of established significance and therefore predictable, the significance of the longitudinal gradient at a range of scales, was less expected. Longitude was the main factor affecting weed community composition in both winter wheat and in maize (in addition to soil pH or total rainfall, respectively). A previous study focusing on oilseed rape weed communities (Fried and Reboud, 2007) showed that such a gradient is likely to be associated with low winter minimum temperatures thereby discriminating between frost-susceptible and frost-tolerant species in oilseed rape. Species such as *Mercurialis annua* or *Chenopodium album* only develop in the Atlantic (warmer) regions of France.

Finally, our data set also highlight an increase in species richness with Altitude, in sandy and very acidic soils. Higher numbers of species per field at higher altitudes (ranging from 300 to 495 m) are probably a side effect of lower agricultural intensity in upland areas as previously suggested by Lososova *et al*. (2004). The mean number of herbicide treatments in fields above 300 m altitude is indeed significantly lower (1.16 S.E. +/- 0.05; min: 0, max: 2) than that of fields at lower altitudes (mean 1.57 +/- 0.03; min:0, max:6). More generally, we may expect more extensive agricultural practices under marginal environmental conditions (e.g. poor sandy and/or acidic soils).

Importantly we found that β-diversity showed the opposite pattern, i.e. it was reduced at higher altitudes, on soils with extreme acid or basic pH and on sandy soils. As these conditions were found in different areas, this would suggest that a limited set of species is able to cope with these more extreme conditions irrespective of the region or cropping systems under consideration.

The effect of management practices and local environment

When considered at the largest global scale, the impacts of both management practices and local landscape environment on weed species composition are limited, while, conversely, these variables were found to be highly correlated with species richness at this scale. Species richness was 33 % higher in fields located in diversified landscapes surrounded by hedges and meadows than in field located in open areas. This result is in agreement with the studies of Gabriel *et al*. (2005) and Roschewitz *et al*. (2005) showing that increased landscape complexity enhances species diversity in arable fields. Further studies may be able to partition this increase between a direct influence of hedges (acting as potential refuges for weed populations or to increase isolation between fields) and the indirect influence of other (extensive) management practices usually associated with these landscape types as in Boutin et al. (2008).

The study also revealed that tillage depth had more influence on species richness than tillage system with the lowest species richness observed in superficially tilled soils (Table 3). According to the literature, the impact of tillage system on species richness remains under debate with cases where reduced-tillage was found to increase diversity (Mas and Verdu, 2003; Sosnoskie *et al*., 2006) and others where the impact of reduced tillage on diversity was found to depend upon other management practices such as crop rotation (Stevenson *et al*., 1997; Légère *et al*., 2005). This indicates that the precise effect of reduced tillage should therefore be explored for specific crop types in relation to their herbicide application rates. Finally, we found that management practices had a more significant effect on weed species composition at the finest scale, i.e. for a particular crop type than at the broad scale (Table 1, Tillage depth or Sowing date in winter wheat).

Managing weed species composition and diversity

Our study showed that weed community composition and species richness are not generally correlated with the same sets of environmental factors and management practices although both are largely influenced by Crop type. We believe that, without subsidies, farmers are unlikely to manage in such a way as to encourage diversity of weed communities on their land. .Higher weed diversity could however be perceived positively. For example, a species-rich weed community, within threshold limits, may favour diversity at other trophic levels (e.g. birds and insects of conservation values (de Snoo, 1999)). Moreover, species-rich communities would help to contain pest outbreaks by maintaining populations of predators and parasites. Conversely, composition may remain of greater direct significance for farmers as the presence of some weed species may have serious implications for management (Légère *et al*., 2005). The overriding importance of the variables 'Crop' and 'Preceding crop' on species composition, with different sets of species associated with particular cropping practices, suggests that farmers could induce important shifts in their weed flora by simply altering their choice of crops and rotational practices. A complex rotation would aid weed control as the resulting communities would not contain dominant (noxious) species. On the other hand, a varied crop rotation could be favourable to species that can grow under a large range of cropping conditions, thus resulting in weed communities rich in generalist species (i.e. species with the most central position in CCA plot on Figure 1).

In general, fields harbouring species-rich communities are correlated with i) marginal environmental conditions, i.e. fields located on slope and poor sandy soils rather than in fields located at the bottom of hills on fertile clay soils and ii) in mid-altitudinal areas where the

landscape includes hedges and meadows and forage crops in the rotation. Fields of this type are often part of a mixed-cropping-breeding system that is dependant on both animal and crop production and uses extensive practices compared to more intensive cereal-based cropping systems.

If we assume that the diversity of spatial patterns covered in this study may be representative of changes in agricultural practices over time, it is possible to highlight some of the factors which may have been involved in the maintenance or loss of species diversity in the recent past. Thus, landscape simplification including; the loss of hedges, simplification of crop rotations, abandonment of forage crops and increasing soil nutrient richness are likely to be among the factors which have had the greatest impact on the decline of weed species richness within agrosystems. Agri-environmental schemes aimed at addressing losses in plant diversity in agricultural land should therefore favour the maintenance of mixed farming practices as the whole farm management system (including landscape management) appears to enhance species richness.

Conclusion

Statistical analyses of a large data set covering a 1000-km south-to-north and west-to-east transect through France, confirmed, clarified and broadened our knowledge of weed species communities. Firstly, the study indicated the primary importance of crop type in differentiating between weed communities. Contrary to early phytosociologists theories and other recent studies, the effect of Crop type was not related to differences in management practices between cereals and root crops, but rather to sowing dates, with three important periods of soil disturbance: autumn-winter, spring and summer. By applying nested scale approaches, the study indicated that Crop type and Preceding crop, i.e. factors under human control, better discriminate between weed communities than any broad-scale environment gradient. Our study also reinforced previous findings indicating complex relationships between weed communities and a gradient combining the effects of soil pH and total rainfall. Finally, our study showed the importance of landscape diversity on local weed species richness.

Aknowledgements

The authors acknowledge all people involved in the French weed monitoring network ‘Biovigilance Flore’ for providing data. The current field survey is financed by the French Ministry of Agriculture. G. Fried has been granted by a FCPR (Formation Complémentaire Par la Recherche) provided by the French Ministry of Agriculture. This study has received funding from ANR VIGIWEED.

References

Andersson, T.N., Milberg, P., 1998. Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. Weed Sci. 46, 30-38.

Andreasen, C., Streibig, J.C., Haas, H., 1991. Soil properties affecting the distribution of 37 weed species in Danish fields. Weed Res. 31, 181-187.

Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boullet, V., Delpech, R., Gehu, J.M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.C., Royer. J.M., Roux, G., Touffet, J. 2004. Prodrome des végétations de France. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: 5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes. INRA, Dijon, pp. 59-68.

Bayer, 1992. Important Crops of the world and their weeds, 2nd ed. Bayer AG, Leverkusen.

Benichou, P., Lebreton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La météorologie 7, 23–34.

Braun-Blanquet, J., Gajewski, W., Wraber, M., Walas, J., 1936. Prodrome des groupements végétaux. 3. Classe des Rudereto-Secalinetales. Centre National de Recherche Scientifique, Montpellier.

Boutin, C., Baril, A., Martin, P.A., 2008. Plant diversity in crop fields and woody hedgerows of organic and conventional farms in contrasting landscapes Agric. Ecosyst. Environ. 123, 185-193.

Caussanel, J.P., 1989. Nuisibilité et seuil de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence bispécifique. Agronomie 9, 219-240.

Dale, M.R.T., Thomas, A.G., John, E.A., 1992. Environmental factors including management practices as correlates of weed community composition in spring seeded crops. Can. J. Bot. 70, 1931-1939.

De Snoo, G.R., 1999. Unsprayed field margins: effects on environment, biodiversity and agricultural pratice. Landsc. Urban Plann. 46, 151-160.

Fried, G., Reboud, X., 2007. Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. OCL 14, 1-9.

Fried, G., Reboud, X., Gasquez, J., Delos, M., 2007. Le réseau « Biovigilance Flore » : présentation du dispositif et première synthèse des résultats. In: *Proceedings 2007 AFPP. 20ème conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes,* Dijon, in press.

Gabriel, D., Thies, C., Tscharntke, T., 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. Perspect. Plant Ecol. 7, 85-93.

Hallgren, E., Palmer, M.W., Milberg, P., 1999. Data diving with cross-validation: an investigation of broad-scale gradients in Swedish weed communities. J. Ecol. 87, 1037-1051.

Hüppe, J., Hofmeister, H., 1990. Syntaxonomische Fassung und Übersicht über die Ackerunkrautgesellschaften der Bundesrepublik Deutschland. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 2, 61-81.

Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. J. Anim. Ecol. 72: 367-382.

Legère, A., Stevenson, F.C., Benoit, D.L., 2005. Diversity and assembly of

weed communities: contrasting responses across cropping systems. Weed Res. 45, 303-315.

Le Maignan, I., 1981. Contributions à l'étude des groupements de mauvaises herbes des cultures françaises. Aspects synsystématiques et biologiques. PhD Thesis, Université Paris-Sud, Orsay.

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. J. Veg Sci. 15, 415-422.

Loudyi, M.C., Godron, M., El Khyari, D., 1995. Influence des variables écologiques sur la distribution des mauvaises herbes des cultures du Saïs (Maroc central). Weed Res. 35, 225-240.

Marshall, E.J.P., Arnold, G.M., 1995. Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK. Landsc. Urban Plann. 31, 205-216.

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 Till. Res. 74, 15-24.

Mucina, L. 1993. Stellarietea Mediae. In: Mucina, L., Grabherr, G., Ellmauer, T. (Eds), Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil I. Anthropogene Vegetation. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 110-168.

Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. Aims and Methods in Vegetation Ecology. Wiley and Sons, New York.

Pysek, P., Leps, J., 1991. Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. J. Veg. Sci. 2, 237-244.

Ries, C., 1992. Überblick über die Ackerunkrautvegetation Österreichs und ihre Entwicklung in neuerer. Zeit. Diss. Bot. 187, 1-188.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. J. Appl. Ecol. 42, 873–882.

Salonen, J., 1993. Weed infestation and factors affecting weed incidence in spring cereals in Finland – a multivariate approach. Agr. Food Sci. Finland 2, 525-536.

Sosnoskie, L.M., Herms, N.P., Cardina, J., 2006. Weed seedbank community composition in a 35-yr-old tillage and rotation experiment. Weed Sci. 54, 263-273.

Stevenson, F.C., Légère, A., Simard, R.R., Pageau, D., 1997. Weed species diversity in spring barley varies with crop rotation and tillage, but not with nutrient source. Weed Sci. 45 798–806.

Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 69, 69-77.

Thomas, A.G., Dale, M.R.T., 1991. Weed community structure in spring-seeded crops in Manitoba. Can. J. Plant Sci. 71, 1069-1080.

Weibull, A.C., Ostman, O., Granqvist, A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. Biodivers. Conserv. 12, 1335-1355.

Table 1. Gross and net effect of tested variables on weed community composition in surveyed fields.

	Complete data set			Winter-sown crop			Summer-sown crop			Winter wheat			Maize		
Factors	**Gross effect**	**Net effect**	**P**	**Gross effect**	**Net effect**	**P**	**Gross effect**	**Net effect**	**P**	**Gross effect**	**Net effect**	**P**	**Gross effect**	**Net effect**	**P**
Management practices															
Crop	0.89	0.18	***	0.59	0.35	**	0.35	0.24	***	-	-	-	-	-	-
Preceding crop	0.38	0.12	***	0.40	0.29	***	0.57	0.21	**	0.36	0.17		0.56	0.22	*
Sowing date	0.84	0.06	*	0.44	0.21		0.32	0.14	*	0.37	0.24		0.36	0.16	*
Tillage system	0.14	0.07		0.38	0.21		0.23	0.14		0.40	0.17		0.26	0.17	
Tillage depth	0.14	0.06		0.27	0.19		0.19	0.12		0.27	0.19	*	0.22	0.14	
Broad-scale environmental gradients															
Soil conditions															
Soil pH	0.37	0.11	***	0.64	0.21	***	0.58	0.20	***	0.65	0.21	**	0.60	0.21	***
Soil texture	0.20	0.10		0.42	0.25		0.32	0.20		0.44	0.21		0.31	0.22	
Climatic conditions															
Rainfall	0.29	0.10	***	0.55	0.18		0.49	0.23	***	0.51	0.17		0.51	0.25	***
Temperature	0.42	0.05		0.57	0.15		0.72	0.11		0.64	0.15		0.80	0.12	
Geographical position															
Latitude	0.24	0.09	**	0.61	0.17		0.59	0.13		0.65	0.16		0.66	0.13	
Longitude	0.40	0.07	***	0.41	0.24	***	0.45	0.22	***	0.48	0.28	**	0.52	0.24	***
Altitude	0.22	0.08	***	0.45	0.15		0.51	0.17	**	0.42	0.15		0.56	0.16	
Local environmental conditions															
Topography	0.09	0.07		0.26	0.20		0.19	0.14		0.26	0.17		0.19	0.15	
Landscape	0.20	0.07	*	0.45	0.19		0.32	0.16	*	0.41	0.17		0.32	0.16	*
All explanatory variables	0.35	0.35	***	0.25	0.25	***	0.22	0.22	***	0.25	0.25	**	0.23	0.23	***

Gross effect was calculated using separate CCA's each with one explanatory variable. Net effect was estimated with partial CCA's performed using one of the explanatory variables with the other thirteen as covariables. Gross and net effect are estimated as the ratio between a particular eigenvalue and the sum of all eigenvalues. P-values associated with permutation tests on pCCA are as follows: * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

Table 2. Species with highest fit in partial CCA's and their respective scores along ordination axis 1.

	Crop			Soil pH			Altitude			Longitude		
	Species	Axis 1 Score	Fit	Species	Axis 1 Score	Fit	Species	Axis 1 Score	Fit	Species	Axis 1 Score	Fit
				Acidic pH			Low altitudes (≈ 10 m)			West		
O. rape	*Chenopodium hybridum*	-0,85	0,019	*Arenaria serpyllifolia*	-1,65	0,010	*Xanthium strumarium*	-0,79	0,007	*Lithospermum arvense*	-0,98	0,009
	Thlaspi arvense	-0,79	0,006	*Spergula arvensis*	-0,38	0,008	*Erophila verna*	-0,78	0,007	*Veronica polita*	-0,49	0,006
	Sonchus arvensis	-0,45	0,013	*Polygonum lapathifolium*	-0,37	0,018	*Phytolacca americana*	-0,65	0,009	*Kicksia elatine*	-0,48	0,007
	Geranium dissectum	-0,44	0,038	*Ranunculus sardous*	-0,34	0,010	*Centaurea cyanus*	-0,56	0.005	*Gnaphalium uliginosum*	-0,48	0,007
	Mercurialis annua	-0,31	0,029	*Oxalis fontana*	-0,32	0,008	*Datura stramonium*	-0,37	0,013	*Oxalis fontana*	-0,48	0,012
Maize	*Echinochloa crus-galli*	-0,20	0,014	*Rumex obtusifolius*	-0,30	0,015	*Aethusa cynapium*	-0,37	0,006	*Chenopodium hybridum*	-0,40	0,007
	Polygonum persicaria	-0,19	0,018	*Chenopodium polyspermum*	-0,28	0,010	*Sonchus oleraceus*	-0,24	0.006	*Avena fatua*	-0,39	0,006
	Chenopodium album	-0,18	0,021	*Datura stramonium*	-0,26	0,010	*Polygonum lapathifolium*	-0,20	0,006	*Setaria viridis*	-0,27	0,008
	Amaranthus retroflexus	-0,14	0,007	*Echinochloa crus-galli*	-0,15	0,012	*Capsella bursa-pastoris*	0,16	0,011	*Rumex obtusifolius*	-0,25	0,009
S. barley	*Polygonum aviculare*	0,13	0,011	*Polygonum persicaria*	-0,15	0,014	*Poa annua*	0,16	0,010	*Datura stramonium*	-0,17	0,005
	Poa annua	0,15	0,018	*Veronica hederifolia*	0,16	0,009	*Cerastium glomeratum*	0,19	0,006	*Capsella bursa-pastoris*	-0,09	0,008
	Veronica persica	0,20	0,014	*Fallopia convolvulus*	0,20	0,012	*Rubus spp.*	0,26	0,009	*Solanum nigrum*	0,03	0,007
	Papaver rhoeas	0,23	0,010	*Convolvulus arvensis*	0,22	0,018	*Chenopodium polyspermum*	0,27	0,009	*Anagallis arvensis*	0,17	0,019
	Viola arvensis	0,24	0,023	*Setaria viridis*	0,25	0,018	*Matricaria inodora*	0,29	0,007	*Setaria verticillata*	0,28	0,007
	Alopecurus myosuroides	0,25	0,009	*Sinapis arvensis*	0,28	0,013	*Vicia sativa*	0,32	0,013	*Lactuca serriola*	0,36	0,013
	Fallopia convolvulus	0,26	0,019	*Avena fatua*	0,37	0,009	*Oxalis fontana*	0,41	0,008	*Sorghum halepense*	0,37	0,007
W. wheat	*Aphanes arvensis*	0,32	0,011	*Mercurialis annua*	0,39	0,039	*Poa trivialis*	0,58	0,009	*Panicum milliaceum*	0,39	0,007
	Myosotis arvensis	0,41	0,015	*Ammi majus*	0,45	0,008	*Rumex acetosella*	0,65	0,009	*Anthemis arvensis*	0,57	0,013
	Veronica hederifolia	0,45	0,033	*Aethusa cynapium*	0,47	0,010	*Digitaria ischaemum*	0,79	0,007	*Legousia speculum-veneris*	1,25	0,028
	Legousia speculum-veneris	0,67	0,006	*Reseda phyteuma*	0,82	0,008	*Holcus mollis*	0,82	0,009	*Reseda phyteuma*	1,74	0,034
				Basic pH			High altitudes (≈ 450 m)			East		

Each column represents a separate partial CCA in which Crop, Soil pH, Altitude and Longitude were used sequentially, one at a time, as the explanatory variable while the effects of the other variables were subtracted by entering them as co-variables.

Table 3. Influence of management practices and environmental gradients on species richness.

Variables	P-values	Factors linked to excess			Factors linked to loss		
Landscape	F=20.22, P=7,784 10-9	Bocage	(15.23 +/- 0.94)	+ 20.3%	Openfield	(11.04 +/-0.38)	-12.8%
		Hedges	(15.04 +/- 0.60)	+ 18.8%			
Preceding Crop	F=13.35 P=1.544 10-11	Forage	(22.73 +/- 2.42)	+ 79.5%	Sugarbeet	(6.92 +/- 0.76)	- 45.3%
		Spring barley	(16.89 +/- 1.85)	+ 33.4%	Oilseed rape	(8.95 +/- 0.84)	- 29.3%
		Winter wheat	(13.45 +/- 0.56)	+ 6.2 %	Pea	(9.80 +/- 1.00)	- 22.6%
		Maize	(12.77 +/- 0.45)	+ 0.9%	Sunflower	(11.34 +/- 0.83)	
Crop	F=9.6 P=3.808 10-6	Maize	(14.77 +/- 0.52)	+16.6%	Winter wheat	(10.09 +/- 0.35)	- 20.3%
		Oilseed rape	(13.23 +/- 1.33)	+ 4.5%	Sugarbeet	(10.95 +/- 1.49)	- 13.5%
		Sunflower	(13.15 +/- 1.15)	+ 3.9%	Pea	(12.53 +/- 1.00)	- 1%
		Spring barley	(12.82 +/-1.35)	+ 1.3%			
Tillage system	F=8.66 P=0.00039	CT	(13.28 +/- 0.38)	+ 4.9%	MT	(10.82 +/- 0.46)	- 14.5%
		ZT	(13.14 +/- 1.02)	+ 3.8%			
Topography	F=5.327 P=0,00056	Slope	(14.47 +/- 1.17)	+ 14.3%	Down Hillside	(12.05 +/- 1.03)	- 28.9%
		Up Hillside	(13.15 +/- 1.36)	+ 3.9%	Plate	(9.00 +/- 0.84)	- 4.8%
		Plain	(12.88 +/- 0.36)	+ 1.7%			
Soil Texture	F=3.703 P=0,00168	Sandy loam	(16.41 +/- 1.47)	+ 29.6%	Clay loam	(12.19 +/- 0.73)	- 3.7%
		Sandy clay	(16.20 +/- 1.72)	+ 28%	Silt loam	(11.97 +/- 0.49)	- 5.5%
		Sand	(14.33 +/- 0.87)	+ 13.2%	Clay	(11.28 +/- 0.57)	- 10.9%
		Silty clay	(13.19 +/- 0.92)	+ 4.2%			
Tillage Depths	τ = 0.19792 P= 6.120 10^{-15}	Deep tillage			Superficial to zero tillage		
pH	τ = -0.13672 P= 7.085 10^{-8}	Acidic pH			Basic pH		
Sowing Date	τ = 0.12726 P= 5.269 10^{-7}	Spring-Summer sowing			Autumn-Winter sowing		
Total Rainfall	τ = 0.12252 P= 1.371 10^{-6}	Wet areas			Dry areas		
Altitude	τ = 0.07011 P= 0.00572	Medium mountain areas (350-400m)			Low altitude (<300m)		
Longitude	τ = -0.04473 P= 0.07786						
Latitude	τ = -0.02441 P= 0.33592						
Temperature	τ = -0.02246 P= 0.37592						

For each of the categories within the qualitative variables, the mean species richness, the standard error and the percentage difference in species richness compared to the total mean species richness for fields within that category are given. P-values associated with One-Way ANOVA and Kendall's Tau are given with the following scale: * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.

Figure 1. Plots showing the results of Canonical correspondence analysis (CCA) investigating the impacts of a range of environmental and management variables (plot 1) on weed communities (plot 2). Variables included in plot 1 are as follows: S. Date = Sowing date; W. wheat = winter wheat; Rape = Oilseed rape, (underlined crop names indicate that the crop was a preceding crop); NT = no-tillage; MT = minimum-tillage; CT = conventional tillage; Hdg.= fields surrounded by hedges; Bocage = fields surrounded by hedges and meadows. A = clay, AL = clay loam, AS = sandy clay, L = silt loam, LS = silty clay, S = sandy loam and sand. The arrows indicate the direction and magnitude of responses. In plot 2 species codes refer to Bayer Codes (Bayer, 1992). Species with low weight (frequencies of occurrence<5%) are not shown.

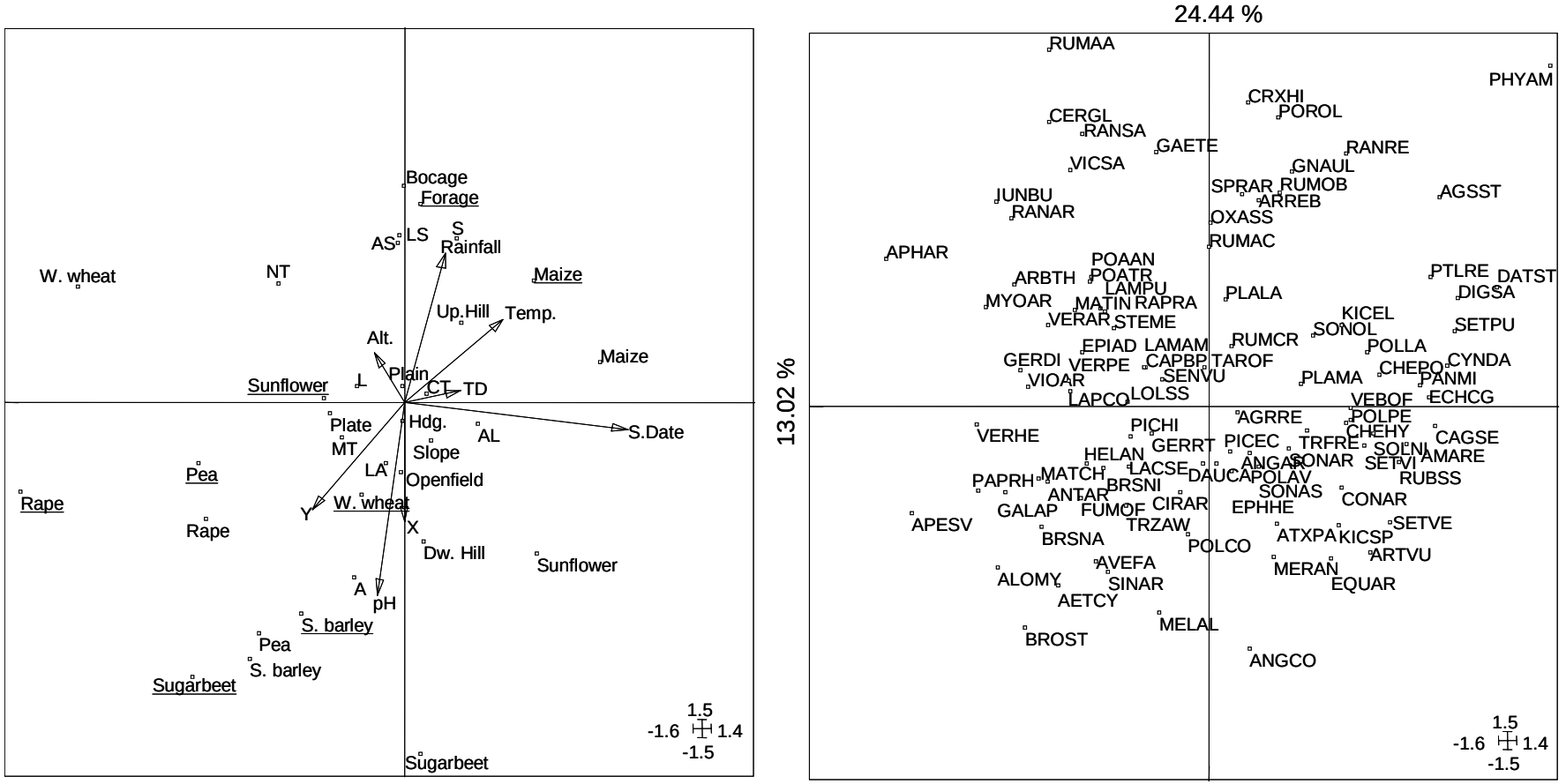


Figure 2 Principal Components Analysis plot showing the correlations between species richness and environmental gradients and management practices. Abbreviations are as used in Fig. 1.

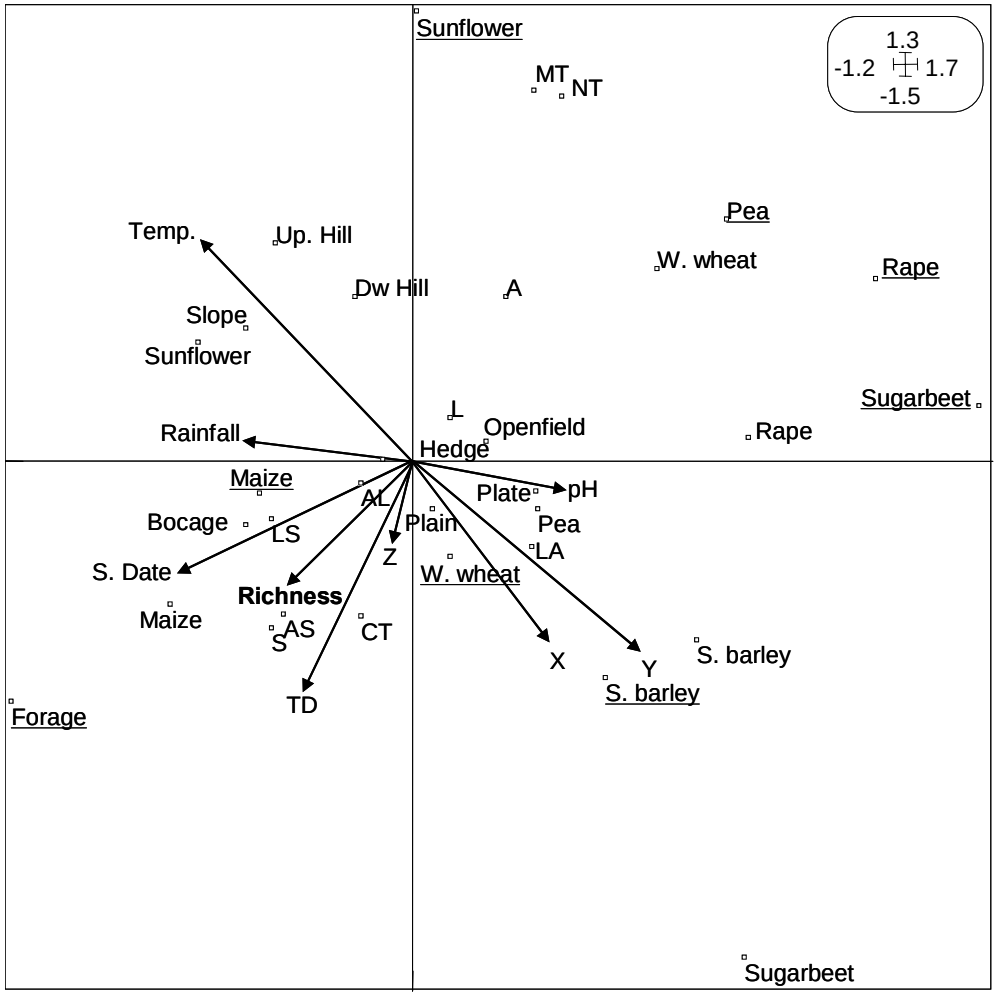
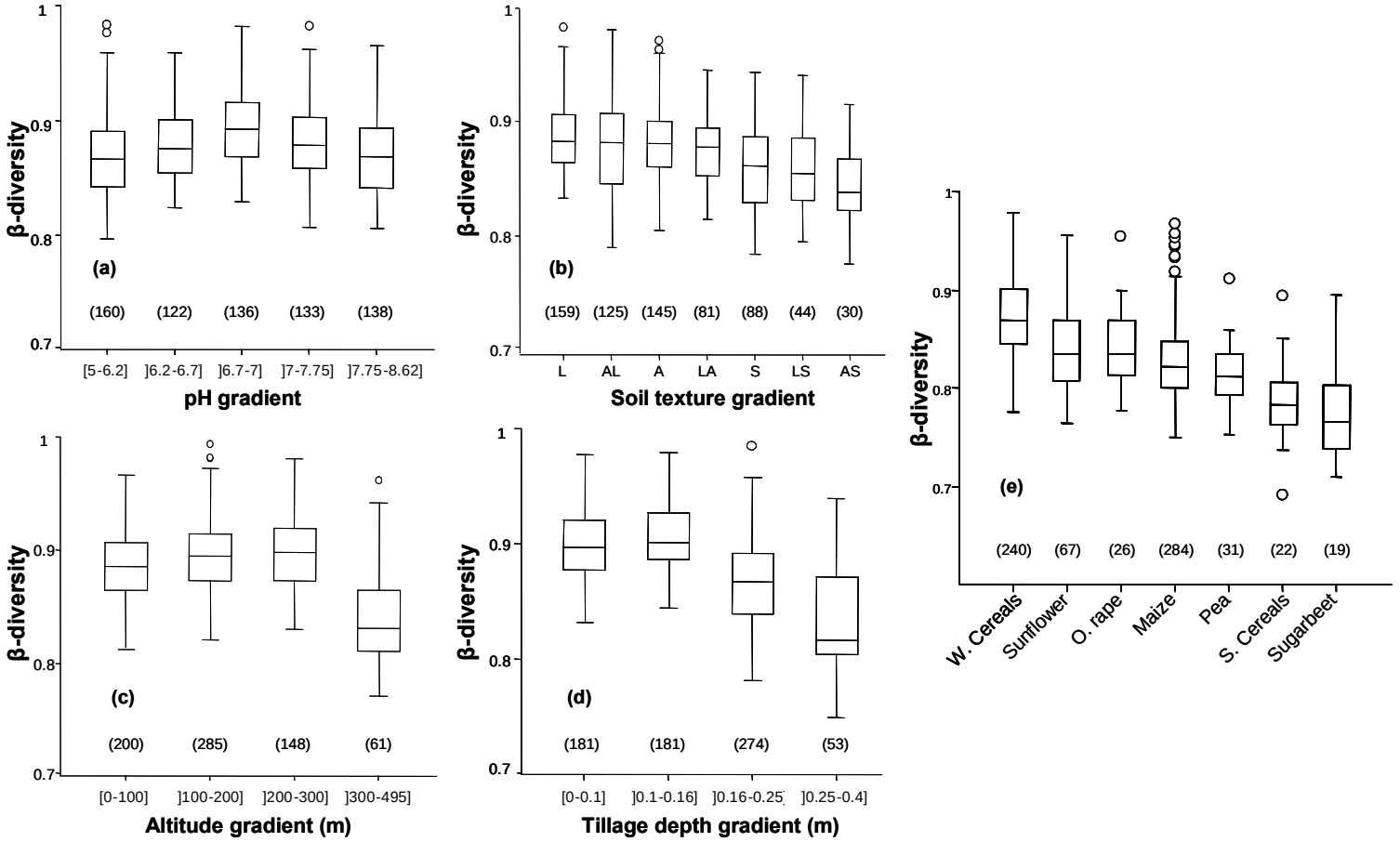


Figure 3. β-diversity (measured using mean pair-wise Jaccard dissimilarity index) in relation to; a) pH, b) soil texture, c) altitude, d) tillage depth and e) crop type. On the X-axis, samples were grouped according to practical significance along the gradients. For categorical variables, groups of samples were ordered from maximal to minimal β-diversity. For soil texture, abbreviations are as used in Fig. 1. Boxes represent interquartile ranges, containing 50% of values; the line across boxes is the median values; the whiskers are drawn from the top of the box up to the largest data point less than 1.5 times the box height from the box (the "upper inner fence"), and similarly below the box. Values outside the inner fences are shown as circles. Numbers in brackets refer to the number of samples in each group.



Article II :

Fried, G., Reboud, X., 2007.

Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de culture.

Oléagineux, Corps Gras, Lipides 14 : 130-138.

Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de culture

Guillaume FRIED
Xavier REBOUD

INRA, UMR n° 1210 INRA, Univ. Bourgogne, ENESAD « Biologie et Gestion des Adventices », 17, rue Sully, BP 86510, 21065 DIJON cedex <reboud@dijon.inra.fr>

Abstract: *The weed monitoring in France ('Biovigilance Flore') conducted between 2003 and 2005 was used in order to compare the oilseed rape (Brassica napus L.) weed flora with a former weed survey realized in the middle of the 1970's. Using the kind and the degree of specialization of the weed species, this study shows that multiple selective processes operate at various temporal scales, ranging from the crop (one year), to the rotation (about three years) and to decades. Compared to the 1970's, there are more generalist weed species in oilseed rape crops nowadays. In the same time, the number of weed species highly adapted to oilseed rape has increased. About 30 % of the increasing species have been selected by one or several cultivation methods used in oilseed rape culture. But the homogenization of the weed flora could be due to (1) the extension of some rotations including summer crops (maize, sunflower) which could favour the species able to rebuild their soil seed bank every year and (2) the standardization of environmental cropping conditions which could threaten the species highly adapted to particular environments (temporarily waterlogged soils). On a national scale, the soil and the climate are the most effective factors acting on weed species composition. They make the oilseed rape weed flora of the West plains stand out from the flora of the North-East limestone plateau. The effect of interaction between crop rotation and environmental conditions is discussed.*

Key words: *weed flora, Brassica napus L., species turnover, specialist vs. generalist species, new agricultural practices, tillage system*

Introduction

La flore adventice et son évolution sont contraintes à plusieurs échelles temporelles [1]. Par le choix du type de travail du sol, la date de semis, la nature de la culture implantée et les pratiques associées (fertilisation, désherbage), l'agriculteur impose chaque saison culturale un ensemble de perturbations particulières. À moyen terme, la succession de différentes cultures durant la rotation constitue une séquence originale de perturbations qui confère, via les succès et les échecs des espèces, une trajectoire à la communauté de mauvaises herbes hébergées. À ces cycles annuels et pluriannuels s'ajoute à plus long terme l'effet de l'adoption de nouvelles techniques culturales : généralisation du désherbage chimique, nouveaux désherbants sur le marché, modification de la profondeur de travail du sol, etc. La théorie des filtres considère que l'assemblage des espèces en communauté est déterminé par les contraintes environnementales qui agissent comme des filtres sélectionnant les espèces ayant des traits biologiques adaptés [2]. Appliquée à une parcelle cultivée, cette théorie schématise les techniques culturales comme la superposition de plusieurs filtres. Certains sont quasi-identiques tous les ans et définissent les caractéristiques du milieu cultivé tels que perturbations superficielles du sol lors du semis. D'autres peuvent varier chaque année (date de semis, nature des herbicides utilisés) ou évoluer sur le plus long terme (part de l'assolement labouré ou place dédiée à de nouvelles espèces cultivées). Parmi ce dernier type de filtres, les agrosystèmes cultivés ont été marqués durant les 50 dernières années par l'introduction de plusieurs nouvelles espèces cultivées (sorgho, soja) et/ou leur extension sur de plus vastes surfaces (colza, tournesol, maïs). Ceci a eu pour conséquence de modifier profondément les rotations et d'introduire un ensemble de pressions de sélection nouvelles ou différentes sur la flore (date et densité de semis, niveaux de fertilisations, nature des désherbants, date de fermeture du milieu et date de récolte) dont on peut chercher à estimer l'impact.

L'étude de l'évolution de la flore du tournesol a montré qu'au cours de ces 30 dernières années, une très forte sélection s'est exercée sur les communautés adventices, favorisant les espèces ayant des traits biologiques proches du tournesol (grande taille, héliophilie, phénologie calée sur la culture, tolérance aux herbicides utilisées) [3]. Qu'en est-il pour le colza ? En 1977, lors du premier inventaire national de la flore adventice [4], le colza avait un historique d'utilisation encore récent sur de nombreuses parcelles échantillonnées. Le retour plus régulier de cette culture dans la rotation amènerait à attendre une spécialisation des communautés adventices du colza. Parallèlement, l'introduction d'autres nouvelles cultures dans les rotations (maïs, tournesol) pourrait favoriser au contraire une homogénéisation de la flore autour de quelques espèces (« passe-

Article reçu le 2 août 2006
accepté le 12 janvier 2007

doi: 10.1684/ocl.2007.0098

partout ») ubiquistes. Ainsi, se pose l'alternative suivante : la flore adventice évolue-t-elle plutôt vers la réussite de quelques espèces peu exigeantes qui réussissent quelles que soient les conditions culturales à accroître leur stock de semences (espèces généralistes) ou, au contraire, vers des communautés, composites d'espèces à degré de spécialisation élevée ? Les objectifs de cet article se déclinent ainsi en trois étapes : i) mettre en évidence les évolutions majeures de la flore adventice du colza depuis les années 1970, ii) mesurer le degré de spécialisation des espèces par rapport aux conditions environnementales et/ou culturales, iii) estimer le poids des différentes variables sur l'évolution de la composition floristique, à travers leur capacité à différencier les espèces en progression de celles en régression.

Matériels et méthodes

Données floristiques

Les données sont issues du réseau Biovigilance Flore, un observatoire permanent de la flore adventice des grandes cultures couvrant toute la France métropolitaine et une gamme étendue de systèmes de cultures [5]. 166 relevés de flore effectués dans des zones témoins non désherbées des parcelles cultivées en colza entre 2003 et 2005 ont pu ainsi être comparés aux 198 relevés effectués dans la même culture entre 1973 et 1976 dans les zones témoins des essais d'homologation des herbicides [4]. Pour chacune des périodes, les relevés de flore ont été réalisés selon la méthode mise au point par G. Barralis [6]. L'ensemble des espèces détectées sur une surface de 2000 m^2 est recensé. Un coefficient d'abondance variant de 1 à 5 et exprimant le nombre d'individus observé au m^2 (d) est attribué à chaque espèce : (1) $d < 1$ / m^2 ; (2) : $1 \leq d < 3$ / m^2 ; (3) : $3 \leq d < 20$ / m^2 ; (4) : $20 \leq d < 50$ / m^2 ; (5) : $d \geq 50$ / m^2. Afin de rester homogène avec l'étude des années 1970, les espèces ayant un coefficient d'abondance inférieur à 2 (qui peuvent être considérées comme accidentelles) ont été éliminées. Ainsi, lorsque la fréquence d'une espèce est égale à 50 %, cela signifie que l'espèce a été rencontrée 50 fois avec un cœfficient d'abondance supérieur ou égal à 2 pour 100 relevés effectués [4]. L'échantillonnage de chaque parcelle couvre deux périodes de la campagne culturale : les premières levées d'adventices en automne (octobre/novembre) et la sortie de l'hiver, avant fermeture complète du couvert végétal (février/mars).

Durant les deux périodes d'échantillonnages, l'essentiel des relevés s'est échelonné selon un axe Nord-Est (Moselle-Nord) à Sud-Ouest (Charente-Maritime). Les zones de relevés sont restées représentatives de certains noyaux de production tels que la Marne ou la Vienne, d'autres sont aujourd'hui plus représentés, conformément à l'évolution des surfaces emblavées en colza (Côte d'Or, Deux-Sèvres, Yonne). S'il y a eu une certaine évolution du poids relatif des différentes régions échantillonnées, il n'y a cependant pas eu d'extension de l'aire totale des relevés. Pour tenir compte des différences relatives à la taille de l'échantillon et aux poids variables affectés aux différentes régions, les fréquences des espèces dans les années 1970 sont comparées à l'intervalle de confiance à 5 % calculé autour de la fréquence relative des espèces entre 2003 et 2005. Les données de la première enquête étant uniquement disponibles sous la forme d'une liste synthétique concernant les 26 espèces majeures, les analyses sont restreintes à ces espèces majeures. Le découpage de la France en quatre régions (Nord-Bassin Parisien, Ouest, Sud-Ouest et Est) lors de la première enquête [4] a permis de mesurer l'évolution du statut des espèces aux échelles nationale et régionale.

Données mésologiques

Pour chaque parcelle échantillonnée entre 2003 et 2005, des questionnaires remplis par les agriculteurs donnent accès aux conditions environnementales de la parcelle et aux pratiques culturales qui y ont été conduites. En raison de données manquantes, seules 98 parcelles et 12 variables ont servit à établir les corrélations entre flore adventice, milieu physique et techniques culturales pour la période 2003-2005 *(tableau 1)*. Les variables concernant les herbicides montrant une gamme étendue de modalités, n'ont été utilisées dans les analyses multifactorielles qu'en variables supplémentaires. Le mode de travail du sol oppose la pratique du non-labour (semis-direct) et les techniques culturales simplifiées (TCS) (semis uniquement précédé d'un passage de herse) au labour conventionnel avec retournement d'une couche de sol. La connaissance de la profondeur maximale de travail du sol constitue une mesure de l'intensité de ces perturbations. À partir des coordonnées géographiques de la parcelle (longitude, latitude, altitude), les données climatiques (température minimale et précipitation) de Météo-France ont été obtenues par la méthode d'interpolation Aurelhy [7] sur la moyenne des trois dernières décennies complètes (1971-2000).

Analyse de la nature et du degré de spécialisation des espèces

Afin de mesurer l'effet des facteurs agro-écologiques sur la flore adventice, trois indices de spécialisation ont été calculés. Le premier indice reflète l'amplitude écologique des espèces (*Sgene*), tous facteurs confondus (*i.e.* par rapport au type de culture, au type de sol, à la région climatique, etc.), un second indice donne plus précisément le degré d'affinité des espèces aux différents types de culture (*Scrop*) et enfin, un troisième indice exprime la spécialisation des espèces au sein de la diversité des situations agro-écologiques existant dans les cultures de colza (*Srape*).

1) *Sgene* : l'amplitude écologique des espèces a été obtenu en calculant le pouvoir indicateur des espèces en suivant la méthodologie mise au point par Brisse *et al.* [8]. Cet indice indépendant de toutes variables du milieu, est basé sur la notion de fidélité des espèces entre elles. Il permet sur cette base de distinguer simplement les espèces spécialistes qui se trouvent statistiquement associées à un ensemble restreint d'espèces (*Sgene* élevé) de celles, plus généralistes, qui ont une distribution plus aléatoire, avec pour conséquence un lien statistique faible avec un ensemble étendu d'espèces (*Sgene* faible).

2) *Scrop* : Pour estimer le degré d'affinité par rapport au type de culture, nous avons utilisé la procédure IndVal [9]. Cette méthode permet de calculer la valeur indicatrice (IV) des espèces par rapport à des groupes de relevés, issus dans le cas présent d'une classification non hiérarchique définie volontairement par le type de culture. La valeur indicatrice des 243 espèces adventices présentes dans 1554 relevés (issus du réseau Biovigilance Flore) a donc été calculée en fonction de leurs fréquences et de leurs abondances au sein des cultures rangées en sept catégories : 1-céréales d'hiver ; 2-colza ; 3-céréales de printemps ; 4-protéagineux ; 5-betteraves ; 6-tournesol/soja et 7-maïs/sorgho.

L'indice IV combine pour chaque espèce *i*, une valeur d'abondance relative (A) et de fréquence relative (B) par rapport à chaque groupe de stations occupées par la culture *j* : $IV = (A_{ij}/A_{i.}) \times (B_{ij}/B_{.j}) \times 100$. Ces deux valeurs représentant des informations indépendantes, sont multipliées. L'indice est ensuite exprimé en pourcentage. Le cas extrême d'un indice de 100 % pour une culture signifie que l'on trouve une espèce dans tous les relevés réalisés dans cette culture et qu'elle est en même temps absente de tous les relevés des autres cultures. La significativité des valeurs indicatrices est mesurée au moyen d'un test de permutation de Monte Carlo (source) réalisé par 1000 permutations aléatoires.

3) Afin de préciser la nature de la spécialisation des espèces au sein des grands types de situations pédo-climatiques et d'itinéraires culturaux dans le colza (*Srape*), une analyse multivariée permettant de mesurer la corrélation entre matrice floristique et mésologique a été réalisée. En raison de la nature à la fois qualitative et quantitative des variables du

Tableau 1. *Caractéristiques des 4 principales situations agro-écologiques des parcelles de colza. Moyennes et intervalles de confiance (à 5 %) des variables quantitatives et pourcentage de chaque modalité des variables qualitatives.*

Variables	**I**		**II**		**III**		**IV**	
Variables qualitatives	%		%		%		%	
Texture du sol								
Argileux	**63**		**22**		**23**		**50**	
Argilo-limoneux	**11**		**14**		**14**		**00**	
Limoneux	**11**		**14**		**45**		**14**	
Limono-argileux	**04**		**32**		**18**		**07**	
Sablonneux	**11**		**18**		**00**		**29**	
Type de travail du sol								
TCS	**17**		**91**		**00**		**72**	
Labour conventionnel	**83**		**09**		**100**		**28**	
Précédent cultural								
Blé hiver	**42**		**50**		**76**		**50**	
Orge d'hiver	**29**		**45**		**12**		**44**	
Orge de printemps	**29**		**05**		**12**		**06**	
Antécédent cultural								
Céréales d'hiver	/		**86**		/		**29**	
Cultures estivales (maïs, tournesol)	/		**14**		/		**71**	
Variables quantitatives	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**
Latitude	**48,38**	0,33	**47,50**	0,30	**47,95**	0,40	**46,47**	0,51
Longitude	**3,95**	0,28	**4,38**	0,36	**1,74**	0,42	**0,26**	0,49
Altitude (en m)	**164,89**	17,47	**225,78**	16,71	**122,05**	12,56	**130,82**	29,37
Température minimale (en °C)	**– 0,75**	0,19	**– 1,22**	0,26	**0,45**	0,15	**1,11**	0,26
Précipitation annuelle (mm)	**733,61**	15,71	**796,46**	28,32	**707,39**	14,92	**749,97**	44,48
pH du sol	**7,26**	0,21	**6,89**	0,12	**7,08**	0,17	**6,97**	0,20
Date de semis (0 = 1er janvier))	**– 130,13**	2,10	**– 127,90**	1,96	**– 125,43**	1,95	**– 120,26**	2,80
Profondeur de labour (en m)	**0,16**	0,03	**0,04**	0,03	**0,20**	0,02	**0,10**	0,04
Surface de la parcelle (en ha)	**7,57**	2,34	**9,67**	2,99	**12,92**	3,24	**8,01**	1,71
Désherbage	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**
Nomb. de familles chimiques utilisées	**2,24**	0,38	**2,74**	0,32	**2,08**	0,37	**2,28**	0,46
Nomb. de mat. act. par passage	**1,99**	0,37	**2,20**	0,34	**1,88**	0,36	**1,87**	0,42
Nomb. de passages	**1,72**	0,38	**1,87**	0,33	**1,62**	0,26	**1,67**	0,33
% de la dose homologuée	**0,82**	0,07	**0,85**	0,05	**0,90**	0,08	**0,82**	0,07
Indices de diversité	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**	**Moy.**	**Int. 5 %**
Densité moyenne (plantes/m^2)	**23,17**	6,46	**34,57**	6,45	**30,93**	7,24	**45,10**	8,45
Richesse spécifique	**8,17**	2,68	**11,83**	2,08	**11,36**	2,55	**15,10**	2,81
Diversité (Indice de Shannon)	**2,52**	0,43	**3,34**	0,25	**3,05**	0,42	**3,67**	0,25
Equitabilité	**0,967**	0,010	**0,974**	0,005	**0,975**	0,008	**0,967**	0,009

milieu *(tableau 1)*, nous avons dans un premier temps procédé à une analyse dite de « Hill & Smith » [10]. L'analyse de « Hill & Smith » autorise le mélange d'une analyse en composantes principales (ACP) normée sur variables quantitatives et d'une analyse des correspondances multiples (ACM) sur variables qualitatives. Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a ensuite été réalisée sur les coordonnées de l'analyse « Hill & Smith » avec la méthode d'agrégation de Ward [11]. Ce traitement regroupe donc de manière hiérarchique les parcelles les plus homogènes du point de vue des variables agro-écologiques considérées. Dans un second temps, la même procédure IndVal a été utilisée pour calculer la valeur indicatrice (IV) des 128 espèces présentes pour chaque partition de la CAH ; une espèce répartie dans toutes les conditions étant bien sûr moins spécialisée qu'une espèce concentrée sur un nombre restreint de partitions. Enfin, pour préciser les relations entre les espèces et les variables agro-écologiques, une analyse de co-inertie [12] a été réalisée entre les triplets statistiques mésologiques (issue de l'analyse Hill & Smith) et floristiques (issue d'une ACP). Toutes les analyses statistiques multivariées ont été réalisées à l'aide du logiciel Ade-4 [13].

Résultats

Évolution de la flore

Les 26 espèces majeures des deux périodes se répartissent en 16 familles taxonomiques. Les quatre familles botaniques les mieux représentées constituent plus de la moitié des espèces majeures (53,13 %) : Poacées (6 espèces), Astéracées (5 espèces), Brassicacées (4 espèces) et Caryophyllacées (3 espèces). Les communautés sont très largement dominées par des espèces annuelles : le pourcentage d'espèces vivaces est faible (4 %) et reste stable entre les deux périodes, avec la régression d'*Elytrigia repens* compensée par la progression de *Cirsium arvense*. La proportion de Poacées, les 26 espèces les plus fréquentes, a diminué passant de

27 % à 12 %. Parmi les thérophytes, la proportion d'espèces estivales est passée d'une à quatre espèces. Le *tableau 2* donne les rangs et les fréquences relatives des 50 principales espèces adventices pour les deux périodes de relevés ainsi que leur tendance évolutive aux échelles nationale et régionale.

1) À l'échelle de la France, sept espèces ont fait leur entrée au sein des 26 espèces classées comme majeures sur la base des fréquences. Cela correspond à un changement majeur de statut en 30 ans pour des espèces comme *Geranium dissectum*, *Sonchus asper* et *Chenopodium album.* Très rares dans les cultures de colza durant les années 1970 (fréquences quasi nulles, inférieures à 3,6 %), ces espèces se développent aujourd'hui dans 15 à 17 % des parcelles. Dans une moindre mesure, c'est également le cas de *Lapsana communis*, *Solanum nigrum*, *Cirsium arvense* et *Polygonum persicaria*, qui ont au moins doublé leur fréquence dans les cultures de colza avec une présence actuelle dans environ 9 % des parcelles. Sont également dans ce cas de figure, des espèces comme *Senecio vulgaris*, *Lolium* spp. ou *Mercurialis annua* qui bien que figurant déjà parmi les 26 espèces majeures dans les années 1970, passent de fréquences faibles comprises entre 4 et 7 % des parcelles à des fréquences importantes autour de 14-26 % voire 20-33 % pour *M. annua*. Des espèces déjà très abondantes il y a 30 ans ont continué à progresser et dominent aujourd'hui la flore du colza : *Sinapis arvensis*, *Viola arvensis*.

À l'opposé, *Alopecurus myosuroides* et *Papaver rhoeas* ont régressé mais restent à des fréquences élevées, tandis que *Avena fatua* est en déclin plus marqué. Des espèces peu fréquentes dans les années 1970 se raréfient encore un peu plus : *Elytrigia repens*, *Arabidopsis thaliana* et *Avena sterilis*. ssp. *ludoviciana*. Enfin, *Aphanes arvensis*, *Matricaria recutita, Matricaria perforata, Stellaria media, Veronica hederifolia* et *Veronica persica* sont en régression tout en maintenant un niveau de fréquence intermédiaire proche de 10 %.

2) À l'échelle régionale, la progression de certaines espèces se limite soit aux régions des plateaux calcaires de l'Est (*Geranium rotundifolium*, *Cirsium arvense*, *Lapsana communis, Aethusa cynapium*) soit aux plaines de l'Ouest (*Euphorbia helioscopia*, *Polygonum persicaria*, *Polygonum aviculare*, *Anagallis arvensis*). *Alopecurus myosuroides* demeure la principale espèce adventice des colzas de l'Est, tandis que dans l'Ouest, *M. annua* est devenue l'adventice majeure des cultures de colza au cours des 30 dernières années.

Nature et degré de spécialisation des espèces

Amplitude écologique (Sgene)

La comparaison des listes des 26 adventices les plus fréquentes entre les périodes 1973-76 et 2003-05 montre que, de nos jours, le colza héberge des espèces plus ubiquistes qu'il y a 30 ans, avec un degré de spécialisation moyen passant de $Sgen_{1970} = 4,17$ (+/– 0,36) à $Sgen_{2000} = 3,84$ (+/– 0,19). Cette évolution est en limite de significativité (test de Student, $p = 0,06$) mais est cependant beaucoup plus marquée dans les plaines de l'Ouest où le nombre d'espèces généralistes en progression est plus important, faisant significativement baisser le degré de spécialisation moyen des 26 espèces majeures de $Sg_{1970} = 4,20$ à $Sg_{2000} = 3,76$ ($p < 0,05$). Les espèces en progression sont significativement plus généralistes que celles en régression ($p < 0,05$, quelles que soient l'échelle et la région considérée). Les espèces stables ont aussi un degré de spécialisation intermédiaire.

Degré d'affinité à la culture (Scrop)

Sur les 243 espèces détectées dans le réseau « Biovigilance Flore », 20 sont indicatrices de la culture du colza (soit un cinquième des espèces détectées dans cette culture), dont 5 Brassicacées et 3 Géraniacées *(tableau 3)*. Seules 40 % de ces espèces spécifiques du colza sont des espèces majeures de cette culture au niveau national (rang < 25, F > 8 %) ; 45 % restent des adventices localisées, peu fréquentes au niveau national (rang > 50 ; F < 2,5 %: *Thlaspi arvense*, *Scandix pecten-veneris*, *Anchusa arvensis*) et 15 % présentent un statut intermédiaire (*Geranium rotundifolium*, *Bromus sterilis* et *Calepina irregularis*). Le nombre d'espèces inféodées au colza a doublé au sein des 26 espèces les plus fréquentes de cette culture, passant de 16 à 32 % des espèces. Ces espèces représentent ainsi 31 % des espèces en progression. Parallèlement, on assiste à une forte régression des spécialistes des céréales (64 % des espèces en régression). Dans le même temps, le nombre de spécialistes des « nouvelles cultures » de printemps (maïs, tournesol) a été multiplié par quatre (passant de 1 à 4 espèces parmi les 26 plus fréquentes dans le colza).

Degré de spécialisation aux situations agro-écologiques des cultures de colza (Srape)

La CAH effectuée sur les 12 variables agro-écologiques considérées permet de distinguer quatre grands types de situations (notés I, II, III et IV) dont les caractéristiques mésologiques sont résumées dans le *tableau 1*. Pour un cinquième des parcelles analysées, nous disposons de trois années de recul sur la rotation *(tableau 1)*. L'analyse des successions culturales montre alors clairement qu'au-delà du précédent cultural (qui est toujours une céréale), les groupements II et IV se distinguent très nettement par le type de rotation. 86 % des parcelles du groupe II sont des parcelles où le colza s'insère dans une rotation de type « colza-blé-orge » alors que cette proportion se réduit à 29 % dans le groupe IV où 71 % des colzas appartiennent à une rotation de type « céréales-(tournesol ou maïs)-céréales-colza ».

Les variations de la fréquence et de l'abondance de certaines espèces ne sont pas significativement différentes entre les quatre groupes de parcelles *(tableau 4)* : *Viola arvensis, Sinapis arvensis*, *Lolium* spp., *Raphanus raphanistrum, Myosotis arvensis* et *Lapsana communis*. D'autres espèces apparaissent en revanche comme bien plus inféodées à certaines situations : *Geranium dissectum*, *Alopecurus myosuroides*, *Geranium rotundifolium*, *Bromus sterilis, Cirsium arvense* et *Geranium molle* sont significativement indicatrices du groupe II (région Centre-Est, plateau, travail du sol superficiel, rotation « colza-blé-orge ») tandis que *Mercurialis annua*, *Senecio vulgaris* et *Chenopodium album* sont liées au groupe IV (région Centre-Ouest, plaine, climat doux en hiver, rotations incluant une ou plusieurs cultures estivales). Les conditions environnementales des groupes I et III ne semblent pas développer une flore indicatrice marquée. L'analyse de co-inertie (résultats non présentés) confirme ces résultats et permet de préciser certaines relations espèces-milieu. Ainsi, les parcelles conduites en non-labour sont caractérisées par des abondances significativement plus élevées de repousses d'orge (*Hordeum vulgare*) et des adventices *Sinapis arvensis*, *Viola arvensis*, *Bromus sterilis*, *Geranium dissectum* et *Capsella bursa-pastoris*, tandis que les parcelles où les labours sont les plus profonds sont dominées par *Chenopodium album, Apera spica-venti*, *Lamium purpureum* et *Polygonum persicaria*.

Discussion

La nature hétérogène et incomplète des données tout comme la focalisation sur les 26 espèces les plus communes peut avoir conduit à appréhender diversement le poids de certains facteurs dans l'évolution de la flore exprimée dans la culture de colza. Nos résultats montrent cependant que les techniques d'ordination et de classification de la végétation semblent suffisamment robustes pour extraire les principales tendances agro-écologiques sous-jacentes aux changements de statut des espèces. En intégrant en particulier la dimension spécialiste/ubiquiste de la flore rencontrée pour différents facteurs, cette analyse illustre l'intérêt d'étudier l'évolution des communautés adventices à différentes échelles emboîtées pour saisir la complexité des processus en jeu.

Tableau 2. *Évolution de la fréquence entre 1973-1976 et 2002-2005, amplitude écologique (Sgene) et degré d'affinité avec les cultures (Scrop) des principales espèces adventices du colza.*

Espèces	2005		1975		Evolution[b]	S_{gene}	S_{crop}[c]
	Rang	Fréq. %[a] (min-max)	Rang	Fréq.	Nationale (Ouest/Est)	Degré de spécialisation	(Lien à une culture)
Triticum spp.	1	30,1 (23-37,1)	?	?	? (?/ ?)	3,97	Colza (25,23**)
Viola arvensis	2	28,2 (21,3-35,1)	10	19,7	+ (+/+)	3,68	CerHiv (9,11**)
Capsella bursa-pastoris	3	27,6 (20,7-34,5)	8	21,7	= (+/+)	3,43	Colza (13,75**)
Sinapis arvensis	3	27,6 (20,7-34,5)	11	19,2	+ (+/+)	3,76	CerPri (11,02**)
Alopecurus myosuroides	5	27 (20,2-33,8)	1	52,1	- (-/=)	4,11	CerPri (8,79**)
Mercurialis annua	6	26,4 (19,6-33,1)	23	4,6	+ (+/+)	3,56	Bett. (15,13**)
Senecio vulgaris	7	20,9 (14,6-27,1)	19	6,6	+ (+/+)	3,19	Tournesol (11,00**)
Lolium spp.	8	19,6 (13,5-25,7)	17	6,6	+ (+/+)	3,41	Colza (8,34**)
Galium aparine	9	19 (13-25)	9	20,7	= (=/=)	3,88	CerPri (10,43**)
Hordeum spp.	10	19 (13-25)	?	?	? (?/ ?)	4,57	Colza (25,77**)
Papaver rhoeas	11	17,8 (11,9-23,7)	5	26,8	- (=/=)	4,09	CerPri (8,79**)
Geranium dissectum	12	17,2 (11,4-23)	> 26	< 3,6	N (N/N)	4,10	Colza (28,04**)
Sonchus asper	13	16 (10,3-21,6)	> 26	< 3,6	N (N/N)	3,25	Tournesol (7,35**)
Chenopodium album	14	15,3 (9,8-20,9)	> 26	< 3,6	N (N/N)	3,21	Maïs (24,38**)
Matricaria recutita + perforata	15	14,1 (8,8-19,5)	4	31,3	- (=/=)	3,85 et 3,93	Prot. (6,22*) et Bett. (2,99*)
Raphanus raphanistrum	15	14,1 (8,8-19,5)	13	15,2	= (=/+)	3,84	Colza (5,78**)
Myosotis arvensis	17	13,5 (8,3-18,7)	18	6,6	+ (+/+)	4,54	Colza (8,54**)
Poa annua	18	12,3 (7,2-17,3)	12	16,7	= (+/-)	3,59	CerHiv (11,15**)
Aphanes arvensis	19	11,7 (6,7-16,6)	7	23,7	- (=/-)	5,21	CerHiv (8,95**)
Veronica hederifolia	20	11 (6,2-15,9)	6	26,3	- (-/=)	4,45	CerHiv (14,89**)
Solanum nigrum	21	9,8 (5,2-14,4)	> 26	< 3,6	N (?/N)	3,49	Maïs (22,19**)
Stellaria media	21	9,8 (5,2-14,4)	2	49,5	- (-/-)	3,52	CerHiv (10,71**)
Lapsana communis	23	9,2 (4,8-13,6)	> 26	< 3,6	N (?/N)	4,07	Colza (4,55**)
Cirsium arvense	24	8,6 (4,3-12,9)	> 26	< 3,6	N (?/N)	3,44	Bett. (7,64**)
Lamium purpureum	24	8,6 (4,3-12,9)	21	5,1	=(+/=)	3,80	-
Polygonum persicaria	24	8,6 (4,3-12,9)	> 26	< 3,6	N (N/?)	3,51	Maïs (11,87**)
Veronica persica + polita	27	9,2 (4,8-13,6)	3	31,8	- (=/-)	3,65 et 4,52	CerHiv (7,89**)
Fumaria officinalis	28	8 (3,8-12,1)	16	9,1	= (+/-)	3,82	CerPri (8,38**)
Euphorbia helioscopia	29	7,4 (3,4-11,4)	> 26	< 3,6	? (N/?)	3,67	Tournesol (4,70*)
Sonchus oleraceus	29	7,4 (3,4-11,4)	> 26	< 3,6	? (?/?)	3,55	-
Ranunculus sardous	31	6,7 (2,9-10,6)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,47	-
Anagallis arvensis	32	6,1 (2,5-9,8)	> 26	< 3,6	? (N/?)	3,37	-
Geranium rotundifolium	32	6,1 (2,5-9,8)	> 26	< 3,6	? (?/N)	3,94	Colza (3,47**)
Polygonum aviculare	32	6,1 (2,5-9,8)	> 26	< 3,6	? (N/?)	3,19	CerPri (12,43**)
Convolvulus arvensis	35	5,5 (2-9)	> 26	< 3,6	? (?/?)	3,57	Tournesol (11,93**)
Daucus carota	35	5,5 (2-9)	> 26	< 3,6	? (?/?)	3,71	Tournesol (5,57**)
Bromus sterilis	37	4,9 (1,6-8,2)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,34	Colza (4,67**)
Picris hieracioides	38	4,3 (1,2-7,4)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,38	-
Aethusa cynapium	39	3,7 (0,8-6,6)	> 26	< 3,6	? (?/+)	4,31	Bett. (10,32**)
Chenopodium hybridum	39	3,7 (0,8-6,6)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,46	-
Chenopodium polyspermum	39	3,7 (0,8-6,6)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,47	Maïs (6,64**)
Calepina irregularis	39	3,7 (0,8-6,6)	> 26	< 3,6	? (?/?)	5,84	Colza (3,62**)
Poa trivialis	39	3,7 (0,8-6,6)	22	4,72	? (=/=)	4,12	-
Taraxacum officinale	39	3,7 (0,8-6,6)	> 26	< 3,6	? (?/?)	3,45	-
Veronica arvensis	39	3,7 (0,8-6,6)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,13	-
Cerastium spp.	39	3,7 (0,8-6,6)	20	5,6	= (=/=)	7,97 et 4,50	CerHiv (4,63**)
Lactuca serriola	47	3,1 (0,4-5,7)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,00	-
Ammi majus	48	2,5 (0,1-4,8)	> 26	< 3,6	? (?/?)	4,49	Tournesol (3,45**)
Arenaria serpyllifolia	49	2,5 (0,1-4,8)	> 26	< 3,6	? (?/?)	5,97	-
Avena fatua	50	2,5 (0,1-4,8)	14	12,1	- (=/-)	4,10	Prot. (10,79**)
Elytrigia repens	65	1,2 (0-2,9)	25	3,6	- (?/?)	3,77	-
Arabidopsis thaliana	80	0,6 (0-1,8)	24	4,5	- (-/=)	4,90	CerHiv (2,61*)
Avena sterilis subsp. *ludoviciana*	> 100	0 (0-0)	15	9,6	- (-/?)	7,26	-
Spergula arvensis	> 100	0 (0-0)	26	3,6	- (-/-)	4,51	Maïs (4,30**)

* significatif à $p < 0.05$;** significatif à $p < 0.01$.

[a] Les espèces accidentelles ayant un coefficient d'abondance inférieur à 2 n'étant pas considérées dans le calcul de la fréquence, une fréquence de 50 % signifie que l'espèce a été rencontrée 50 fois avec un cœfficient d'abondance supérieur ou égal à 2 pour 100 relevés effectués.

[b] '+' : en progression ; '=' stable ; '-' : en régression ; 'N' : nouveau parmi les 26 espèces majeures.

[c] CerHiv = céréales d'hiver, CerPri = céréale de printemps, Prot = protéagineux, Bett = betterave.

Tableau 3. *Liste des espèces significativement indicatrices de la culture de colza. Les notes de sensibilité aux herbicides du colza ont été recalculées à partir des données compilées par Mamarot et Rodriguez [17]. Les codes couleurs reflétant la sensibilité des espèces pour chaque formulation commerciale ont été traduits en variables ordinales de 1 (efficacité inférieure à 70 %) à 7 (efficacité au moins supérieure à 95 %). Pour chaque espèce, la valeur moyenne par rapport aux herbicides utilisés en colza a été ramenée sur une base 100. Ainsi, une espèce qui aurait un indice de sensibilité de 100 % serait très sensible à tous les herbicides du colza tandis qu'une espèce ayant un indice de 0 % ne serait contrôlée par aucun de ces herbicides.*

Espèces	Famille	S_{crop} (IndVal)	Sensibilité aux herbicides du colza
Geranium dissectum	Geraniaceae	28,04**	30,00
Capsella bursa-pastoris	Brassicaceae	13,75**	36,36
Myosotis arvensis	Boraginaceae	8,54**	66,67
Lolium spp.	Poaceae	8,34**	81,11
Raphanus raphanistrum	Brassicaceae	5,78**	30,30
Bromus sterilis	Poaceae	4,67**	68,18
Lapsana communis	Asteraceae	4,55**	50,00
Valerianella spp.	Valerianaceae	4,24**	22,22
Calepina irregularis	Brassicaceae	3,62**	20,83
Geranium rotundifolium	Geraniaceae	3,47**	30,00
Barbarea intermedia	Brassicaceae	2,82**	-
Scandix pecten-venris	Apiaceae	2,79**	27,78
Carex hirta	Cyperaceae	2,43*	-
Thlaspi arvense	Brassicaceae	2,33**	50,00
Anchusa arvensis	Boraginaceae	2,10*	-
Geranium molle	Geraniaceae	1,83**	30,00
Reseda luteola	Resedaceae	1,54**	-
Repousses de cultures			
Hordeum vulgare	Poaceae	25,77**	-
Triticum spp.	Poaceae	25,23**	-
Triticale	Poaceae	1,98**	-

* Significatif à $p < 0.05$. ** significatif à $p < 0.01$.

Évolution de la flore des communautés du colza : spécialisation ou banalisation ?

Nos résultats montrent que l'évolution des pratiques culturales tend, de manière générale, à favoriser une flore plus riche en espèces ubiquistes, tout en sélectionnant dans le même temps des espèces spécialistes du colza. Cette apparente contradiction se comprend si l'on admet que le processus d'évolution de la flore se joue à plusieurs échelles temporelles : (1) à court terme, au cours de la campagne où est cultivé le colza, mais aussi (2) à moyen terme, au cours de la rotation, et (3) à long terme, au fil de l'évolution globale des pratiques agricoles. Les processus actifs à chaque échelle (par exemple : les herbicides au sein du colza, le décalage ou non des cycles culturaux au cours de la rotation) ne sélectionnent pas forcément les mêmes caractères et donc les mêmes espèces (celles tolérantes aux herbicides du colza ou celles favorisées par des rotations longues). Il demeure qu'un nombre plus élevé de parcelles présentent maintenant dans leur stock semencier des espèces propres à boucler leur cycle biologique quand ces parcelles sont cultivées en colza.

L'intensité des changements observée en 30 ans est incontestablement importante avec 28 % de renouvellement spécifique au sein des 26 espèces majeures et l'extension rapide d'espèces comme *Geranium dissectum*, quasi inconnue des cultures de colza il y a 30 ans. Parmi les espèces en progression, plusieurs sont des hôtes de la plante parasite du colza *Orobanche ramosa* : *Senecio vulgaris*, *Sonchus asper* [14] ainsi que *Lolium multiflorum*, *Geranium dissectum*, *Euphorbia helioscopia* et *Mercurialis annua* [15, 16]. En jouant le rôle de « réservoirs » secondaires de l'Orobranche rameuse, ces adventices ont permis à ce parasite de progresser en assurant son maintien dans les chaumes, jachères ou bord de champs.

Influence des pratiques dans le colza

Chaque fois que le colza est cultivé, les espèces spécialistes de cette culture *(tableau 3)* sont plus aptes que d'autres à produire des semences en raison entre autres du manque d'efficacité des programmes herbicides associés. Pour près de 70 % de ces espèces, et en particulier pour les Brassicacées (*Capsella bursa-pastoris*, *Calepina irregularis*, *Raphanus raphanistrum*) et les Géraniacées (*Geranium spp.*), on peut en effet interpréter leur spécialisation marquée à la culture du colza comme le résultat d'un faible contrôle exercé par les herbicides [17]. Les dates de semis précoces, spécifiques à la culture de colza, sont aussi connues pour favoriser certaines espèces ayant un optimum de levée très précoce, dès la fin de l'été (*Geranium* spp., *Scandix pecten-veneris*, *Valerianella* spp.). Globalement, les conditions spécifiques au colza favorisant directement certaines espèces pourraient expliquer respectivement 30 % à 50 % des progressions nationale ou régionale. Parmi ces espèces spécialistes du colza, certaines, bien que n'apparaissant pas en progression au niveau national (*Valerianella* spp., *C. irregularis*, *S. pecten-veneris* ou encore *Geranium molle*) ont parfois progressé localement. Ces espèces ayant une amplitude agro-écologique plus stricte, leur progression reste toutefois limitée à certaines situations, – régions de plateaux argilo-calcaires pour *Valerianella* spp. et *S. pecten-veneris* ou plaines thermophiles pour *C. irregularis* – et n'est de ce fait pas décelable au niveau national.

Influence des rotations dans lesquelles s'insère le colza

Une situation de monoculture devrait théoriquement aboutir à la domination de quelques espèces « spécialistes ». Dans le cas du colza, la nature des autres cultures de la rotation devient déterminante pour contrôler ces espèces et influer sur la trajectoire de la communauté adventice hébergée. Dans l'Est, notamment dans les parcelles du groupe II, le colza s'insère principalement dans des rotations à base de cultures d'hiver « colza-blé-orge » (près de 75 % des parcelles). Comme les autres cultures de la rotation ont un cycle hivernal comparable au colza, certaines espèces spécialistes du colza s'avèrent aussi adaptées à la phénologie des céréales d'hiver. Les espèces étant par ailleurs difficiles (*B. sterilis*, *Cirsium arvense*) ou assez difficiles (*Lolium* spp., *Geranium* spp.) à désherber dans les céréales, seront alors d'autant plus rapidement favorisées dans ce type de succession culturale. Cela pourrait expliquer que le nombre d'espèces indicatrices du colza en progression ainsi que leur rang est supérieur dans ce type de rotation (groupe II) et plus généralement dans la région Est.

Dans l'Ouest, le colza prend place dans des rotations plus diversifiées incluant des cultures estivales et ne revient dans certains cas que tous les 4 ans (en particulier dans 71 % des parcelles du groupe IV). Par rapport à l'Est, l'alternance de culture à cycle hivernal et estival pourrait par exemple être à l'origine d'un meilleur contrôle d'espèces hivernales comme *A. myosuroides* et de la progression moins nette des spécialistes du colza (*G. dissectum*, *R. raphanistrum*). En revanche, cette situation favoriserait des espèces plus ubiquistes, indifférentes à la nature de la culture (*L. purpureum*, *Anagallis arvensis*) ou plus ou moins spécialistes des cultures de printemps de la rotation (*C. album*, *E. helioscopia*, *P. persicaria*, *S. vulgaris*). Ces espèces progressent uniquement ou de façon plus nette dans l'Ouest. La présence d'espèces printanières dans le colza (*C. album*, *M. annua*, *P. persicaria*) serait aussi accentuée dans l'Ouest par un climat favorable. Si des espèces printanières très communes (et sans exigence climatique particulière) comme *M. annua* ou *C. album* peuvent se retrouver sur tout le territoire dans les cultures de printemps, il est *a priori* plus difficile pour ces espèces sensibles au gel de se développer dans une culture d'hiver comme le colza. La forte corrélation positive trouvée dans

Tableau 4. *Valeurs indicatrices des espèces pour les 4 principales situations agro-écologiques du colza en France. ** Significatif au risque 1 %, * au risque 5 %. Les valeurs indicatrices sont exprimées en %.*

Espèces	Valeurs indicatrices (IndVal)				Fréquence
	I	II	III	IV	
Inféodées au Groupe II					
Alopecurus myosuroides	10,23	23,85**	6,37	3,29	27,0
Geranium dissectum	7,98	30,58**	5,06	10,57	17,2
Cirsium arvense	2,41	18,53*	8,08	0,99	8,6
Geranium rotundifolium	0,52	17,07**	0,38	0,56	6,1
Bromus sterilis	0,00	15,99**	0,19	5,01	4,9
Inféodées au Groupe III					
Daucus carota	0,76	0,00	12,03**	1,45	5,5
Inféodées au Groupe IV					
Capsella bursa-pastoris	5,69	13,54	4,70	24,00**	27,6
Mercurialis annua	3,13	0,43	6,20	39,52**	26,4
Senecio vulgaris	0,05	5,85	11,85	31,67**	20,9
Chenopodium album	3,11	0,26	9,50	28,84**	15,3
Poa annua	1,41	0,59	5,93	21,71**	12,3
Stellaria media	5,13	1,93	2,42	17,90*	9,8
Lamium purpureum	2,87	0,00	1,00	12,60*	8,6
Euphorbia helioscopia	1,38	4,51	2,16	26,52**	7,4
Picris hieracioides	0,26	0,00	2,85	13,43**	4,3
Calepina irregularis	0,00	0,00	0,74	11,91**	3,7
Espèces indifférentes					
Triticum spp.	4,56	8,92	8,49	16,17	30,1
Viola arvensis	1,32	12,69	12,55	16,31	28,2
Sinapis arvensis	5,43	15,19	9,40	15,35	27,6
Lolium spp.	5,75	9,11	18,00	9,04	19,6
Galium aparine	4,51	7,26	17,52	6,93	19,0
Hordeum spp.	8,85	11,42	7,22	2,30	19,0
Papaver rhoeas	10,93	9,78	1,91	12,99	17,8
Sonchus asper	6,91	11,68	7,95	7,42	16,0
Raphanus raphanistrum	2,07	11,01	5,49	5,06	141
Myosotis arvensis	2,16	6,68	7,79	4,16	13,5
Aphanes arvensis	0,51	2,51	6,77	7,37	11,7
Veronica hederifolia	0,21	10,02	4,32	15,15	11,0
Solanum nigrum	2,78	1,57	6,43	4,74	9,8
Lapsana communis	0,96	6,27	3,39	8,98	9,2
Polygonum persicaria	0,35	3,38	2,79	7,95	8,6
Fumaria officinalis	4,89	2,00	4,12	6,46	8,0
Sonchus oleraceus	0,00	1,15	12,21	7,59	7,4
Ranunculus sardous	0,47	0,00	2,76	9,45	6,7
Anagallis arvensis	0,24	0,53	4,26	13,06	6,1
Polygonum aviculare	4,36	0,00	6,40	2,93	6,1
Convolvulus arvensis	0,33	7,94	3,90	2,86	5,5
Aethusa cynapium	2,39	6,51	0,15	0,86	3,7
Chenopodium hybridum	4,34	0,00	0,60	3,12	3,7
Chenopodium polyspermum	1,55	1,27	0,00	1,68	3,7
Poa trivialis	0,00	0,00	3,30	2,69	3,7
Taraxacum officinale	0,65	2,82	2,38	0,93	3,7
Veronica arvensis	0,60	5,24	0,59	2,89	3,7

l'analyse de co-inertie entre *C. album* ou *M. annua* et la « température minimale en hiver » montrerait que c'est à la faveur des hivers doux que de telles espèces peuvent se développer et même parfois produire des graines avant l'hiver dans les colzas de ces régions. La présence de tournesol dans la rotation qui a en commun avec le colza 23 % de matières actives herbicides pourrait aussi favoriser la progression dans le colza d'espèces qui sont à la fois ubiquistes et particulièrement adaptées au tournesol (*E. helioscopia*, *S. vulgaris* étaient par exemple toutes deux mal contrôlées par la trifluraline). La montée dans le colza d'espèces estivales (*C. album*, *M. annua*, *P. persicaria, S. nigrum*), soit au moins 30 %

des progressions, pourrait ainsi directement traduire l'influence de la rotation à travers l'augmentation des surfaces assolées en cultures estivales depuis 30 ans.

Influence à long terme

Depuis les années 1990, on observe un fléchissement des surfaces labourées lié à une diminution de la profondeur de travail du sol. L'analyse de co-inertie montre que les densités importantes de certaines espèces sont bien corrélées avec ce changement de pratique. Les espèces associées au non-labour semblent être essentiellement des espèces levant préférentiellement à partir des couches superficielles du sol (0-5 cm) : *B. sterilis*, *Viola arvensis*, *C. bursa-pastoris* [18, 19]. Des résultats semblables ont été observés pour la flore du colza en République Tchèque où *A. spica-venti*, *B. sterilis*, *C. bursa-pastoris* et *Myosotis arvensis* ont été trouvées comme associées aux techniques culturales simplifiés (T.C.S.) tandis que *C. album* y était comme dans le cas présent associée au labour [20]. En Allemagne, *A. spica-venti*, *Viola arvensis*, *M. perforata* semblent liées aux T.C.S. tandis que *Lamium* spp. décroît dans ces mêmes conditions [21] à l'instar de ce que l'on observe dans le colza en France. Dans une moindre mesure, des espèces disséminées par le vent comme *Sonchus arvensis*, *Sonchus oleraceus*, *S. vulgaris* ou *Cirsium arvense*, sembleraient également profiter du non-labour [22]. L'expansion du non-labour pourrait donc avoir contribué à faire progresser des espèces comme *Viola arvensis*, *G. dissectum* et *G. rotundifolium* ou encore *S. vulgaris* et *Sonchus* spp.

Outre l'effet de l'alternance des cultures d'hiver et de printemps, le phénomène de banalisation de la flore peut également s'expliquer à long terme par la régression des espèces spécialistes de milieux particuliers tels que sols siliceux-acides oligotrophes ou parcelles humides. Ainsi les régressions de *Cerastium* spp. et de *Aphanes arvensis*, plus ou moins accentuées selon les régions, peuvent résulter de l'uniformisation des conditions environnementales par chaulage des parcelles les plus acides ou amendements des parcelles les plus oligotrophes [23].

Conclusion

1) En 30 ans, 28 % des 26 principales adventices de la flore du colza se sont trouvés renouvelés. Les espèces en progression sont soit des espèces plutôt ubiquistes (*S. vulgaris*, *C. album*) soit des espèces apparaissant comme inféodées au colza (*G. dissectum*, *L. communis*).

2) Nous montrons que cette évolution résulte à la fois de processus opérant à l'échelle de la culture (tolérance aux herbicides du colza et concordance avec la date de semis), qu'aux échelles de la rotation (triant les spécialistes des cultures d'hiver, de printemps et les ubiquistes) et du long terme (réduction des surfaces labourées et banalisation des conditions environnementales).

3) À l'échelle de la France, le principal facteur actif sur la composition floristique des communautés résulterait des influences pédo-climatiques qui opposeraient la flore de l'Ouest à celle du Nord-Est. On observe logiquement des évolutions de flores différentes entre ces grandes régions. Dans l'Est, les conditions sont réunies pour une spécialisation plus rapide de la flore vis-à-vis du colza (rotations à base de culture d'hiver, retour plus fréquent du colza). Dans l'Ouest, l'effet des autres cultures de la rotation (maïs ou tournesol) et des rotations plus longues où le colza n'intervient qu'une fois sur 4 ans se combinent à un climat plus doux pour induire une progression plus rapide d'espèces estivales.

4) À l'échelle de la rotation, être une espèce spécialiste du colza peut certes être avantageux (possibilité de produire beaucoup de graines une année sur trois ou quatre), mais n'est ni une condition nécessaire ni une condition suffisante pour y réussir. À l'opposé, une espèce très ubiquiste est désarmée si par ailleurs elle est incapable de passer certains filtres du colza (date de semis ou herbicides) comme en témoignent les rangs dans le colza d'espèces généralistes comme *Anagallis arvensis* (32) ou *Fallopia convolvulus* (rang > 50). Si l'on s'en réfère à l'évolution globale de la communauté adventice (homogénéisation et spécialisation par rapport au colza), la réussite d'une espèce dans le colza devrait donc combiner des caractères lui permettant d'être suffisamment spécialiste du colza tout en restant assez ubiquiste pour passer dans les autres cultures et/ou se développer sur une vaste zone géographique. Ce cas de figure serait par exemple bien illustré par des espèces comme *C. bursa-pastoris* et *Lolium* spp. qui figurent aujourd'hui parmi les 10 principales adventices du colza. Ces espèces seraient en mesure de progresser encore à la différence de « vraies » spécialistes du colza qui pourraient être mieux contrôlées par l'introduction d'une culture estivale au cours de la rotation.

Remerciements. *Les auteurs tiennent à remercier Marc Delos et toutes les personnes impliquées dans le fonctionnement du réseau Biovigilance Flore ainsi que Bruno Chauvel et Jacques Gasquez pour leurs relectures critiques du manuscrit. G. Fried bénéficie d'une formation complémentaire par la recherche (FCPR) du ministère de l'Agriculture et de la Pêche.*

RÉFÉRENCES

1. KROPAC Z, HADAC E, HEJNY S. Some remarks on the synecological and Syntaxonomic Problems of Weed Plant Communities. *Preslia* 1971 ; 43 : 139-53.
2. BOOTH BD, SWANTON CJ. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Sci* 2002 ; 50 : 2-13.
3. FRIED G, CHAUVEL B, REBOUD X, CHOLLET D, BOMBARDE M, DELOS M. Évolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol? *Phytoma-LDV* 2006 ; 596 : 37-43.
4. BARRALIS G. Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. *Document INRA-AFPP*. 1977 ; (1-22).
5. DELOS M, HERVIEU F, FOLCHER L, MICOUD A, LA EYCHENNE N. « Biovigilance », des OGM au général. Exemple du suivi des grandes cultures en France. *Phytoma-LDV* 2006 ; 589 : 44-8.
6. BARRALIS G. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In : *Vè Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes, 1, Dijon, France*. 1976 : 59-68.
7. BENICHOU P, LEBRETON O. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La météorologie* 1987 ; 7 : 23-34 ; (et 14 cartes encartées hors texte).
8. BRISSE H, DE RUFFRAY P, GRANDJOUAN G, HOFF M. La banque de données phytosociologiques "SOPHY". In : *Proceedings of the 4th International workshop "European vegetation survey". Ann di Bot, Vol. LIII, 1995, Roma, Italy*. 1996 : 177-223.
9. DUFRÊNE M, LEGENDRE P. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 1997 ; 67 : 345-66.
10. HILL MO, SMITH AJE. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 1976 ; 25 : 249-55.
11. WARD JH. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J Am Stat Assoc* 1963 ; 58 : 238-44.
12. BORNETTE G, AMOROS A, CHESSEL D. Rejuvenation in former braided channels of the Rhône River : successional patterns and allogenic processes. *J Veg Sci* 1994 ; 5 : 237-46.
13. THIOULOUSE J, CHESSEL D, DOLÉDEC S, OLIVIER JM. ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Stat Comput* 1997 ; 7(1) : 75-83.
14. BOULET C, LABROUSSE P, ARNAUD MC, ZEHHAR N, FER A. Weed species present various responses to *Orobanche ramosa*. In : Fer A, Thalouarn P, Joel DM, Musselman LJ, Parker C, Verkleij JAC, eds. *Proceedings of the seventh international parasitic Weed Symposium. Faculté des Sciences de Nantes*. 2001 : 228-31.

15. GIBOT-LECLERC S, BRAULT M, PINOCHET X, SALLE G. Rôle potentiel des plantes adventices du colza d'hiver dans l'extension de l'orobanche rameuse en Poitou-Charentes. *Comptes Rendus Biologies Paris* 2003 ; 326 : 645-58.

16. GIBOT-LECLERC S, PINOCHET X, SALLE G. Orobanche rameuse (*Orobanche ramosa* L.) du colza : un risque émergent sous surveillance. *OCL* 2006 ; 13 : 200-5.

17. MAMAROT J, RODRIGUEZ A. *Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures (1st ed.)*. Paris : ACTA, 2003.

18. JAUZEIN P, VACHER C, BLONDLOT A, CITRON G. Les bromes en extension dans les céréales. *Perspectives Agricoles* 2000 ; 259 : 82-92.

19. ZAWIEJA J, KORDAS L. Effect of simplified tillage and direct sowing on weed seedbank in soil. *Acta Scientiarum Polonorum – Agricultura* 2003 ; 2(2) : 163-70.

20. WINKLER J, ZELENA V. Impact of different soil cultivation on weed species in winter rape (oilseed). *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 2005 ; 53(5) : 187-94.

21. PALLUTT B. Influence of crop rotation, tillage and herbicide use on population dynamics and competition of weeds in winter cereals. *Gesunde Pflanzen* 1999 ; 51(4) : 109-20.

22. DERKSEN DA, LAFOND GP, THOMAS AG, LOEPPKY HA, SWANTON CJ. Impact of Agronomic Practices on Weed Communities : Tillage Systems. *Weed Sci* 1993 ; 41 : 409-17.

23. JAUZEIN P. L'appauvrissement floristique des champs cultivés. *Dossier de l'environnement de l'INRA* 2001 ; 21 : 65-78.

Article III :

Fried G., Reboud X., Gasquez J., Delos M., 2007.

Le réseau « Biovigilance Flore » :

Présentation du dispositif et première synthèse des résultats.

Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

AFPP – VINGTIÈME CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 11 ET 12 DÉCEMBRE 2007

LE RESEAU « BIOVIGILANCE FLORE » : PRESENTATION DU DISPOSITIF ET SYNTHESE DES PREMIERS RESULTATS

G. FRIED [(1)], X. REBOUD [(2)], J. GASQUEZ [(3)], M. DELOS [(4)]

[(1)] [(2)] [(3)] UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, ENESAD, UB, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon, France
[(1)] gfried@dijon.inra.fr, [(2)] reboud@dijon.inra.fr, [(3)] gasquez@dijon.inra.fr,

[(4)] SRPV Midi-Pytrénées, Cité administrative. Bât. E. Boulevard Armand-Duportal, 31074 Toulouse, France marc.delos@agriculture.gouv.fr

RÉSUMÉ
Depuis 2002, un réseau de suivi annuel de la flore adventice en grandes cultures a été mis en place par le Service de la Protection des Végétaux avec environ 1000 parcelles réparties sur l'ensemble de la France (réseau « Biovigilance Flore »). L'objectif du réseau est de détecter et documenter tout changement de flore du à des modifications de pratiques culturales (produits phytosanitaires, cultures OGM, abandon du labour, etc.). Cette communication vise avant tout à présenter les objectifs suivis et le dispositif du réseau « Biovigilance Flore ». Quelques statistiques générales sont fournies sur les données récoltées. Différentes perspectives d'utilisation des données dans le cadre de la gestion des risques sont formulées.

Mots-clés : biodiversité, flore adventice, fréquence, densité, cartographie.

SUMMARY
'BIOVIGILANCE FLORE', A LONG-TERM FRENCH WEED SURVEY
Since 2002, a long term weed survey of about 1000 arable fields has been set up in France by the national Plant Protection Organisation (network "Biovigilance Flore"). The objective of this survey is to detect and document any change in weed flora due to modifications in cultivation methods (new herbicides, GMO crops, no-tillage systems, etc). This communication aims at presenting in details the objectives and the "Biovigilance Flore". Some very general statistics are provided on the collected data. Various prospects for use of the data in the risk management framework are also formulated.

Key words: biodiversity, arable weed, frequency, abundance, mapmaking.

INTRODUCTION

Depuis son avènement au Néolithique, l'agriculture a connu de nombreux changements dans les méthodes de production, dont le rythme s'est accru de manière exponentielle au cours des dernières décennies. La première révolution agricole des temps modernes, au XIX^{ème} siècle, a été caractérisée par le remplacement progressif de la jachère par des plantes sarclées ou fourragères (légumineuses), ce qui permis un doublement des productions végétales grâce à une meilleure gestion de la fertilité des sols. La révolution agricole contemporaine enclenchée dès le début du XX^{ème} siècle s'est considérablement accélérée au cours des 50 dernières années en s'appuyant sur la seconde révolution industrielle (motorisation, sélection variétale et chimie : engrais minéraux et produits de traitements) avec une nouvelle progression des rendements encore plus significative, évolution qui a permis de rendre une nourriture abondante et diversifiée accessible à toute la population. Plus récemment les avancées du génie génétique pourraient entraîner une nouvelle révolution des systèmes de culture basée sur l'utilisation de cultures génétiquement modifiées (GM).

Efficace sur le plan de la satisfaction des besoins élémentaires, la « révolution verte » dans le cadre de la France, n'a pas été sans inconvénient et sans excès dans un contexte ou seule la production comptait, avec des atteintes diverses à la qualité de l'environnement : pollution des sols et des eaux dont on ne mesure la réalité que depuis une quinzaine d'années (IFEN, 2006) : déclin de la flore et de la faune associées à la simplification des agrosystèmes (Stoate *et al*, 2001), mais aussi avec l'apparition de nouveaux problèmes agronomiques : populations de mauvaises herbes résistantes aux herbicides (Darmency & Gasquez, 1990), érosion des sols en grande partie liée à la mécanisation et à ses conséquences en terme de remembrement, etc. L'arrivée de cultures Génétiquement Modifiées (GM) a été perçue par l'opinion comme une innovation d'impact potentiellement négatif. Le débat autour des cultures GM a renforcé une prise de conscience plus générale sur la nécessité d'assurer une surveillance des évolutions sensibles sur le territoire agricole induites par les méthodes de production.

Face à ces mutations régulières de l'agriculture et ses conséquences complexes et imprévisibles, le Service de la Protection des Végétaux (SPV) a mis en place un dispositif de surveillance générale du territoire. Cette surveillance vise à détecter des effets non intentionnels sur la faune et la flore des parcelles cultivées et leur environnement immédiat (Delos *et al*, 2006). Ces effets seront, pour certains, par définition inattendus, complexes, voire multifactoriels ou cumulatifs sur le long terme même si l'expérience des 30 « glorieuses » au niveau agricole a permis d'identifier un grand nombre d'effets adverses qui sont désormais intégrés dans nos objectifs de surveillance . Ainsi, la surveillance générale en grande culture (réseau Biovigilance) couvre un ensemble de près de 1000 parcelles en France métropolitaine où sont enregistrés les pratiques culturales, quelques caractéristiques du milieu et différents indicateurs biologiques. La couverture d'un territoire large ouvre la possibilité de détecter des phénomènes que des essais de petites dimensions conduit sur des plages de temps limitées pourraient ignorer. D'autre part, sa conduite prévue sur la durée permet la détection d'effets cumulatifs. Nous nous limiterons ici à la présentation du dispositif concernant la flore adventice : « Biovigilance Flore » (BF).

LES OBJECTIFS DU RESEAU BIOVIGILANCE FLORE

Le réseau BF vise à détecter des évolutions de flore inattendues et, si possible, à en trouver les causes afin de pouvoir prendre des mesures correctrices. Détecter des changements « anormaux » nécessite de pouvoir distinguer les variations d'origine naturelle couvrant les particularités climatiques ou inhérentes au cycle biologique des espèces, des changements majeurs résultant d'une activité humaine. Cela nécessite donc d'améliorer nos connaissances de l'écologie (=relation entre la présence et l'abondance des espèces et les conditions du milieu) et de la dynamique des espèces et des communautés adventices. Dans de nombreux cas, il est vraisemblable que des travaux complémentaires spécifiques seront nécessaires pour préciser l'origine des variations observées. On notera que cet objectif très général peut aussi bien être utilisé pour assurer (1) un suivi de la qualité phytosanitaire du

territoire (dans une optique de gestion des adventices) que pour (2) veiller à l'état écologique de l'agro-écosystème (dans une optique de suivi de la biodiversité liée aux agrosystèmes).

Qualité phytosanitaire de l'agrosystème

Initié au moment où se cristallisaient quelques inquiétudes sur les conséquences de l'introduction de cultures GM le réseau de suivi de la flore adventice visait à fournir un état des lieux précis de la flore des cultures afin d'assurer une mesure objective de l'impact éventuel de ces nouvelles technologies sur la composition et la diversité des communautés adventices ; soit de manière directe avec par exemple une augmentation des repousses de cultures ou d'espèces apparentées aux cultures GM mais aussi de manière indirecte en changeant d'autres éléments des systèmes de cultures incluant des cultures GM. Au-delà du suivi de cette innovation ayant fait l'objet d'un moratoire, la large couverture spatiale et temporelle du réseau BF peut contribuer au suivi post-homologation des produits phytosanitaires et garantir, dans le temps, la sécurité des autorisations de mise sur le marché (AMM). Enfin, le réseau BF intègre également la surveillance d'espèces « exotiques » potentiellement envahissantes. Vu l'accroissement des échanges internationaux et le réchauffement climatique, le nombre d'introductions et de naturalisations de ces espèces risque de progresser. Leur surveillance prend toute sa place dans le contexte de gestion des risques d'autant que certaines plantes peuvent avoir des effets sur la santé publique (pollen allergisant d'*Ambrosia artemisiifolia*). Plus généralement ce réseau permet d'établir, d'affiner et de réactualiser continuellement les connaissances sur la répartition des adventices en tant qu'organismes nuisibles aux cultures (ce qui constitue une des missions de base du SPV en tant qu'Organisation Nationale de la Protection des Végétaux).

Etat écologique de l'agrosystème

De nombreuses études soulignent l'impact majeur de l'intensification de l'agriculture sur l'état et le fonctionnement des écosystèmes (Matson *et al*, 1997). Plusieurs aides de l'Union européenne visent désormais à limiter cet impact. La surveillance générale de la flore adventice génère des indications sur l'intensité des pratiques pouvant être reliées à des indicateurs d'état de la biodiversité végétale. L'effet des mesures agro-environnementales pourrait également être mesuré à travers ce réseau. Plus généralement, le réseau BF est donc aussi fléché comme une contribution du Ministère de l'Agriculture aux dispositifs d'observations de la biodiversité dans l'espace agricole dans le cadre de la 'Stratégie nationale pour la Biodiversité' (Anonyme, 2004).

Depuis 2006, l'action BF a été étendue à la flore du vignoble (15 parcelles en Languedoc-Roussillon et 15 parcelles en Rhône-Alpes) et devrait également se poursuivre dans les vergers, de manière à couvrir l'ensemble de l'espace agricole. En Île-de-France, sur un réseau de parcelles pilotes, la flore des bords de champs est étudiée depuis 2005 par les chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturelle afin d'intégrer une surveillance des probables effets non-intentionnels au-delà de la seule parcelle cultivée. L'ensemble de ces dispositifs fait du réseau BF un observatoire de la biodiversité dans l'espace agricole.

Cet article présente le dispositif principal mis en place dans les grandes cultures. Quelques statistiques très générales sont fournies sur les données récoltées. Deux autres articles présentés dans ce colloque détaillent d'une part les approches de l'écologie des communautés (Fried & Reboud, 2007), d'autre part les approches agronomiques (Granger *et al*, 2007) développées pour analyser les évolutions de la flore et les relations entre la flore et les pratiques culturales.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Parcelles échantillonnées

L'échantillonnage a été stratifié de manière à ce que les parcelles soient représentatives des différents milieux (type de sol et climat) et des différentes pratiques agricoles (grand type de rotations) de chacune des régions de la métropole. Le choix est fait *au prorata* de la surface couverte par les différentes variantes identifiées. Le réseau mis en place en 2002, a porté dans

un premier temps sur tout type de parcelle en grandes cultures (voir la liste ci-dessous). L'objectif du réseau est de disposer d'environ 80 % de parcelles en suivi annuel permanent.

Techniques culturales et paramètres du milieu physique relevés dans les parcelles

La valeur sans précédent et sans équivalent du réseau BF tient au nombre et à la qualité des descripteurs des techniques culturales. Dans l'ordre de la campagne culturale, sont relevés : les opérations de travail du sol avant le semis (date, type d'outils, profondeur), la culture, la variété, la date de semis, les amendements NPK (forme, dose, date), le programme de désherbage (date, produit, dose, volume, conditions météorologiques lors du traitements et 48 heures après), l'irrigation et la gestion de l'interculture (culture intermédiaire, déchaumage mécanique et/ou chimique).

Les coordonnées de chaque parcelle sont géoréférencées à l'aide d'un GPS. Le cas échéant, les coordonnées du centre de la commune sont utilisées. Une description physico-chimique du sol comprend la texture, le pH et le taux de matière organique. La topographie de la parcelle (plaine, plateau, bas ou haut de coteau, pente) est également précisée. La présence de haies ou de fossés et le pourcentage du périmètre de la parcelle qu'ils occupent sont indiqués tout comme la nature des cultures ou l'occupation du sol jouxtant la parcelle. Ces informations resituent ainsi chaque parcelle dans son contexte paysager (openfield, bocage, etc.).

Protocole des relevés de flore

Dans chaque parcelle du réseau, au moins quatre relevés floristiques sont effectués au cours de la campagne culturale, soit deux zones de relevés et deux dates différentes. Chaque parcelle comporte: (1) une bande témoin de 120 m² minimum qui est déplacée chaque année afin d'éviter les effets cumulatifs et (2) une partie traitée constituée du reste de la parcelle. Les notations sont réalisées chaque année à deux dates N1 et N2, déterminées d'après la levée des plantes. La notation N1 a lieu environ 40 jours après la levée pour les cultures d'hiver et 25-30 jours après la levée pour les cultures de printemps. La notation N2 s'effectue environ 140 jours après la levée pour les cultures d'hiver et 45-55 jours après la levée pour les cultures de printemps. Ces deux notations rendent ainsi compte des variations saisonnières de la flore dues à la phénologie des espèces (levée automnale ou printanière). La zone témoin quant à elle, permet : (1) d'analyser l'effet de l'ensemble des techniques culturales qui sont masquées par l'effet des herbicides et (2) éventuellement, de mesurer l'efficacité des produits. Le témoin est désherbé par l'observateur après la deuxième notation.

Les notations sur les zones témoin sont réalisées sur toute leur surface. Dans la zone traitée, une surface d'environ 1000 à 2000 m² est échantillonnée pendant 30 minutes au maximum. Un coefficient d'abondance représentant le nombre d'individus au m² (d) est attribué à chaque espèce selon l'échelle définie par G. Barralis (1976) : « + » = vue 1 fois sur l'aire d'observation (espèce rare) ; « 1 » = $d < 1$ m^{-2} ; « 2 » = $1 \leq d < 3$ m^{-2} ; « 3 » = $3 \leq d < 20$ m^{-2} ; « 4 » = $20 \leq d < 50$ m^{-2} ; « 5 » = $d \geq 50$ m^{-2}.

Trois taxons : *Ambrosia artemisiifolia* L., *Orobanche ramosa* L. et *Cuscuta* spp., font l'objet d'une surveillance particulière sur un périmètre plus large que les seules parcelles du réseau BF. Pour chaque parcelle échantillonnée, il est demandé pour ces taxons, une note de fréquence variant de 0 à 3 (0 : absent – 1 : rare – 2 : fréquemment observé – 3 : problème agronomique majeur) à l'échelle de l'exploitation, de la commune et du canton. Au besoin, d'autres espèces pourront également intégrer cette liste (voir ci-dessous).

RÉSULTATS & DISCUSSION

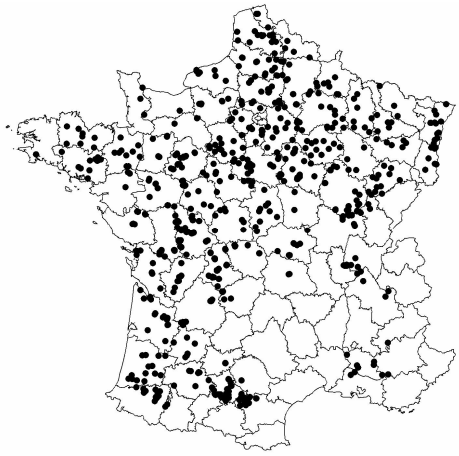
QUELQUES STATISTIQUES SYNTHETIQUES SUR LES DONNEES RECOLTEES

Parcelles suivies

Depuis le démarrage de l'action, le nombre de parcelles suivies est en constante augmentation avec 261 parcelles en 2002 (sur 12 régions uniquement), 619 en 2003 (sur 20 régions), 806 en 2004 (sur 21 régions) et autour de 900 en 2005 et 2006. Les chiffres ou résultats analysées dans la suite de l'article correspondent uniquement aux données 2002 à 2004.

Les cultures les mieux représentées sont par ordre décroissant : blé d'hiver (540 parcelles soit 32.4%), maïs (477 soit 28.6%), tournesol (118 soit 7,1%), colza (103 soit 6.2%), orge d'hiver et escourgeon (82 soit 4.9%), betterave (64 soit 3.8%), pois de printemps (55 soit 3.3%), orge de printemps (52 soit 3.1%), soja (39 soit (2.3%), sorgho (29 soit 1.7%), avoine (17 soit 1%), féverole (17 soit 1%) et pomme de terre (17 soit 1%).

Figure 1 :Carte de distribution des parcelles du réseau Biovigilance Flore entre 2002 et 2004.
Figure 1*: Distribution map of the 'Biovigilance Flore' surveyed fields between 2002 and 2004.*



D'autres cultures mineures sont représentées sur moins de 1 % des parcelles (blé de printemps, lin, seigle, avoine de printemps, ray-grass, lupin, pois d'hiver, haricots, jachère, luzerne, oeillette, sarrasin, trèfle).

Certaines régions restent mal couvertes (Rhône-Alpes, Massif Central) ou les parcelles sont concentrées dans un seul département de la région (Provence, Languedoc). Cette situation devrait évoluer positivement dans les années à venir.

Structure et diversité des communautés observées

Entre 2002 et 2004, le réseau Biovigilance Flore a permis de détecter la présence d'environ 310 taxons dans les cultures annuelles françaises sur les 1200 espèces (dont beaucoup sont très rares) que compte potentiellement cette flore en France (Jauzein, 2001). Ils se repartissent en 44 familles et 202 genres. Les trois familles les mieux représentées constituent plus de 40 % de la flore : Astéracées (44 espèces), Poacées (43 espèces), Brassicacées (26 espèces), puis, sont également bien représentées : les Apiacées (16 espèces), les Fabacées (14 espèces), les Plantaginacées (13 espèces), les Amaranthacées (12 espèces), les Polygonacées (12 espèces), les Lamiacées (11 espèces) et les Caryophyllacées (10 espèces).

Le nombre total d'espèces recensées par parcelle (zones témoin + traitée) varie de 1 à 58 avec une valeur médiane de 12 et une moyenne de 13.2 (+/- 0.4). Dans la zone traitée, le nombre moyen d'espèces par parcelles varie de 4.25 (N1) à 4.22 (N2). 135 parcelles (8.01%) ne comptent plus aucune espèce dans la zone traitée. La zone témoin non désherbée comporte deux fois plus d'espèces que le reste de la parcelle, soit entre 8.09 (N1) et 9.08 (N2). Sur les 13.2 espèces trouvées en moyenne par parcelle, 1.5 n'est présente que dans la zone traitée, 4.84 sont communes aux deux zones et 6.86 ne sont présentes que dans le témoin, ce qui montre tout l'intérêt de ces deux zones complémentaires.

Statut des adventices

Sur la base de la fréquence d'occurrence (F) et de la densité moyenne (d_m), on peut classer les espèces en différentes catégories (Figure 2). On trouve 26 espèces majeures à l'échelle de la France (F>15%). Parmi celles-ci certaines sont a la fois très fréquentes et

abondantes (*Chenopodium album*, *Solanum nigrum*, *Stellaria media*, *Viola arvensis*, *Poa annua*, *Alopecurus myosuroides*, *Echinochloa crus-galli*) tandis que d'autres présentent toujours des densités faibles (*Senecio vulgaris*, *Sonchus asper*). 30 espèces peuvent être qualifiées d'adventices importantes (5%<F<15%), surtout problématiques dans certaines régions (*Digitaria sanguinalis* en Aquitaine) ou dans certaines cultures (*Geranium dissectum* dans le colza).

La majorité des espèces n'a été observée que sur un faible nombre de parcelles : 256 des 310 espèces détectées (83 %) ont une fréquence d'occurrence inférieure à 5 % (présence dans moins de 90 relevés). Parmi cette dernière catégorie d'espèces, les situations sont très contrastées avec (1) des espèces à la fois peu fréquentes et peu abondantes et (2) des espèces peu fréquentes mais localement (très) abondantes.

(1) Dans le premier cas de figure, on notera la détection d'un certain nombre d'espèces patrimoniales par le réseau Biovigilance Flore. Ainsi, 34 taxons parmi la liste des 101 espèces archéophytes (introduites avant le IV^{ème} siècle) en effondrement (Aboucaya *et al*, 2000) ont été recensés. Parmi les espèces de niveau 3 (*taxons encore abondants au moins pour certaines régions*) huit sur 14 sont encore communes (7.9%<F<24.9%) tandis que *Scandix pecten-veneris* (1.2%), *Lithospermum arvense* (0.7%) et *Scleranthus annuus* (0.1%) sont plus dispersées. Mis à part *Ranunculus arvensis* (5.2%), localement abondant, et *Anthemis arvensis* (3.5%), les 14 espèces de niveau 2 (*taxons à surveiller, se maintenant plus ou moins*) sur les 30 de la liste nationale ont des fréquences inférieures à 2%. Enfin, seules six espèces de niveau 1 (*taxons en situation précaire*) sur les 73 de la liste ont été observées : *Bifora radians* (9 parcelles), *Myagrum perfoliatum* (4 parcelles), *Adonis aestivalis* et *Bupleurum rotundifolium* (2 parcelles), *Camelina microcarpa* et *Neslia paniculata* (1 parcelle). Les régions les plus riches en espèces messicoles sont la Provence, le Languedoc-Roussillon et dans une moindre mesure la Bourgogne, le Centre, et le Poitou-Charentes.

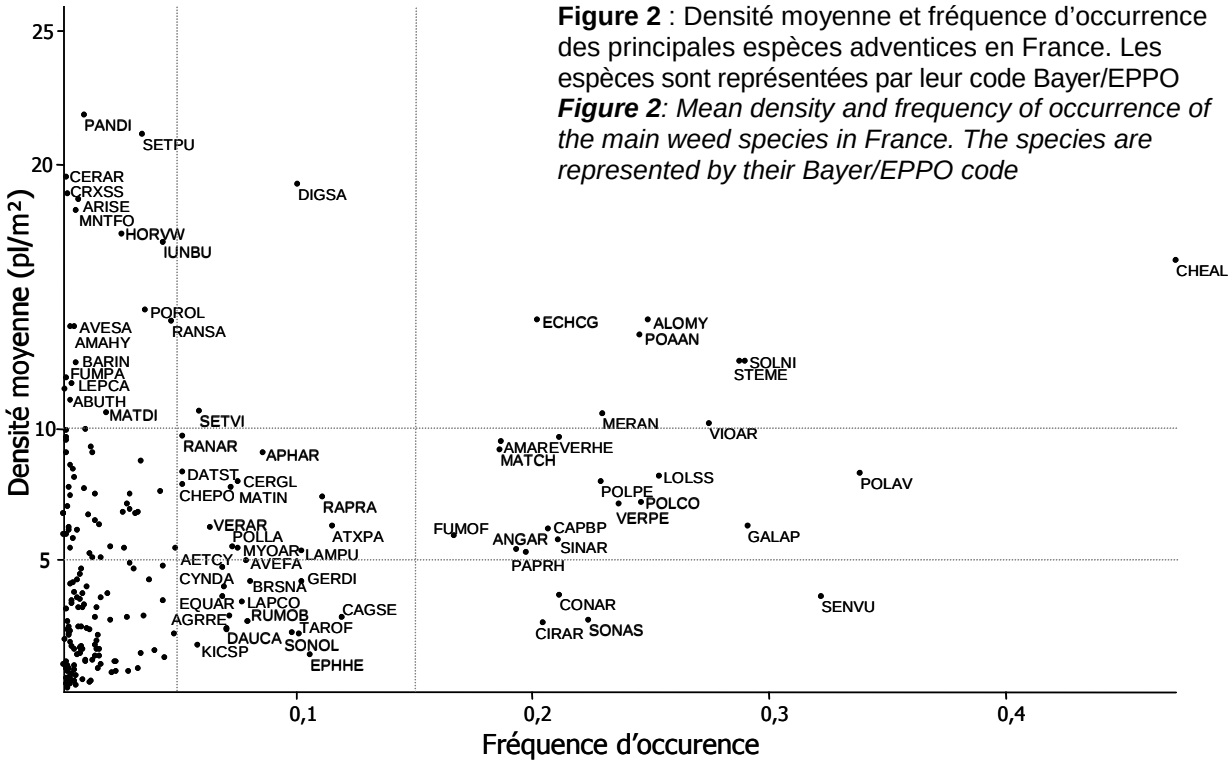


Figure 2 : Densité moyenne et fréquence d'occurrence des principales espèces adventices en France. Les espèces sont représentées par leur code Bayer/EPPO
***Figure 2**: Mean density and frequency of occurrence of the main weed species in France. The species are represented by their Bayer/EPPO code*

(2) Dans le deuxième cas de figure (espèces peu fréquentes mais abondantes) on trouve : soit des espèces liées à des conditions du milieu particulières et qui peuvent exploser certaines années : *Juncus bufonius*, *Montia fontana* ou *Ranunculus sardous* toutes trois liées à des sols temporairement inondés ; soit des espèces qui posent de réels problèmes de contrôle. Cela peut-être le cas en particulier d'espèces 'nouvelles'. Les espèces introduites en France

après 1500, dites néophytes, représentent 11% de l'ensemble de la flore adventice détectée par le réseau. Les communautés adventices des grandes cultures comportent en moyenne 8.2% +/- 0.4 % d'espèces néophytes. Cette proportion atteint 11.0% (+/- 1.9) dans le maïs, la culture apparemment la plus à même de constituer la voie d'entrée de nombreuses espèces exotiques (Maillet, 1996). Les plus fréquentes (F>1%) sont : *Veronica persica* (23.7%), *Amaranthus retroflexus* (18.6%), *Datura stramonium* (5.2%), *Panicum milliaceum* (3.1%), *Matricaria discoidea* (2.0%), *Ambrosia artemisiifolia* (1.7%), *Conyza canadensis* (1.4%), *Xanthium strumarium* (1.2%), *Phytolacca americana* (1.1%) et *P. dichotomiflorum* (1.0%).

Par rapport à la gestion des risques, l'intérêt du diagramme de la Figure 2 est de signaler les espèces peu fréquentes mais ayant cependant des densités moyennes très importantes, ce qui peut laisser préfigurer des comportements envahissants futurs: *P. dichotomiflorum* (22 pl/m² en moyenne) et *Abutilon theophrasti* (12 pl/m²) mériteraient par exemple d'être surveillés au-delà du seul réseau Biovigilance.

Diversité des types biologiques au sein des communautés

A l'échelle d'une parcelle cultivée, les communautés adventices comportent en moyenne 85.16% (+/- 0.76) de thérophytes, 10.28% (+/-0.58) d'hémicryptophytes et 4.56% (+/- 0.44) de géophytes. Le pourcentage d'espèces vivaces dans les communautés adventices des cultures de maïs (21.8% +/- 1.7) et de tournesol (19.7% +/- 4.4) est deux fois plus important que dans les céréales d'hiver (10.3% +/- 1.6). Cette tendance également observée par Hallgren *et al* (1999) en Suède serait liée à la période de reprise de végétation de la plupart des vivaces, plus active au printemps. La proportion d'espèces vivaces est supérieure les années suivant des cultures fourragères pérennes (ray-grass, luzerne, trèfle) : 24.9% +/-5% par rapport aux autres précédents culturaux : 15.9% +/-1.1. En revanche, aucun effet significatif du type de travail du sol n'est mis en évidence sur la proportion d'espèces pérennes.

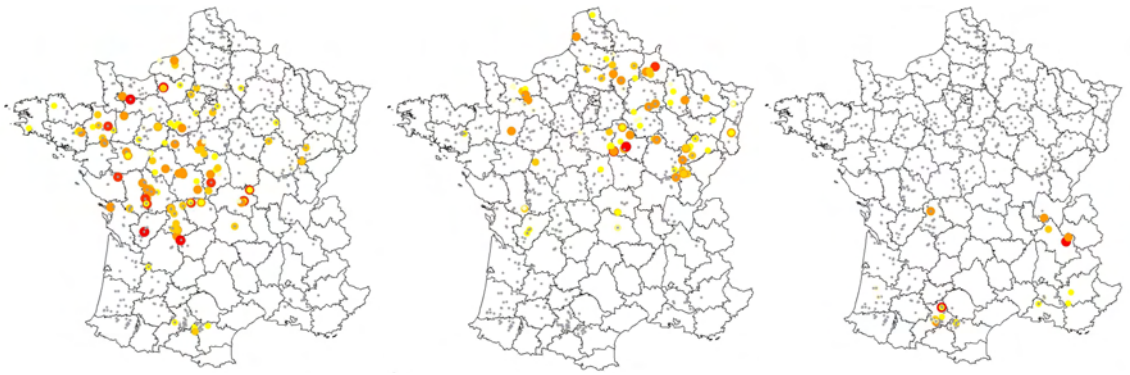
RELATIONS FLORE ADVENTICE - MILIEU

Cartographie des espèces

Le géoréférencement des parcelles permet de cartographier la répartition des principales espèces en France. La Figure 3 illustre trois types de répartition. *Aphanes arvensis*, présente dans toute la France est plus particulièrement abondante dans le Centre-Ouest du pays. *Aethusa cynapium* est uniquement présente dans les champs de la moitié Nord de la France, plus particulièrement dans le quart Nord-Est. A l'opposé, *Sorghum halepense* est une espèce du Sud de la France dont les infestations dans les cultures atteignent leur limite Nord dans l'Ain et la Corrèze.

Figure 3 : Carte de répartition de trois adventices. Les codes couleurs et la taille des cercles font référence à l'abondance des espèces (+ grand cercle rouge ; - petit cercle jaune)

Figure 3: *Distribution map of three arable weeds. Colours and size of the circles refers to species abundance (+ big red circle; - little yellow circle).*



(a) *Aphanes arvensis* L. (b) *Aethusa cynapium* L. (c) *Sorghum halepense* (L.) Pers

Autécologie des espèces

Les données du réseau BF ont permis d'enrichir une base de données automatisées sur la réponse des espèces aux pratiques (type de culture, précédent cultural, successions culturales) et aux principales conditions du milieu (texture du sol, saison, région). Cette base contient actuellement 5335 relevés dont environ 1600 proviennent du réseau BF, les autres étant issus des zones témoin des essais herbicides compilés depuis 1980. Pour les espèces présentes dans au moins 100 relevés (une trentaine d'espèces), des fiches de synthèse sont régulièrement mise à jour sur le site ARAF : Atlas de Répartition des Adventices en France (consultable à l'adresse : http://www.dijon.inra.fr/bga/araf/index.htm). Le Tableau I donne un exemple de synthèse possible par (a) type de sol ou (b) par type de rotation.

Le Tableau Ia montre un gradient d'espèces liées aux sols argileux, limoneux et sableux. Quelques espèces (plus ubiquistes) sont associées à une gamme plus étendue de textures (*S. vulgaris, V. persica, V. arvensis*).

Le Tableau Ib donne la distribution déficitaire ou excédentaire des adventices dans les céréales d'hiver en fonction du précédent cultural. Ainsi, *Papaver rhoeas* est en excès dans tous les précédents sauf après un maïs tandis qu'à l'inverse *Poa annua* est uniquement favorisé dans les céréales après un maïs. *Alopecurus myosuroides* est en défaut dans les céréales d'hiver suivant une culture estivale (maïs, tournesol).

On peut en partie expliquer ces distributions en fonction des périodes de levée préférentielle des adventices. D'autres espèces, sans affinité particulière pour les céréales d'hiver sont favorisées après une culture dans laquelle ces espèces sont mal contrôlées (Mamarot & Rodriguez, 2003) : ainsi *Geranium dissectum* est favorisé dans les céréales après un colza, *Avena fatua* après un tournesol, etc.

(a) Espèces	A	AL	LA	L	LS	AS	S
Galium aparine	***				**	*	***
Mercurialis annua	***		**				
Sinapis arvensis	***	*			*		**
Alopecurus myosuroides			***		**	**	***
Lolium multiflorum				***			*
Matricaria recutita	***	**		***			
Poa annua	***			***	***		
Stellaria media	***	**		***		**	***
Amaranthus retroflexus				**		***	***
Solanum nigrum	*					*	***
Senecio vulgaris		**	*	***	*	*	
Veronica persica	**					**	
Viola arvensis	***	**	**	**			

(b) Espèces	Précédent				
	Cer-h	Colza	Ms-Sr	Proté	Tr-Sj
Senecio vulgaris	**	***	***		
Avena fatua					*
Geranium dissectum		*		**	
Poa annua			***		
Alopecurus myosuroides	***	***		***	
Papaver rhoeas	***	***		***	***

Tableau I : affinité des espèces (a) avec les textures de sol (A : argileux, L : limoneux, S : sableux) et (b) pour les précédent culturaux des céréales d'hiver pour quelques espèces majeures. Le bleu indique un déficit, le rouge un excès (* p<0.05 ; ** p<0.01 ; *** p<0.001).

Table I: *species link to (a) soil texture (A: clay, L: silt, S: sand) and (b) crop preceding winter cereals for some major weeds. Blue cases indicate a deficit while red show an excess (* p<0.05 ; ** p<0.01 ; *** p<0.001).*

LE POINT PAR CULTURE ET LA DETECTION DES CHANGEMENTS DE FLORE

Le réseau BF permet également de faire un point régulier sur la fréquence et l'abondance des principales espèces adventices pour les différentes cultures (Tableau II).

Tableau II : Fréquence (Fr.), densité moyenne (Dm) et statut depuis 1973 (Ev.) des dix adventices les plus répandues dans (a) le blé d'hiver, (b) le colza, (c) la betterave et (d) le maïs.
Table II*: Frequency (Fr.) mean density (Dm) and status since 1973 (Ev.) of the ten most widespread weeds in (a) winter wheat, (b) oilseed rape, (c) sugarbeet and (d) maize.*

(a)	Blé d'hiver	Fr.	D_m	Ev.
1	*Galium aparine*	43,70%	6,90	+
2	*Viola arvensis*	37,96%	11,97	+
3	*Veronica hederifolia*	37,59%	11,63	=
4	*Stellaria media*	35,37%	12,70	=
5	*Alopecurus myosuroides*	33,33%	16,24	-
6	*Senecio vulgaris*	32,96%	5,03	+
7	*Poa annua*	32,22%	14,84	+
8	*Papaver rhoeas*	30,74%	6,03	-
9	*Veronica persica*	30,19%	8,20	-
10	*Lolium* spp.	25,19%	12,00	+

(b)	Colza	Fr.	D_m	Ev.
1	*Geranium dissectum*	44,66%	8,25	+
2	*Sinapis arvensis*	40,78%	9,11	+
3	*Capsella bursa-pastoris*	40,78%	10,73	=
4	*Lolium* spp.	38,83%	7,95	+
5	*Viola arvensis*	35,92%	12,49	+
6	*Alopecurus myosuroides*	35,92%	19,52	-
7	*Galium aparine*	34,95%	5,42	=
8	Repousses céréales	33,98%	14,20	?
9	*Senecio vulgaris*	32,04%	2,88	+
10	*Sonchus asper*	31,07%	8,35	+

(c)	Betteraves	Fr.	D_m	Ev.
1	*Chenopodium album*	66.00%	13,63	=
2	*Mercurialis annua*	56.00%	12,00	+
3	*Polygonum aviculare*	52.00%	5,98	=
4	*Fallopia convolvulus*	52.00%	9,45	=
5	*Cirsium arvense*	38.00%	1,85	+
6	*Solanum nigrum*	36.00%	7,99	+
7	*Sinapis arvensis*	33.00%	2,91	-
8	*Alopecurus myosuroides*	33.00%	7,46	=
9	*Aethusa cynapium*	28.00%	3,63	+
10	*Galium aparine*	27.00%	3,44	=

(d)	Maïs	Fr.	D_m	Ev.
1	*Chenopodium album*	87,84%	21,48	=
2	*Solanum nigrum*	64,57%	14,26	+
3	*Echinochloa crus-galli*	52,83%	16,44	=
4	*Polygonum aviculare*	46,96%	6,83	=
5	*Polygonum persicaria*	46,33%	7,58	=
6	*Amaranthus retroflexus*	42,35%	11,05	=
7	*Convolvulus arvensis*	38,78%	3,95	=
8	*Sonchus asper*	33,33%	2,28	+
9	*Stellaria media*	32,08%	13,94	+
10	*Mercurialis annua*	31,24%	13,08	+

A partir de la comparaison des données BF à une première synthèse nationale effectuée dans les années 1970 (Barralis, 1977), cet état des lieux a également permis de faire le point sur le statut des espèces (en progression, stable ou en régression) dans les principales cultures: maïs (Fried *et al*, 2005), tournesol (Fried *et al*, 2006), colza (Fried & Reboud, 2007). D'autres synthèses sont en cours notamment pour le blé d'hiver.

Le Tableau II donne un bref aperçu des résultats de ces travaux en donnant la tendance démographique pour les 10 espèces les plus fréquentes dans le blé d'hiver, le colza, la betterave et le maïs. Ces travaux ont notamment montré qu'en l'espace de 30 ans, les changements étaient très importants même parmi les espèces les plus communes avec, suivant la culture, de 5 à 11 « nouvelles » espèces parmi les 25 espèces les plus fréquentes. Probablement, à la faveur d'un mauvais contrôle herbicides dans certaines cultures, quelques adventices sont directement passées d'un statut d'adventices mineures à majeures : *Geranium dissectum* dans le colza, *Aethusa cynapium* dans les betteraves, etc.

VERS DES MODELES PREDICTIFS ET UNE CARTOGRAPHIE DU RISQUE

A partir des relations établies entre la flore, le milieu et les techniques culturales sur la base statistique de plusieurs milliers de relevés, il est possible de bâtir des modèles de prédiction de présence des adventices pour chaque parcelle du réseau (Figure 4). Ces modèles qui restent à perfectionner devraient permettre :

i) de détecter des cas où la présence d'une espèce serait à surveiller du fait de l'écart entre probabilité de présence et observations réelles faites par le réseau,

ii) d'étendre la cartographie à une cartographie du risque de divers pathogènes, maladies, etc., en combinant les données BF à d'autres bases de données sur la relation flore adventice – autres bioagresseurs.

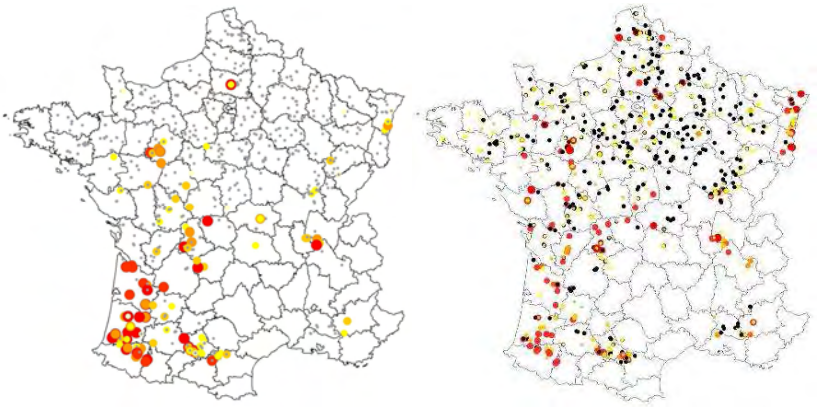


Figure 4 : Carte de répartition réelle (à gauche) et potentielle (à droite) de *Digitaria sanguinalis*
Figure 4*: (a) Actual and (b) potential distribution map of* Digitaria sanguinalis

La figure 4a montre que *D. sanguinalis* est surtout très abondante dans les maïs du Sud-Ouest. La carte de répartition potentielle (Figure 4b) montre que l'espèce pourrait très bien se développer de manière plus importante en Alsace. Certaines parcelles en Gironde ont au contraire des abondances bien supérieures à ce que les conditions du milieu pouvaient laissées prévoir : des cas qui peuvent en partie correspondre au développement de populations résistantes (Gasquez, 2007, ce volume).

CONCLUSION

La valeur d'exemple du réseau Biovigilance Flore ne nous semble pas discutable Certes, les résultats présentés ici revêtent encore un caractère préliminaire et un peu descriptif. Sa poursuite devrait cependant permettre de préciser les phénomènes qui semblent se dessiner mais dont il reste à savoir s'ils ne sont pas le fruit du hasard de quelques années climatiques exceptionnelles (2003). Par ailleurs, la base sera bientôt son propre référentiel et l'analyse de séries chronologiques compilées sur quelques parcelles devrait ouvrir sur le suivi d'effets se répercutant au-delà d'une année. Une perspective à développer est de trouver sous quelle forme assurer un retour d'information possible aux acteurs du réseau (agriculteurs ou agents des PV-FREDON) pour s'ajuster à l'échelle locale.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement toutes les personnes impliquées dans le réseau Biovigilance Flore, en particulier, les agents des DRAF- SRPV et des FREDON/FREDEC qui effectuent les relevés de flore sur le terrain ainsi que l'ensemble des agriculteurs qui ont mis à disposition leurs parcelles.

BIBLIOGRAPHIE

Aboucaya A., Jauzein P., Vinciguerra L., Virevaire M., 2000 - Plan National d'Action pour la conservation des plantes messicoles. Rapport final. Ed. Direction de la Nature et des Paysages, Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'environnement, 1-50.

Anonyme, 2004 - Stratégie nationale pour la Biodiversité. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, 1-49.

Barralis G., 1976 – Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. *In* : *V*è *Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes*, 1, Dijon, France : 59-68.

Barralis G., 1977 - Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. INRA – AFPP, Paris, France.

Darmency H., Gasquez J. 1990 - Résistance aux herbicides chez les mauvaises herbes. Agronomie, 6, 457-472.

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

Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud X., 2005 - Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma-LDV* 586, 47-51.

Fried G., Chauvel B., Reboud X., Chollet D., Bombarde M., Delos M., 2006 - Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ? *Phytoma-LDV* 596, 37-43.

Fried G., Reboud X., 2007 - Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *OCL* 14, 68-76.

Gasquez J., 2007 - *Digitaria sanguinalis* : une nouvelle espèce résistante aux inhibiteurs de l'ACCase en France. AFPP – 20ème conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007 (dans ce volume).

Granger S., Fried G., Thomas J.M., 2007 - Typologie des pratiques culturales et mauvaises herbes associées : le cas du maïs. AFPP – 20ème conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007 (dans ce volume).

Hallgren E., Palmer M.W., Milberg P., 1999 - Data-diving with cross validation: an investigation of broad scale gradients in weed communities. *Journal of Ecology*, 87, 1037-1051.

IFEN, 2006 - Les pesticides dans les eaux. Données 2003 et 2004. *Les dossiers* 5, 1-40.

Jauzein P., 2001 – Biodiversité des champs cultivés. L'enrichissement floristique. *Dossier de l'environnement de l'INRAt* 21, 43-63.

Maillet J., 1996 – Les invasions biologiques. Cas des mauvaises herbes de nos cultures. Phytoma-LDV, 484, 17-20.

Mamarot J., Rodriguez A., 2003 - Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures (1ère ed.). Paris: ACTA.

Matson P.A., Parton W.J., Power A.G. et Swift M.J., 1997 - Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277,504–509.

Reboud X. et Fried G., 2007 - Au-delà du constat, comment analyser et prévoir les évolutions de la flore adventice ? AFPP – 20ème conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007 (dans ce volume).

Stoate C., Boatman N. D., Borralho R. J., Rio Carvalho C., de Snoo G. R. et Eden P., 2001 – Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63, 337-365.

Article IV :

Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud, X., 2005.

Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans.

Phytoma-LDV 586: 47-51.

Évolution de la flore du maïs

Mauvaises herbes, ce qui a changé en 30 ans

Guillaume Fried*, Mylène Bombarde**, Marc Delos **, Jacques Gasquez* et Xavier Reboud*

La morelle noire *(Solanum nigrum)*, l'espèce qui a le plus augmenté ces 25 dernières années.

ph. INRA UMR BGA

On le sait bien, que les flores adventices des cultures évoluent, autrement dit que les populations de mauvaises herbes présentes dans les champs changent de densité comme de composition au fil des années. Quoique... On le sait, en principe, mais l'a-t-on vraiment mesuré ? Que connaît-on des évolutions de flore passées ? Et, quand on annonce des évolutions futures, a-t-on les moyens de vérifier plus tard si elles ont eu lieu ? Pour se donner, justement, ces moyens, l'INRA et la Protection des Végétaux ont mis en place un réseau « Biovigilance Flore » en 2002. Avant de donner des résultats sur les évolutions de flore du XXI^e^ siècle, il peut déjà permettre des comparaisons avec ce qui se passait il y a trente ans. Voici l'exemple du maïs. Éclairant.

* *UMR Biologie et gestion des adventices. INRA Dijon, 17, rue Sully. BP 86510. 21065 Dijon cedex. guillaume.fried@dijon.inra.fr*
** *DGAL, Protection des Végétaux Midi-Pyrénées. Cité administrative. Bât. E. Bd Armand-Duportal. 31074 Toulouse cedex.*

Nos connaissances sur l'évolution de la flore adventice des grandes cultures au cours des dernières décennies reposent en grande partie sur les observations des techniciens de terrain et les dires d'experts. Un cas d'école est le remplacement progressif des dicotylédones par certaines graminées suite à l'usage intensif des premières hormones chimiques pour le désherbage (MCPA, 2,4-D). Cet exemple, flagrant, est appuyé par très peu de références quantitatives (Haas & Streibig, 1982). De façon générale, la malherbologie a toujours manqué de références pour asseoir plus précisément l'ensemble des changements ressentis par les spécialistes sur le terrain.

Un état des lieux pour relativiser

Avec la nouvelle réforme de la PAC, nous sommes entrés dans une phase de transformations des systèmes de cultures (bandes enherbées, généralisation des techniques de conservation des sols, retrait de molécules chimiques autorisées pour le désherbage) qui vont encore s'intensifier dans les années à venir [vraisemblable augmentation des cultures industrielles (biocarburants) voire introduction de cultures OGM]. Des références chiffrées sur les changements passés sont d'autant plus cruellement absentes qu'elles permettraient de quantifier, donc relativiser, les changements qui pourraient intervenir et faire l'objet de diverses spéculations, comme cela a été le cas lors de la mise en place de la jachère PAC au début des années 1990 (Chauvel *et al.*, 1995).

Pour disposer d'un tel état de référence initial, la Protection des Végétaux et l'INRA ont mis en place en 2002 un réseau de surveillance de la flore adventice des grandes cultures. Avec près de 1 000 parcelles (dont 80 % sont des points fixes pour un suivi à long terme), le réseau « Biovigilance Flore » couvre maintenant l'ensemble du territoire métropolitain avec une gamme étendue de systèmes de cultures.

L'objectif affiché de ce réseau est la détection d'évolutions non-intentionnelles de flore sous l'effet d'innovations agricoles au sens large (nouveaux produits phytosanitaires, réduction des surfaces labourées, etc.) mais aussi, et plus généralement, une mesure de la biodiversité dans l'espace agricole.

Les données et la méthode de comparaison

Les données du réseau « Biovigilance Flore » ont été utilisées pour mesurer l'évolution des flores dans les principales cultures depuis les années 1970. Un premier inventaire de la flore adventice avait en effet déjà été mené il y a 30 ans (entre 1973 et 1976) à partir de la compilation des relevés floristiques des essais herbicides (Barralis, 1977).

C'est l'occasion unique de mesurer

ph. INRA UMR BGA

La digitaire sanguine *(Digitaria sanguinalis)*, une espèce en déclin, même si encore présente significativement.

1 - Une méthode de comparaison simple et rapide

Pour minimiser les biais inhérents à la comparaison entre deux enquêtes, du fait par exemple du nombre et/ou de l'origine géographique diverse des relevés entre les deux périodes, nous avons pratiqué 2 000 tirages aléatoires (bootstrap) au sein des données du réseau « Biovigilance Flore ». Dans le cas de la culture du maïs, 462 relevés du réseau « Biovigilance Flore » couvrant les années 2002 à 2004 ont été comparés à 175 relevés de l'enquête des années 1973 à 1976. Dans cette situation, nous avons tiré 2000 fois 175 relevés à partir des 462 relevés du réseau « Biovigilance Flore ».

À partir de ce ré-échantillonnage, l'ensemble des espèces est ordonné avec un intervalle de variation statistique. Par exemple, la mercuriale annuelle *(Mercurialis annua)* est observée en moyenne au rang 7, mais statistiquement (suivant le lot de 175 relevés retiré), sa position varie en fait entre les 6e et 10e rang. On peut ainsi construire un abaque pour chaque culture (Tableau 1) où est représentée la plage des rangs compatibles (l'équivalent d'un intervalle de confiance) autour du rang moyen de chaque espèce (cases jaunes). Cette plage est délimitée au seuil de 2,5 % (test bilatéral), soit autour des scores inférieurs à 50 dans le cas présent de 2 000 retirages.

L'analyse de l'évolution de la flore adventice s'opère alors tout simplement en analysant les changements de rang des espèces entre les deux enquêtes. Il suffit de projeter les rangs auxquels figuraient les espèces dans l'enquête de 1973-1976 sur l'abaque du réseau « Biovigilance Flore » (cases rouges). Toute espèce apparaissant en dehors de la plage des rangs compatibles peut être déclarée comme ayant significativement changé de statut entre les deux enquêtes comparées.

Reprenons l'exemple de la mercuriale annuelle. Alors que cette espèce était à la 11e place dans les années 1970, sa fréquence dans la base Biovigilance n'est compatible qu'avec la plage des rangs 6 à 10, ce qui permet d'affirmer que cette espèce est depuis 30 ans en augmentation significative.

Cette analyse est une méthode de comparaison pratique, robuste et conservatrice puisqu'elle prend en compte à la fois l'effort d'échantillonnage de chaque enquête et garde inchangé le rang des espèces lorsque toutes sont affectées de la même manière par le procédé de collecte des données.

Tableau 1 - Extrait de l'abaque du maïs.

	Taxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1	*Chenopodium album*	2000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	*Solanum nigrum*	0	1983	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	*Echinochloa crus-galli*	0	29	1785	165	16	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	*Amaranthus* spp.	0	0	189	1358	319	133	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	*Polygonum persicaria + lapathifolium*	0	0	34	338	1007	590	25	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	*Polygonum aviculare*	0	0	21	206	662	1042	64	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	*Mercurialis annua*	0	0	0	0	10	85	972	563	268	82	12	5	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	*Stellaria media*	0	0	0	0	0	15	599	667	540	117	42	12	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	*Digitaria sanguinalis*	0	0	0	0	3	29	459	639	583	177	70	27	7	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	*Poa annua*	0	0	0	0	0	0	19	109	334	758	390	208	118	37	22	2	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	*Fallopia convolvulus*	0	0	0	0	0	0	1	35	145	354	474	443	271	128	74	37	21	11	3	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	*Anagallis arvensis*	0	0	0	0	0	0	0	19	86	309	506	459	309	150	83	46	17	10	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	*Convolvulus arvensis*	0	0	0	0	0	0	2	7	78	214	357	437	372	207	140	77	46	26	20	5	8	2	0	1	0	0	1	0	0	0
14	*Senecio vulgaris*	0	0	0	0	0	0	0	0	2	22	69	149	247	322	361	281	194	137	67	52	37	29	12	12	1	3	0	0	1	1
15	*Sonchus asper + oleraceus*	0	0	0	0	0	0	0	2	7	16	69	132	269	359	328	245	196	130	77	54	47	26	20	9	4	4	3	0	2	1
16	*Capsella bursa-pastoris*	0	0	0	0	0	0	0	1	1	13	53	126	230	342	305	252	194	176	109	75	48	23	26	18	4	2	0	2	0	0
17	*Atriplex* spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	12	23	86	173	213	273	292	239	180	153	100	90	67	31	27	16	8	5	6	3
18	*Calystegia sepium*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	13	35	58	129	144	194	198	230	185	168	151	103	103	85	83	51	27	15	6	10
19	*Chenopodium polyspermum + hybridum*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	8	25	68	122	168	174	236	231	179	186	137	120	112	80	53	39	28	12	7
20	*Trifolium* spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	22	47	92	134	171	192	239	219	218	189	134	118	70	60	37	27	9	2
21	*Matricaria recutita + perforata*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	6	19	51	83	112	142	175	206	217	201	188	151	123	89	78	68	43	23	12
22	*Setaria viridis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	21	43	75	133	146	214	211	185	176	156	157	117	111	84	64	30	23	14
23	*Veronica persica + agrestis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	21	45	98	131	189	207	220	204	201	185	152	102	84	60	39	32	11
24	*Panicum miliaceum*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	11	12	20	39	51	90	109	163	177	164	210	186	196	176	108	107	51
25	*Lamium* spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	6	16	19	48	82	106	141	184	214	199	160	169	174	138	114	72
26	*Kickxia* spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	7	31	43	54	88	121	153	149	202	219	205	186	156	113	89
27	*Viola tricolor*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	5	15	25	38	62	91	135	167	196	201	223	186	152	129	123
28	*Setaria verticillata*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	6	6	21	27	58	86	91	130	142	166	215	216	230	134	109
29	*Cynodon dactylon*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	3	13	13	24	50	61	109	115	153	173	177	207	196	167
30	*Setaria pumila*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	6	13	23	40	57	77	111	106	183	182	208	216	166

En ordonnées, les espèces sont disposées selon leur rang moyen décroissant d'après les données Biovigilance 2002-2004. En abscisse sous l'indication de ce même rang, le tableau est rempli par le score réalisé par chaque espèce pour chacun des rangs lors des 2 000 tirages au hasard. On projette ensuite le rang des espèces dans l'enquête à comparer (ici, les données des années 1970 selon Barralis, 1977) et qui sont symbolisées par les carrés rouges.
La zone de rejet (c'est-à-dire celle hors de la plage de rangs compatibles symbolisés par les carrés jaunes) est délimitée au seuil de 2,5 % (test bilatéral), soit pour des scores inférieurs à 50 dans le cas présent de 2 000 retirages.

La position de la morelle noire (*Solanum nigrum*) en rang 6 sur les relevés des années 73-76, n'est plus compatible avec sa position actuelle : elle est devenue beaucoup plus commune de nos jours (rang 2). En revanche la digitaire sanguine (*Digitaria sanguinalis*) régresse (du rang 2 au rang 9) ainsi que la sétaire glauque (*Setaria pumila*) (du rang 17 au 30).

de manière objective et quantifiée quelles espèces sont en progression entre « valeurs sûres » et nouvelles venues, quelles espèces ont confirmé l'état des lieux d'il y a trente ans ou, au contraire, sont maintenant rejetées du cortège spécifique de la flore de chaque culture.

Cet article se penche plus précisément sur le cas du maïs dont les surfaces n'ont cessé d'augmenter depuis les années 70.

Une méthode statistique de ré-échantillonnage aléatoire (bootstrap) de la base de données « Biovigilance Flore » a été utilisée afin de pouvoir comparer au mieux les deux enquêtes. Elle permet d'obtenir, pour chaque espèce, la distribution des rangs statistiquement compatibles avec la seule variabilité régionale ou annuelle contenue dans les données. Dès lors, toute espèce ayant dans l'enquête des années 1970 un rang hors de la plage de valeurs ainsi définie, peut être considérée comme ayant significativement évolué entre les deux lots de données comparées, donc entre les deux dates de mesures (Encadré 1 et Tableau 1).

Espèces confirmées et nouvelles venues

L'écart de rang observé pour une espèce entre les deux périodes excédant 95 % des écarts générés par la technique de ré-échantillonnage met en évidence que les espèces notées en gras dans le tableau 2 ont significativement changé de statut : la morelle noire *(Solanum nigrum)* ayant le plus augmenté en fréquence alors que la digitaire sanguine *(Digitaria sanguinalis)*, parmi les 100 premières espèces est celle qui a le plus régressé.

Au-delà de cette première observation, on peut relever trois ensembles d'espèces à surveiller.

1) Les **espèces majeures** de la culture du maïs sont restées, à très peu de chose près, les mêmes depuis 30 ans.

Un groupe de cinq taxons toujours présent dans plus d'un champ sur trois se détache nettement des autres mauvaises herbes : le chénopode blanc *(Chenopodium album)*, le panic pied-de-coq *(Echinochloa crus-galli)*, les amarantes *(Amaranthus* spp.), les renouées persicaires et à feuilles de patience *(Polygonum persicaria, P. lapathifolium)*. Bien connues de tous, ces espèces estivales (à germination tardive) restent particulièrement bien adaptées à la culture du maïs malgré tous les changements qu'a connus cette culture en 25 ans. Si les herbicides semblent avoir réduit l'impact instantané de ces mauvaises herbes (densité plus faible sauf pour le chénopode blanc), ils ne semblent pas avoir altéré le stock de ces espèces qui réinfectent continuellement les parcelles (fréquences identiques). Peut-être savent-elles tirer profit de l'usage accru de l'irrigation qui favoriserait les levées tardives.

2) Plusieurs espèces apparaissent en progression depuis 25 ans. Certaines, **déjà communes dans les années 1970,** ont pris plus d'importance aujourd'hui : notamment la morelle noire *(Solanum nigrum),* seule espèce ayant réussi à progresser à l'intérieur du groupe des six espèces majeures. La mercuriale annuelle *(Mercurialis annua)* et la stellaire *(Stellaria media)* sont également en légère augmentation.

3) D'autres, **trop peu fréquentes dans le maïs il y a 30 ans** pour apparaître dans la liste des 29 espèces de la première enquête, ont vraiment explosé ces dernières années : le pâturin annuel *(Poa annua)*, le séneçon vulgaire *(Senecio vulgaris)*, les laiterons *(Sonchus asper* et *S. oleraceus)*, le liseron des haies *(Calystegia sepium)*, les panics *(Panicum* sp.), etc.

Tableau 2 - Évolution des principales mauvaises herbes du maïs en l'espace de 25 ans.

Rang moyen	Espèces	Évolution	2002 2004	Fréq.	Densité	1973 1976	Fréq.	Densité
1	Chénopode blanc *Chenopodium album*	=	1	73,2	18,4	1	59,9	14,4
2	**Morelle noire** *Solanum nigrum*	+	2	47	9,3	6	26,3	4,2
3	Panic pied-de-coq *Echinchloa crus-galli*	=	3-4	38,2	8,8	3	37,7	12,4
4	Amarantes *Amaranthus* spp.	=	3-6	36,9	6,4	4	29,1	6,9
5	Renouées *Polygonum persicaria* et *lapathifolium*	=	4-6	33,5	4,8	5	28,0	5,8
6	Renouée des oiseaux *Polygonum aviculare*	=	4-7	28,9	3,3	7	26,2	4,2
7	**Mercuriale annuelle** *Mercurialis annua*	+	6-10	22,2	4,1	11	15,3	3,5
8	**Stellaire intermédiaire** *Stellaria media*	+	7-11	21,4	4,6	12	14,2	2,9
9	**Digitaire sanguine** *Digitaria sanguinalis*	-	7-11	21,0	6,6	2	40,0	12,8
10	**Pâturin annuel** *Poa annua*	N	8-14	19,3	4,7		< 2,5	-
11	**Renouée liseron** *Fallopia convolvulus*	-	9-16	15,9	2,0	8	21,1	4,0
12	Mouron des champs *Anagallis arvensis*	=	9-16	15,7	1,7	13	13,1	2,9
13	Liseron des champs *Convolvulus arvensis*	=	9-18	15,1	1,8	9	15,4	3,8
14	**Laiterons** *Sonchus asper + oleraceus*	N	11-22	13,8	1,5		< 2,5	-
15	**Séneçon vulgaire** *Senecio vulgaris*	N	11-22	13,0	1,2		< 2,5	-
16	**Capselle bourse-à-pasteur** *Capsella bursa-pastoris*	N	11-24	12.8	2.7		< 2,5	-
17	Arroches *Atriplex patula + hastata*	=	13-25	11,1	1,2	15	10,3	2,8
18	**Liseron des haies** *Calystegia sepium*	N	12-27	10,5	1,2		< 2,5	-
19	**Chénopodes** *Chenopodium polyspermum + C. hybridum*	N	10-29	10,4	2,0		< 2,5	-
20	**Trèfles** *Trifolium* spp.	N	14-28	10,4	1,9		< 2,5	-
21	Matricaires *Matricaria recutita + perforata*	=	14-28	10,3	1,2	14	11,7	2,8
22	Sétaire verte *Setaria viridis*	=	14-29	9,9	1,8	16	10,3	2,8
23	**Véroniques** *Veronica persica + polyta*	N	15-29	9,6	1,3		< 2,5	-
24	**Panics** *Panicum* spp.	N	17-33	8,7	1,6		< 2,5	-
25	**Lamiers** *Lamium* spp.	N	18-33	8,6	1,0		< 2,5	-
26	**Linaires** *Kickxia* spp.	N	18-34	8,6	1,1		< 2,5	-
29	Pensée des champs *Viola arvensis*	=	19-35	7,8	1,2	25	4,6	1,3
30	Chiendent pied-de-poule *Cynodon dactylon*	=	20-40	6,9	0,9	22	5,1	1,5
34	**Sétaire glauque** *Setaria pumila*	-	21-41	6,7	2,6	17	10,1	2,7
37	**Prêle des champs** *Equisetum arvense*	-	26-50	5,0	0,6	21	6,2	1,8
38	**Chardon des champs** *Cirsium arvense*	-	27-53	4,6	0,8	20	6,3	2,0
47	**Fumeterre officinale** *Fumaria officinalis*	-	27-53	4,6	1,0	19	6,3	2,2
50	**Ravenelle** *Raphanus raphanistrum*	-	34-66	3,1	0,4	10	15,4	3,6
51	**Pourpier maraîcher** *Portulaca oleracea*	-	33-69	3,1	1,0	27	3,2	0,8
54	**Chiendent rampant** *Elytrigia repens*	-	33-70	3,1	0,4	26	4,5	1,0
94	**Spergule des champs** *Spergula arvensis*	-	39-86	2,3	0,2	18	6,9	2,3
95	**Galinsoga** *Galinsoga* spp.	-	> 60	0,4	0,0	29	2,3	0,3

Espèces (+) en progression significative ; (=) stable ; (-) régression significative ; (N) : « nouvelles » parmi les 29 premières (l'enquête des années 1970 ne fait figurer que les 29 premières espèces pour le maïs).

La marque des herbicides...

La pression de sélection exercée par les herbicides semble être un facteur manifeste, tout particulièrement en maïs avec le poids sans équivalent qu'a pesé l'atrazine dans cette culture pendant trois décennies.

La plupart des mauvaises herbes sensibles à cet herbicide (Mamarot & Rodriguez, 2003),

2 - Quelques précisions sur les indices présentés dans le tableau 2 : fréquence et densité

Dans chaque parcelle du réseau « Biovigilance Flore », des relevés floristiques ont été réalisés selon la méthode mise au point par Barralis (1977) en affectant chaque espèce d'un coefficient d'abondance selon l'échelle :

	Coefficient d'abondance	Peuplement moyen
+	vu une fois dans la parcelle	0,1 individu/m²
1	moins de 1 individu au m²	0,5
2	de 1 à 2 individus au m²	1,5
3	de 3 à 20 individus au m²	11,5
4	de 21 à 50 individus au m²	35,5
5	plus de 50 individus au m²	75,5

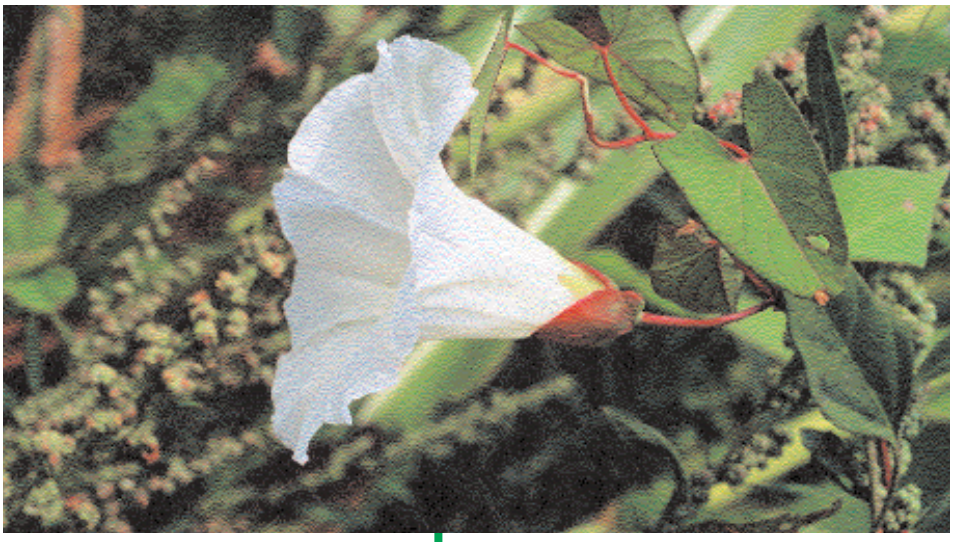
Pour rester cohérent avec l'enquête de Barralis, les espèces affectées d'un coefficient inférieur à 2 ont été éliminées. Ainsi, lorsque la fréquence d'une espèce est égale à 50 %, cela signifie que l'espèce a été rencontrée 50 fois avec un coefficient d'abondance supérieur ou égal à 2 pour 100 relevés effectués.

La densité a été calculée en transformant le coefficient d'abondance en peuplement moyen et en multipliant ce peuplement moyen par le nombre de fois où il a effectivement été noté :

$11{,}5 \cdot n3 + 35{,}5 \cdot n4 + 75{,}5 \cdot n5 + 1{,}5 (N - n3 - n4 - n5) / N$

où n3, n4, n5 représentent le nombre de relevés affectés des coefficients 3, 4, 5 et N, le nombre total de relevés.

ph. INRA UMR BGA



Une des espèces « nouvelles venues » dans le maïs, quasi inexistante il y a 25 ans : le liseron des haies *(Calystegia sepium)*.

ont logiquement régressé : *Fumaria officinalis, Raphanus raphanistrum, Portulaca oleracea, Spergula arvensis, Galinsoga* spp., et sont aujourd'hui quasi oubliées par les maïsiculteurs.

Si les cultures de maïs semblent aujourd'hui plus propres qu'il y a 30 ans (cf. notes d'abondance), l'usage prépondérant des triazines a aussi favorisé la sélection de quelques espèces naturellement peu sensibles qui comptent désormais parmi la flore adventice caractéristique du maïs : les panics *(Panicum* sp.), le liseron des haies *(Calystegia sepium)*, les laiterons des champs *(Sonchus arvense)*, etc.

Dans certains cas, cette sélection s'est amplifiée en faveur de certaines adventices ayant développé des mécanismes de résistance aux herbicides. Ainsi, la morelle noire *(Solanum nigrum)*, qui était déjà une espèce majeure, a développé très tôt des populations résistantes aux triazines (HEAP, 2005) et devient la deuxième mauvaise herbe du maïs. Près de la moitié des « nouvelles » espèces entrées dans les 25 premières ont présenté des populations résistantes aux inhibiteurs des photosystèmes II (HEAP, 2005) : le pâturin annuel *(Poa annua),* le séneçon vulgaire *(Senecio vulgaris)*, le laiteron rude *(Sonchus asper)*, le chénopode polysperme *(Chenopodium polyspermum)*.

Reste à savoir si l'état de résistance est ici une cause ou une conséquence : est-ce parce qu'une espèce devenue résistante est mal maîtrisée qu'elle monte en fréquence ou, à l'inverse, est-ce parce qu'elle était mal maîtrisée qu'elle a eu une probabilité accrue de développer la résistance ?

À l'inverse, la légère augmentation observée pour la mercuriale annuelle *(Mercurialis annua)* et la stellaire *(Stellaria media)* pourrait déjà être la marque de l'« après atrazine », l'abondance moyenne de ces espèces ayant particulièrement augmenté en 2004 sur les parcelles fixes du réseau Biovigilance. Ces deux espèces sont par ailleurs régulièrement citées parmi les premières à avoir profité du retrait de l'atrazine (Renoux *et al.*, 2003 ; Desquesnes et Bibard, 2004).

… et de l'état du milieu

Mais si les herbicides ont vraisemblablement une part importante dans l'explication des changements observés, on ne parvient toutefois pas à expliquer tous les changements du seul fait de 25 ans d'utilisation d'atrazine.

Certaines mauvaises herbes, bien que répandues dans tout le pays, avec des populations localement résistantes, n'ont pas su « en profiter » pour augmenter en fréquence. Ainsi la sétaire verte *(Setaria viridis)* est restée très stable et la digitaire sanguine *(Digitaria sanguinalis)* est même en déclin et reste simplement

Tableau 3 - Sensibilité aux herbicides (Mamarot et Rodriguez, 2003) et évolution des flores du maïs..

	En progression ou stable	En régression
Espèces difficiles à contrôler par les programmes herbicides du maïs*	*Convolvulus arvensis* *Calystegia sepium* *Panicum* spp. *Viola arvensis*	*Cirsium arvense* *Equisetum arvense*
Espèces faciles à contrôler par les programmes herbicides du maïs*	*Stellaria media* *Matricaria* spp. *Lamium* spp. hors populations résistantes aux triazines : *Chenopodium* spp. *Amaranthus* spp. *Solanum nigrum* *Senecio vulgaris* *Poa annua*	*Spergula arvensis* *Galinsoga* spp. *Portulaca oleracea*
Espèces présentant ou ayant présenté des populations résistantes aux triazines	*Amaranthus* spp. *Chenopodium album* *Chenopodium polyspermum* *Echinochloa crus-galli* *Poa annua* *Polygonum lapathifolium* *Polygonum persicaria* *Senecio vulgaris* *Setaria viridis* *Solanum nigrum* *Sonchus asper*	*Digitaria sanguinalis* *Setaria pumila*

* Sur la base des programmes autorisés en 2003 (donc avec la possibilité d'utiliser l'atrazine).

ph. INRA UMR BGA

Une des espèces à surveiller : le bident *(Bidens tripartita)*, dont l'extension est suivie de près par la réseau « Biovigilance Flore »

problématique dans le Sud-Ouest. De même la prêle *(Equisetum arvense)* paraît en recul alors qu'elle a toujours été mal maîtrisée par le panel d'herbicides disponibles (Tableau 3). Particulièrement inféodée aux parcelles humides, la régression de la prêle pourrait en partie s'expliquer par l'amélioration des drainages au cours des années 1980.

Ainsi, dans de nombreux cas, les explications sous-jacentes à l'évolution de la flore sont le fait de plusieurs causes. D'autres modifications dans les programmes herbicides (utilisation ou non de sulcotrione, mésotrione, sulfonylurées — rimsulfuron, nicosulfuron — isoxaflutole, DMTAP, métolachlor et acétochlor) ou la propension récente à adopter de nouvelles pratiques culturales, comme la réduction des surfaces labourées, jouent probablement un rôle non négligeable.

Cette dernière tendance pourrait par exemple contribuer à expliquer la progression des espèces disséminées par le vent à partir des bordures des parcelles : laiterons *(Sonchus asper)* ou séneçon vulgaire *(Senecio vulgaris)* (Derksen *et al.*, 1993).

Enfin, l'extension de la culture du maïs dans les plaines alluviales sur d'anciennes prairies permanentes hygrophiles pourrait expliquer l'apparition d'espèces de la ripisylve. C'est le cas du liseron des haies *(Calystegia sepium)*, qui, étant par ailleurs insensible à l'atrazine, a doublement profité de la situation pour devenir une adventice sérieuse du maïs. L'interdiction dans les années 1980 du 2,4,5-T, hormone qui maîtrisait assez bien cette espèce, a également pu faciliter sa progression.

Plus localement, mais vraisemblablement pour les mêmes raisons (zones hygrophiles), le bident (essentiellement *Bidens tripartita)* est également cité en extension par les agriculteurs et les techniciens de terrain (Chauvel *et al.*, 2005). Dans le réseau Biovigilance Flore, il n'apparaît qu'à la 77e position à une fréquence de 1,10 %. Son extension possible pourra désormais être suivie de près grâce au nombre sans précédent de parcelles de maïs suivies.

Perspectives

Depuis 2004 et le retrait des triazines, de nouvelles conditions exercent une barrière de sélection différente qui va sans aucun doute aboutir à un nouvel équilibre de la communauté végétale du maïs.

Pour mesurer toutes les conséquences de l'abandon de l'atrazine, le réseau « Biovigilance Flore », aujourd'hui en pleine montée en puissance, ne sera véritablement efficace que d'ici 3 à 4 ans lorsqu'un historique de 7 à 8 ans existera, notamment parce qu'on aura alors un certain recul quant à l'importance que peuvent prendre des fluctuations annuelles résultant d'accidents météorologiques particuliers.

Si grâce au réseau « Biovigilance Flore » l'on sait désormais quantifier objectivement et avec précision les changements *a posteriori*, l'outil Biovigilance Flore ne sera vraiment utile que lorsqu'il permettra de déterminer précocement vers quelle flore on se dirige.

Les recherches doivent maintenant s'orienter vers une amélioration de la capacité de prédiction des impacts des changements ou au moins être en mesure de détecter les changements majeurs de façon à la fois fiable et précoce, deux objectifs qui ne vont pas toujours facilement ensemble…

Remerciements : La publication de cet article est l'occasion pour les auteurs de remercier toutes les personnes travaillant au bon fonctionnement du réseau « Biovigilance Flore » ; nous pensons tout particulièrement aux agents des DRAF-SRPV et FREDON en charge de la collecte des informations et aux agriculteurs qui mettent leur parcelle à disposition.

Bibliographie

- ***Barralis G., 1977*** *- Répartition et densité de principales mauvaises herbes en France. Document INRA. 1-22.*
- ***Chauvel B., Barralis G., Dessaint F. & Chadœuf R., 1995*** *- Développement de populations adventices en situation de jachère annuelle. 16e Conférence du COLUMA, 725-732.*
- ***Chauvel B., Dessaint F., Lonchamp J. & Gasquez J., 2005*** *- Cinq élues et des candidates : enquête sur les mauvaises herbes envahissantes en grandes cultures en France.* Phytoma LDV 578: 16-20.
- ***Derksen D.A., Lafond G.P., Thomas A.G., Loeppky H.A., Swanton C.J., 1993*** *- Impact of Agronomic Practices on Weed Communities : Tillage Systems.* Weed Science, *41 : 409-417.*
- ***Desquenes A. et Bibard V., 2004*** *- Désherbage du maïs, du sorgho et du millet. Face aux évolutions réglementaires, quelles solutions techniques appliquer aujourd'hui et quelles perspectives* Phytoma-LDV, *577 :20-23.*
- ***Haas H., & Streibig J.C., 1982*** *- Changing Patterns of Weed Distribution as a Result of Herbicide Use And Other Agronomic Factors. In : Herbicide resistance in Plants : 57-79.*
- ***HEAP I.*** *(consulté en 2005).* http://www.weedscience.org/in.asp
- ***Mamarot J., Rodriguez A., 2003*** *- Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures. ACTA: 1-372.*
- ***Renoux J.P., Bibard V., Gautier X., 2003*** *- Efficacité et flore. Les conséquences de la disparition de l'atrazine.* Perspectives Agricoles, *286 : 32.*

Résumé

Sous l'égide du Ministère de l'Agriculture, la Protection des Végétaux et l'INRA ont mis en place un réseau de suivi de la flore adventice des grandes cultures à travers la France métropolitaine (réseau Biovigilance Flore). L'existence d'un premier inventaire faisant état de la répartition et de la densité des principales mauvaises herbes dans les années 1970 a offert l'opportunité unique de mesurer comment la flore a évolué en 30 ans. Un procédé statistique nous a permis de mettre en évidence les espèces qui ont significativement changé de statut, la culture de maïs étant seule traitée ici. La progression ou la régression de chaque espèce est discutée en relation avec l'évolution des pratiques, notamment l'influence qu'ont pu avoir l'utilisation très majoritaire des triazines ou, plus récemment, la tendance à la réduction du travail du sol.

Mots-clés : mauvaises herbes, évolution, composition floristique, pratiques culturales, maïs.

Summary

CHANGES IN ARABLE FIELD FLORA THROUGH THE LAST 30 YEARS IN FRANCE

A new national weed survey of arable fields has begun in France since 2002. About one thousand field should soon be surveyed every year across France. Existence of a first survey conducted during the 1970's allowed to measure how weed flora has evolved during the last 30 years. Here, the case of Maize is presented. We used a Bootstrap statistical process to highlight the species whose status has significantly changed between the two surveys. Modifications of the different species status are then discussed in relation to the evolution of main cultural practices: we look in particular for the influence of intense use of triazine herbicides or the recent increasing adoption of no-tillage systems.

Key words : weed flora, evolution, cultural practices, maize.

Article V :

Fried G., Chauvel B., Reboud X., Chollet D., Bombarde M., Delos M., 2006. Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ? *Phytoma-LDV* 596 : 37-43.

(ph. M. Do)

observer

Flore adventice du tournesol

Quelle évolution en trente ans ? Quelles caractéristiques favorisent la capacité d'infestation des cultures ?

Guillaume Fried*, Bruno Chauvel*, Xavier Reboud*, Didier Chollet**, Mylène Bombarde*** et Marc Delos***

Le datura (*Datura stramonium*), espèce en nette progression dans les tournesols, dans le Sud (Aquitaine, Midi-Pyrénées, Provence) et jusqu'en Poitou-Charentes. Elle reste difficile à maîtriser du fait de ses levées très échelonnées.

ph. I.N.R.A. U.M.R. B.G.A.

Pourquoi comparer la flore adventice du tournesol d'il y a trente ans et celle de maintenant ? Parce qu'il y a trente ans, le tournesol était encore peu cultivé : les populations de mauvaises herbes qui l'accompagnaient n'avaient pas eu le temps de s'adapter à la culture. Maintenant, si. Pointer celles qui sont les plus présentes et fréquentes permet de savoir contre lesquelles lutter immédiatement. Mais pister celles qui ont progressé en fonction de leurs caractères biologiques et agronomiques (on parle de « traits », voyez le vocabulaire en encadré 1, p. 38) permet de repérer celles qui risquent de progresser encore, et dont il faudra se garder...

Un champ cultivé est un milieu très contraignant (labour, façons culturales, désherbage) que peu d'espèces végétales peuvent supporter. Un nombre réduit d'entre elles, bien adaptées aux conditions propres des milieux cultivés, sont devenues des espèces compagnes (adventices) des cultures.

Au cours des 50 dernières années, l'extension de « nouvelles » cultures (colza, tournesol, soja, voire maïs hors de sa zone « historique ») et l'évolution des pratiques culturales (date et densité de semis, herbicides, modification du travail du sol) ont constitué de nouvelles contraintes qui ont exercé des pressions de sélection inédites sur les « mauvaises herbes » en place. Elles ont favorisé certaines espèces au détriment d'autres, voire permis l'introduction d'espèces jusqu'alors cantonnées aux lisières ou issues d'autres régions du globe.

Pour mieux appréhender les causes des changements de la flore, nous avons étudié les évolutions à l'échelle de groupes fonctionnels*(1) réunissant des espèces ayant un ensemble de traits* identiques ou proches. En cherchant à savoir si les espèces en progression ou en régression partagent des caractéristiques communes, on peut identifier de façon fine et statistiquement fiable l'effet de pratiques culturales.

Au final les traits* dégagés, favorables ou défavorables, conduisent à des principes théoriques généraux valables au-delà des seules espèces étudiées (Booth & Swanton, 2000).

Flore du tournesol : évolution en cours

Le tournesol (*Helianthus annus* L.) se prête particulièrement bien à cette analyse. Il n'est semé à grande échelle que depuis peu : lors des enquêtes floristiques nationales des années 1970, c'était une culture mineure en France avec environ 76 000 ha (Agreste, 2005). Ensuite des systèmes de culture où le tournesol revient souvent se sont mis en place. Les surfaces ont été multipliées par plus de 10. Ce changement permet de suivre le développement d'une flore plus spécifique à cette culture sur les 30 dernières années.

L'objectif de cette étude est en premier lieu de mettre en évidence l'évolution, de 1970 à 2000, du statut des espèces et des communautés d'espèces présentes en culture de tournesol. Dès lors peut-on, en l'espace de 30 ans, déceler des groupes fonctionnels* favorisés par des pratiques culturales particulières au tournesol ? Y a-t-il des caractéristiques paraissant favorables à la progression de certaines espèces ? Peut-on déceler le type « idéal » (regroupement de caractères) de mauvaises herbes spécialement adaptées (ou bien non adaptées) aux conditions propres du tournesol ? Peut-on en déduire quelles espèces constitueraient une menace potentielle dans l'avenir ?

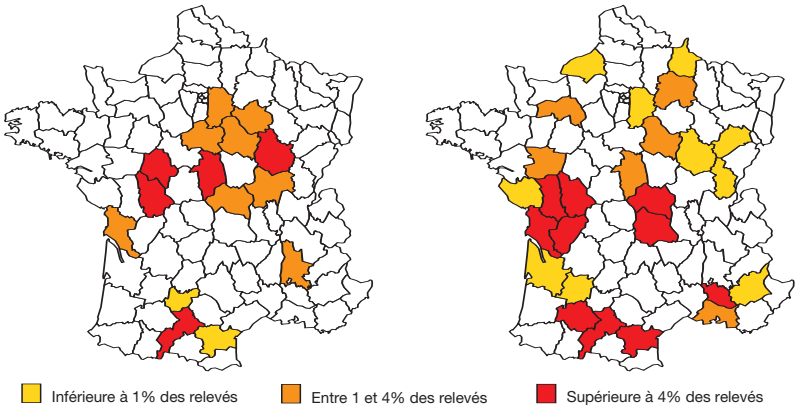
Deux enquêtes comparées

Deux enquêtes sur la répartition et la densité des mauvaises herbes dans les grandes cultures sont comparées. La première a été menée il y a 30 ans entre 1973 et 1976. On a extrait la compilation de 59 relevés d'adventices effectués dans les zones témoins d'essais herbicides tournesol (Barralis, 1977). La seconde est issue du réseau « Biovigilance Flore » dont 117 parcelles ont été cultivées en tournesol entre 2002 et 2004.

* INRA UMR Biologie et gestion des adventices.
** CETIOM.
*** Protection des Végétaux.

(1) Voir la définition des termes dans l'encadré 1 p. 38.

Figure 1 *- Répartition des relevés effectués dans les cultures de tournesol durant les périodes 1973-1976 (à gauche) et 2002-2004 (à droite).*



Échantillonnage des adventices dans les parcelles : fréquence et densité

Les relevés ont été effectués sensiblement de la même façon dans les deux enquêtes.

Sur chaque parcelle, on dresse une liste exhaustive des espèces rencontrées (sur au moins 2 000 m²). Chaque espèce est ensuite affectée d'un coefficient d'abondance visuel selon l'« échelle Barralis » (Barralis, 1976) qui permet de transformer les données en densité (nombre de plantes par m²). On peut alors classer les espèces non seulement en termes de fréquence (ratio entre le nombre de parcelles où une espèce est présente et le nombre total de parcelles échantillonnées), mais aussi de densité moyenne. Le détail du calcul de ces indices est donné dans Fried *et al.* (2005).

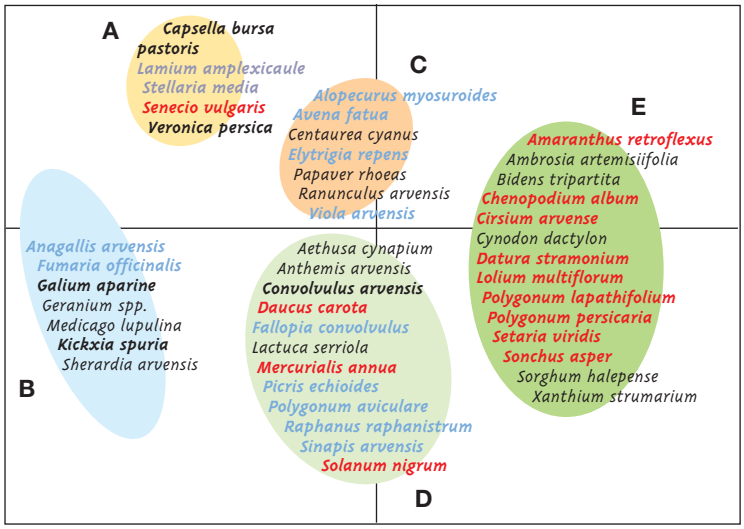
Figure 2 *- Représentation graphique simplifiée de l'analyse des correspondances multiples effectuée sur la matrice espèces - traits d'histoires de vies.*

Description sommaire des 5 groupes fonctionnels (en gras, les espèces dont on connaît le statut, avec en rouge les espèces en progression, en bleu les espèces en régression, en noir les espèces stables)

A - Espèces d'assez petite taille, ubiquistes* (à large amplitude écologique), supportant l'ombre et pouvant lever et fleurir toute l'année.

B - Espèces de petite taille, prostrées au sol ou grimpantes, longévité des semences faible, dissémination zoochore*, levée plutôt hivernale, floraison étalée du printemps à l'automne.

C - Espèces de taille moyenne, à levée plutôt printanière, floraison large du printemps à l'automne, plutôt thermophiles*, assez peu sensibles aux herbicides du tournesol.



D - Espèces de taille moyenne, à levée hivernale, indifférentes au pH ou neutrophiles*, sensibles aux herbicides du tournesol. La plupart sont des messicoles caractéristiques.

E - Espèces de grande taille, sans mécanisme de dispersion ou anémochore*, à longévité de semences élevée, à levée estivale ou indifférente, à cycle court de 2-3 mois avec floraison en été-automne, nitrophiles*, héliophiles* et plutôt thermophiles*. Pour une large part insensibles aux herbicides du tournesol.

1 - Un peu de vocabulaire d'écologie végétale

(d'après Boullard B., 1988. *Dictionnaire de botanique*, *Ellipses*, Paris : 1-398)

Acidiphile : caractère d'une plante se rencontrant préférentiellement ou exclusivement sur les sols acides (pH < 6).

Anémochore : se dit d'une graine (et par extension d'une espèce possédant ce type de graine) adaptée à la dispersion par le vent.

Basophile : se dit d'une plante se rencontrant préférentiellement ou exclusivement sur les sols dont le pH est élevé.

Diversité fonctionnelle : indice rendant compte de la diversité des traits* fonctionnels contenus dans une communauté. La diversité fonctionnelle diffère de la diversité spécifique qui correspond au nombre d'espèces présentes dans une communauté.

Géophytes : plantes passant l'hiver en ne conservant que des organes souterrains (rhizomes, tubercules ou bulbes).

Groupe fonctionnel : ensemble d'espèces partageant des traits* identiques ou proches.

Héliophile : se dit d'une espèce qui « recherche » les stations ensoleillées.

Hémicryptophytes : plantes dont les bourgeons, au ras du sol, sont enfouis dans des rosettes de feuilles durant l'hiver.

Hygrophile (ou hygrophyte) : qualifie les espèces qui vivent dans les endroits où l'eau abonde relativement (soit dans les sols soit dans l'atmosphère).

Mésophile (ou mésophyte) : plante qui recherche des stations ni trop sèches ni trop humides.

Neutrophile : qualifie les espèces se développant préférentiellement ou exclusivement sur les sols proches de la neutralité, légèrement acides ou basiques (pH autour de 7).

Nitrophile : se dit des plantes qui recherchent des sols riches en composés azotés (surtout sous forme de nitrates).

Oligotrophe : espèce qui peut se développer sur des sols pauvres en éléments nutritifs.

Phénologie : répartition au cours de la saison des différents stades physiologiques (levée, floraison, fructification) d'une plante.

Structure fonctionnelle : proportion relative des différents groupes fonctionnels présents dans une communauté d'espèces.

Thermophile : qualifie les espèces qui se développent préférentiellement dans des stations chaudes bien exposées.

Thérophytes : plantes annuelles qui « bouclent » leur cycle en quelques mois et dont seules les graines survivent pour passer l'hiver.

Traits : caractéristiques biologiques (écologiques, agronomiques) d'une espèce.

Ubiquiste : se dit d'une espèce ayant la capacité de coloniser une très large gamme de conditions écologiques.

Xérophile (ou xérophyte) : qualifie une espèce qui peut se développer dans des conditions de sécheresse sévère.

Zoochore se dit d'une graine (et par extension d'une espèce possédant ce type de graine) adaptée à la dispersion par les animaux.

Tableau 1 - Caractéristiques agronomiques, écologiques et biologiques (= traits) retenues pour expliquer le statut des espèces.

	Variables	Modalités		Sources bibliographiques
		Traits végétatifs		
1	Taille	a : 2-15 cm & 5-30 cm c : 30-100 cm	b : 20-60 cm d : > 100 cm	Fournier P., 1936. *Les Quatre Flores de la France*. Lechevalier Ed. Paris.
2	Port de la tige	a : prostrée c : dressée	b : montante* d : volubile ou grimpante	Mamarot J. 2002. *Mauvaises herbes des cultures*. 1-540. ACTA Ed. 2e édition.
		Traits reproductifs		
3	Mode de dispersion des graines	a : pas de mécanisme b : anémochore*	c : zoochore*	Van der Pijl L., 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer eds. Berlin, Heidelberg and New York, 1-167.
4	Densité de la banque de graines du sol (graines/m²)	a : 1-57 c : 228-517	b : 58-227 d : > 518	Thompson *et al.*, 1996
5	Longévité des graines	a : 1-6 ans c : 21-39 ans	b : 7-20 ans d : 40 ans et plus	Bakker *et al.*, 1996. *Acta Botanica Neerlandica* 45 (4) : 461-490
6	Type biologique	a : thérophyte* b : hémicryptophyte*	c : géophyte*	Jauzein P., 1995. *Flore des champs cultivés*. INRA Ed. Paris, 1-898.
		Traits phénologiques		
7	Époque de levée	a : hivernale b : printanière	c : estivale d : indifférente	Jauzein P., 1995. *Flore des champs cultivés*. INRA Ed. Paris, 1-898.
8	Pic de floraison et de production de fruits	a : toute l'année b : du printemps à l'automne	c : du printemps à l'été d : de l'été à l'automne	Fournier P., 1936. *Les Quatre Flores. de la France.* Lechevalier Ed. Paris.
9	Durée d'un cycle biologique	a : < 3 mois b : 4-6 mois	c : > 6 mois	D'après Mamarot, J. 2002. *Mauvaises herbes des cultures*. 1-540. ACTA Ed. 2e édition.
10	Étalement de la floraison des populations	a : 2-3 mois b : 4-5 mois	c : > 6 mois d : 12 mois	Fournier, P., 1936. *Les Quatre Flores de la France*. Lechevalier Ed. Paris.
		Traits agronomiques		
11	Capacité à être dispersée par les pratiques	a : non dispersée b : faiblement dispersée	c : fortement dispersée	Häfliger, E., Brun-Hool, J., 1975. Tables d'adventices Ciba-Geigy. Présentation synoptique de la flore adventice des cultures agricoles. 1-127.
12	Sensibilité moyenne aux herbicides	a : peu sensible b : assez peu sensible	c : assez sensible d : sensible	Calculé d'après Mamarot J., Rodriguez A., 2003. *Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures*. ACTA : 1-372.
		Traits écologiques		
13	Ellenberg-L : valeur indicatrice de la lumière	a : plantes de demi-ombres (4-5-6) b : plantes de demi-lumière (7) c : plantes de lumière et de pleine lumière (8-9) (=héliophiles*)		Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2ten Auffl. Scripta Geobot., 18 : 1-258. NB : Les nombres donnés entre parenthèses correspondent aux valeurs indicatrices d'Ellenberg
14	Ellenberg-T: valeur indicatrice de la température	a : plantes indicatrices de frais (5) Werner W., Paulissen D., 1992. b : plantes indicatrices de frais à modérément thermophiles (6) c : plantes thermophiles (7) à extrêmement thermophiles (8-9) d : espèces indifférentes (x)		
15	Ellenberg-F : valeur indicatrice de l'humidité édaphique	a : espèces xérophiles* (3) à mésophiles* (4) b : espèces mésophiles* à hygrophiles* (5) c : espèces hygrophiles (6-7-8-9) d : espèces indifférentes (x)		
16	Ellenberg-R : valeur indicatrice de la réaction du sol	a : espèces acidiphiles* (2-4-5-6) b : espèces neutrophiles* ou lég. acidiphiles*ou lég. basophiles*(7) c : espèces basophiles* (8-9) d : espèces indifférentes* (x)		
17	Ellenberg-N : valeur indicatrice de la richesse en éléments nutritifs du milieu	a : espèces oligotrophes* (3) à modérément mésotrophes* (4) b : espèces mésotrophes* (5) à assez nitrophiles* (6) c : espèces assez nitrophiles* (7) d : espèces nitrophiles* à très nitrophiles* (8-9) f : espèces indifférentes (x)		

Détermination du statut des espèces : comparaison des deux enquêtes

La figure 1 donne la répartition des relevés par départements pour les deux périodes. On voit les deux régions historiques Midi-Pyrénées et Poitou-Charentes (surtout Haute-Garonne et Vienne), et l'extension de l'aire de culture du tournesol (Auvergne, Provence, Bourgogne...) Pour tenir compte des différences relatives à l'intensité de l'échantillonnage (nombre de relevés par enquêtes) et de l'évolution de la distribution géographiques des relevés, nous avons procédé à un ré-échantillonnage aléatoire (bootstrap) au sein de la base de données « *Biovigilance Flore* » (détails sur la méthodologie : cf. Fried *et al.*, 2005). La méthode garantit de déceler les évolutions de flore qui excèdent significativement les simples variations imputables à des conditions climatiques interannuelles exceptionnelles.

Caractéristiques des espèces et groupes fonctionnels

Pour l'ensemble des espèces détectées dans les parcelles de tournesol du réseau « *Biovigilance Flore* », nous avons compilé des caractéristiques agronomiques, écologiques et biologiques décrivant ces adventices à partir d'une liste proposée par Booth & Swanton (2002). Une analyse statistique multivariée (Analyse des correspondances multiples) a permis de réunir les espèces partageant des caractéristiques proches sous un même groupe fonctionnel*. La figure 2 représente les 5 groupes identifiés à partir des 17 caractéristiques prises en compte (Tableau 1). Pour chaque groupe (A, B, C, D, E), la figure donne les principales caractéristiques sur la base desquelles on le distingue des autres, et quelques espèces représentatives.

Tableau 2 - Évolution des principales adventices du tournesol depuis 30 ans.

Nom latin	Évolution	2002-2004			1973-1976		
		Rang	Fréquence	Densité	Rang	Fréquence	Densité
Chénopode blanc *Chenopodium album*	+	1 [1]	47,9	10,8	2	54,3	11,8
Morelle noire *Solanum nigrum*	+	2 [2-4]	35,0	12,1	13	15,2	2,9
Mercuriale annuelle *Mercurialis annua*	+	3 [2-4]	34,2	8,2	5	28,8	6,9
Renouée persicaire + R. à feuilles de patience *Polygonum persicaria* + *P. lapathifolium*	+	4 [2-5]	29,9	9,4	6	25,4	4
Renouée des oiseaux *Polygonum aviculare*	-	5 [4-8]	22,2	7,0	3	47,5	8
Amarante réfléchie *Amaranthus retroflexus*	N	6 [4-9]	19,7	4,6	>26	<6,8	<2,0
Renouée liseron *Fallopia convolvulus*	-	7 [5-10]	18,8	2,4	1	59,3	7,8
Laiteron rude *Sonchus asper*	+	8 [5-11]	18,8	2,6	16	13,6	2,2
Séneçon vulgaire *Senecio vulgaris*	N	9 [5-11]	17,1	2,7	>26	<6,8	<2,0
Liseron des champs *Convolvulus arvensis*	=	10 [6-15]	14,5	5,4	11	18,6	2,3
Linaire bâtarde (+ L. élatine) *Kickxia spuria* (+ K. elatine)	=	11 [8-18]	13,7	3,3	10	20,3	4
Chardon des champs *Cirsium arvense*	N	12 [9-22]	11,1	4,7	>26	<6,8	<2,0
Mouron des champs *Anagallis arvensis*	-	13 [10-22]	10,3	4,9	4	33,9	5,3
Moutarde des champs *Sinapis arvensis*	-	14 [9-24]	10,3	4,4	7	23,7	7,3
Panic pied-de-coq *Echinochloa crus-galli*	=	15 [9-26]	10,3	7,6	24	8,5	3,4
Arroche étalée *Atriplex patula*	=	16 [10-26]	9,4	2,2	20	10,2	3,2
Ray-grass *Lolium multifolrum* + *L. perenne*	N	17 [10-28]	9,0	8,9	>26	<6,8	<2,0
Matricaire camomille (+ M. inodore) *Matricaria recutita* (+ *M. perforata*)	=	18 [11-30]	9,4	6,0	24	8,5	2
Gaillet gratteron *Galium aparine*	=	19 [11-30]	8,5	2,9	20	10,2	2,6
Vulpin des champs *Alopecurus myosuroides*	-	20 [13-36]	6,8	3,6	12	16,9	4
Sétaire verte + S. verticillée *Setaria viridis* + *S. verticillata*	N	21 [13-37]	6,8	4,9	>26	<6,8	<2,0
Capselle bourse-à-pasteur *Capsella bursa pastoris*	=	22 [13-37]	6,8	2,6	20	10,2	2
Carotte sauvage *Daucus carota*	N	23 [15-40]	6,0	2,9	>26	<6,8	<2,0
Datura *Datura stramonium*	N	24 [14-44]	6,0	10,6	>26	<6,8	<2,0
Euphorbes *Euphorbia* spp.	N	25 [15-42]	6,0	2,0	>26	<6,8	<2,0
Repousses de colza *Brassica napus*	N	26 [17-47]	5,1	3,4	>26	<6,8	<2,0
Chiendent pied-de-poule *Cynodon dactylon*	?	27 [16-48]	5.1	3.4	>26	<6,8	<2,0
Véronique de Perse (+ V. agreste) *Veronica persica* (+ *V. agrestis*)	-	28 [17-46]	5,1	2,1	7	23,7	2,8
Pensée des champs *Viola arvensis*	-	29 [19-49]	4,3	2,9	16	13,6	3,3
Chénopode polysperme *Chenopodium polyspermum*	?	30 [18-50]	4.3	9.7	>26	<6,8	<2,0
Folle avoine *Avena fatua*	-	31 [18-51]	4,3	7,0	13	15,2	4,6
Fumeterre officinale *Fumaria officinalis*	-	32 [19-50]	4,3	4,9	16	13,6	2,2
Ravenelle *Raphanus raphanistrum*	-	33 [18-51]	4,3	2,9	13	15,2	2,9
Chiendent rampant *Elytrigia repens*	-	40 [21-104]	3,4	1,5	19	11,8	2,7
Ammi élevée *Ammi majus*	?	41 [22-104]	3,4	5,1	>26	<6,8	<2,0
Picris fausse-vipérine + P. fausse-épervière *Picris echioides* + *P. hieracioides*	-	44 [26-104]	2,7	2,0	20	10,2	2
Ambroisie à feuilles d'armoise *Ambrosia artemisiifolia*	?	46 [25-104]	2,6	2,9	>26	<6,8	<2,0
Stellaire intermédiaire *Stellaria media*	-	51 [33-104]	1,7	2,2	7	23,7	5,3
Sorgho d'Alep *Sorghum halepense*	?	89 [43-104]	0.9	16.3	>26	<6,8	<2,0
Lamier amplexicaule *Lamium amplexicaule*	-	> 104	/	1,5	26	6,8	2

Légende : La couleur renvoie à l'appartenance au groupe fonctionnel (cf. figure 2). Dans la colonne Ev. (évolution), les espèces codées (+) sont en progression significative ; (=) stable ; (-) régression significative ; (N) : « nouvelles » parmi les 26 premières ; (?) évolution non quantifiable (l'enquête des années 1970 ne fait figurer que les 26 premières espèces pour le tournesol). Entre crochet dans la colonne rang 2002-2004, la plage des rangs compatibles avec les variations régionales et interannuelles de la base « Biovigilance Flore ». La densité donne le nombre moyen d'individus par m² (dans les zones témoins).

La flore du tournesol en 2004

Les espèces ayant significativement progressé ou régressé sont notées en gras dans le tableau 2. La fréquence et la densité moyennes des espèces sont synthétisées pour les deux périodes ainsi que l'appartenance aux groupes fonctionnels précédemment identifiés.

Espèces en progression

L'espèce ayant le plus augmenté est la morelle noire *(Solanum nigrum)*, devenue la deuxième adventice la plus fréquente derrière le chénopode blanc *(Chenopodium album)* et la première en terme de densité.

Parmi les espèces en progression, on peut distinguer trois sous-ensembles selon leur statut dans les années 1970.

— Certaines espèces figurant déjà parmi les espèces majeures du tournesol il y a 30 ans (fréquences supérieures à 25 % en 1973-76), confirment leur bonne adaptation à cette culture. Elles appartiennent essentiellement aux groupes fonctionnels E *(C. album, Polygonum persicaria* et *Polygonum lapathifolium)* et D *(Mercurialis annua)*.

— D'autres, en progression plus marquée, passent du statut d'espèces « intermédiaires » à celui d'espèces majeures. Elles sont des groupes D *(S. nigrum)* et E *(Sonchus asper)*.

— Certaines, pas assez répandues pour figurer dans la liste des 26 premières espèces lors de la première enquête (fréquence inférieure à 6,8 %) ont rejoint la liste des espèces les plus importantes. Soit elles sont déjà devenues des adventices sérieuses du tournesol (espèces du groupe E : *Amaranthus retroflexus, Cirsium arvense)*, soit elles restent plus ou moins discrètes *(Setaria* spp., *Daucus carota, Euphorbia* spp.) mais avec déjà des densités d'infestations localement élevées (espèces du groupe E : *Lolium* spp. et *Datura stramonium)*. Parmi ces « nouvelles espèces », une seule *(Senecio vulgaris)* appartient au groupe A, par ailleurs plutôt représenté par des espèces en régression. Ce séneçon a fortement augmenté en fréquence mais sa densité moyenne reste assez faible.

Espèces en régression

Trois espèces parmi les 4 plus fréquentes dans les années 1970 ont fortement régressé : la renouée liseron *(Fallopia convolvulus)*, la renouée des oiseaux *(Polygonum aviculare)* et le mouron des champs *(Anagallis arvensis)*.

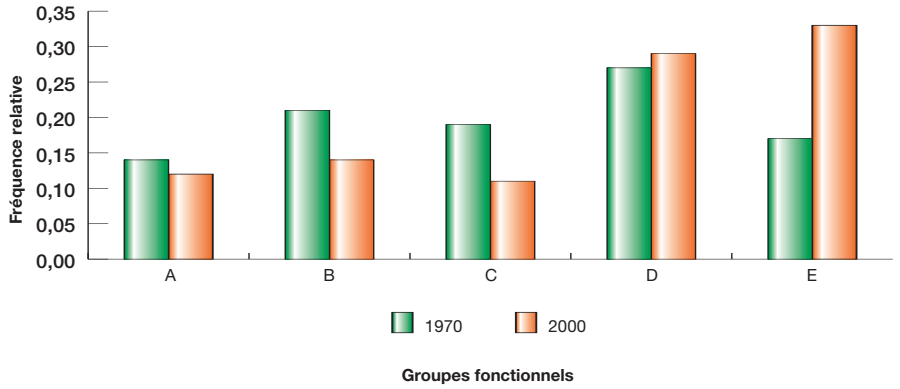
Les espèces en régression se distribuent dans plusieurs catégories selon leur statut dans les années 1970 et celui actuel.

— 6 espèces parmi les 10 plus fréquentes il y a 30 ans (fréquence supérieure à 20 % dans les années 1970) ont fortement régressé. Certaines, du groupe D, restent assez communes *(F. convolvulus)* voire même encore assez abondantes *(P. aviculare)*. D'autres ont plus nettement régressé *(A. arvensis, Sinapis arvensis)* et quelques espèces du groupe A ont vraiment rejoint le rang des espèces mineures *(Veronica persica, Veronica agrestis* et *Stellaria media)*.

— Quelques espèces hivernales (groupes C et B) présentant des fréquences intermédiaires dans les années 1970 ont régressé de manière plus sensible *(Raphanus raphanistrum, Avena fatua, Viola arvensis, Fumaria officinalis, Elytrigia repens* ou dans une moindre mesure *Alopecurus myosuroides)* même si certaines restent problématiques localement *(A. fatua)*.

— Enfin, l'état des lieux 2002-2004 confirme pour les espèces qui étaient déjà parmi les moins fréquentes *(Picris echioides, Lamium amplexicaule)*, une adaptation médiocre aux conditions de culture du tournesol.

Figure 3 *- Évolution de la fréquence relative des groupes fonctionnels*



Groupes fonctionnels diversement adaptés

L'analyse des groupes fonctionnels doit nous permettre de vérifier que les espèces en progression ont ou non des caractères communs pouvant expliquer leur réussite dans le tournesol. La figure 2 montre que les espèces en progression et en régression ne sont pas réparties de façon homogène dans les différents groupes.

Le groupe fonctionnel E est en progression (8 espèces en progression et 2 stables).

À l'opposé, avec 4 espèces en régression, le groupe fonctionnel C est en perte de vitesse.

Les groupes A et B montrent également une tendance à la régression avec au total 5 espèces en régression et 4 espèces stables.

Le groupe D ne peut pas être interprété aussi facilement, avec 5 espèces en régression mais aussi 3 en progression dont 2 *(M. annua, S. nigrum)* parmi les plus fréquentes.

La figure 3 montre le résultat de l'évolution de la structure fonctionnelle* de la flore du tournesol en l'espace de 30 ans. Dans les années 1970, le groupe D domine et pèse plus de 25 % du spectre (avec des espèces comme *P. aviculare, F. convolvulus, M. annua, Sinapis arvensis*) mais la structure générale est par ailleurs équilibrée : chacun des autres groupes représente autour de 15 % à 20 % de l'ensemble de la flore. De nos jours, la flore du tournesol est très nettement dominée par les groupes E *(C. album, P. persicaria, A. retroflexus, S. asper)* et D *(S. nigrum, M. annua, P. aviculare, F. aviculare)*, qui pèsent près de deux tiers de la flore et comportent les huit espèces les plus fréquentes. Les groupes A et B en légère régression restent à un niveau intermédiaire (autour de 15 %). Le groupe C s'effondre *(A. myosuroides, A. fatua, E. repens, V. arvensis)* ne représentant plus que 10 % du spectre*.

Traits sélectionnés, reflet d'une spécialisation de la flore

Durant les premières années d'installation d'une nouvelle culture, la flore adventice reflète plus le passé des parcelles (via la banque de semences du sol) que les nouvelles conditions. Des espèces ubiquistes* (groupe A : pouvant lever et produire des graines toute l'année) ont autant de chance de s'exprimer que des spécialistes (groupe E) (Figure 3).

Depuis, les surfaces cultivées en tournesol ont été multipliées par 10 et des systèmes de cultures spécialisés où le tournesol revient tous les 2 à 3 ans (56 % des parcelles du réseau *« Biovigilance Flore »* entre 2002 et 2004) ont été mis en place. Le retour plus fréquent du tournesol (d'où répétition des mêmes perturbations : date de semis vers le 15 avril et désherbage à base de trifluraline) s'est traduit par une spécialisation de la flore adventice. La diversité fonctionnelle* s'est réduite au profit de la dominance des caractères représentés au sein des groupes fonctionnels* D et surtout E.

Le groupe fonctionnel* E passé au crible

La réussite du groupe E fait ressortir en particulier le rôle déterminant d'une bonne synchronisation phénologique* avec le cycle de la culture. Les espèces de ce groupe ont des levées

estivales *(Amaranthus spp., D. stramonium, Setaria viridis, Xanthium strumarium...)* ou indifférentes *(Lolium multiflorum, S. asper)*. Ce type de levée permet à une partie des populations d'échapper au premier désherbage printanier (levée postérieure ou échelonnée).

Le travail du sol élimine les espèces hivernales (groupe C) et les ubiquistes* déjà installées (groupe A) mais favorise la germination des estivales. Celles à pic de floraison et de production de semences échelonné entre juillet et octobre (75 % des espèces du groupe E), peuvent ainsi boucler en partie leur cycle avant ou en même temps que la récolte de la culture en septembre, et donc réalimenter la banque de semences dans le sol. Enfin, un tiers des espèces du groupe E figure parmi celles qui sont les plus difficiles à désherber, *C. arvense* et *D. stramonium* sont déjà apparues dans les 25 premières espèces au cours des 30 dernières années.

D'autres facteurs ont aussi pu faciliter la progression de quelques adventices. Pour simplifier le travail, dans les systèmes incluant maïs et tournesol dans la rotation, les deux cultures sont semées avec le même écartement (80 cm). Ceci crée un milieu plus ouvert compatible avec la progression d'espèces héliophiles* de grande taille *(A. retroflexus, Cirsium arvense, D. stramonium)*.

Toutefois, certaines évolutions ne peuvent être directement imputées aux pratiques culturales spécifiques au tournesol mais sont à raisonner par rapport à l'ensemble des cultures. Ainsi, bien que le tournesol ne nécessite qu'une quantité d'azote d'environ 150 kg/ha, la progression d'espèces nitrophiles *(P. lapathifolium, Lolium spp., D. stramonium)* est un phénomène plus général à relier à l'évolution de la fertilisation en particulier entre 1960 et 1980, période durant laquelle la quantité moyenne d'azote apportée sur une parcelle a *grosso modo* doublé.

Si les techniques culturales propres au tournesol semblent constituer le moteur principal des évolutions observées (cycle de la culture, herbicides), l'exemple précédent montre qu'il ne faut pas sous-estimer l'influence des autres cultures de la rotation et les pratiques qui y sont associées. La présence d'espèces du groupe C (hivernales, notamment *A. myosuroides*) serait alors plutôt liée à un mauvais contrôle dans les céréales d'hiver. De plus, si cette situation est conjuguée au travail simplifié du sol, les espèces hivernales non touchées par des outils peuvent atteindre un stade déjà avancé lors du semis de tournesol et être de ce fait assez insensibles au désherbage chimique.

Enfin, on notera que la progression de certaines espèces n'est pas spécifique à la culture de tournesol. L'apparition parmi les espèces majeures de *Senecio vulgaris* et *Sonchus asper* au cours de 30 dernières années, tout comme la forte progression de *Solanum nigrum,* ont aussi été mis en évidence dans le maïs (Fried *et al.*, 2005). Les deux premières sont connues pour être favorisées en cas de préparation du sol superficielle (Verdier & Jouy, 1996).

Quelles espèces faudrait-il surveiller ?

Selon les règles découlant de ces évolutions, on peut cibler les espèces les plus à même de présenter les combinaisons favorables de traits* et donc potentiellement favorisées par la culture du tournesol. À partir des résultats obtenus ici, une attention particulière pourra être donnée à des espèces encore peu fréquentes aujourd'hui mais de caractéristiques proches des espèces en progression c'est-à-dire appartenant au même groupe fonctionnel (Encadré 2). D'ailleurs, d'après les relevés du réseau « *Biovigilance Flore* », certaines sont déjà localement envahissantes, notamment *Ammi majus, Chenopodium polyspermum, Ambrosia artemisiifolia, Sorghum halepense* et *Cynodon dactylon*.

Bibliographie

- **Agreste,** *la statistique agricole. Consulté en 2005. http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/*
- **Barralis G., 1976 -** *Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. Vᵉ Colloque international sur l'écologie et la biologie des mauvaises herbes, 1, Dijon, France. 59-68.*
- **Barralis G., 1977 -** *Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. Document INRA - AFPP : 1-22.*
- **Booth B.D., Swanton C.J., 2002 -** *Assembly theory applied to weed communities.* Weed Science, *50 : 2-13.*
- **Chauvel B., Dessaint F., Lonchamp J.P., & Gasquez J., 2005 -** *Cinq élues et des candidates : enquête sur les mauvaises herbes envahissantes en grandes cultures en France.* Phytoma LDV *578: 16-20.*
- **Chollet D., Mircovich C., Pilorgé E., 1998 -** *La lutte contre l'ambroisie dans les cultures de tournesol.* Phytoma LDV, *504 : 30-32.*
- **Derksen D.A., Lafond G.P., Thomas A.G., Loeppky H.A., Swanton C.J., 1993 -** *Impact of Agronomic Practices on Weed Communities : Tillage Systems.* Weed Science, *41 : 409-417.*
- **Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud X., 2005 -** *Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans.* Phytoma-LDV, *586 : 47-51.*
- **Montégut J., Jauzein P., 1981 -** *Les ombellifères I. Distribution des espèces nuisibles et problèmes posés. IIᵉ Conférence COLUMA - Journées d'études sur le désherbage, Versailles, France, 195-203.*
- **Monteiro A., Figueira T., Vasconcelos T., Moreira I., 1995 -** *Sunflower weed flora in Portugal. Proceedings of the 1995 Congress of the Spanish Weed Science Society, Huesca, Spain, 14-16 November 1995 : 87-90.*
- **Orlando D., Fleury P., Caussanel J.P., Mircovich C., Barralis B., Pasquereau J.L., Daniau P., Martin J.L., Mamarot J., Salembier J.F., 1995 -** *Conséquences de l'évolution des systèmes de cultures sur la flore dans la rotation. 16ᵉ Conférence du Columa. Journées Internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes : 655-674. Reims.*
- **Palleau J.P., David J.C., 1998 -** *Tournesol. Les flores particulières de Bourgogne - Franche-Comté.* Perspectives agricoles, *241 : 77-80.*
- **Perny A., 1990 -** *La flore adventice du tournesol et du soja. Évolution dans le Sud-Ouest.* Phytoma-LDV, *416 : 53-55.*
- **Verdier J.L., Jouy L., 1996 -** *Suppression du labour. Prévoir ses conséquences sur la conduite du désherbage.* Perspectives agricoles, *216 : 27-32.*

2 - Espèces à surveiller(1)

Noms communs	Noms latins	Famille	Type biologique
Amarante hybride	*Amaranthus hybridus**	Amaranthaceae	annuelle
Ambroisie à feuilles d'armoise	*Ambrosia artemisiifolia**	Asteraceae	annuelle
Ammi élevé	*Ammi majus*	Apiaceae	annuelle
Bident tripartite	*Bidens tripartita*	Asteraceae	annuelle
Moutarde noire	*Brassica nigra*	Brassicaceae	annuelle
Liseron des haies	*Calystegia sepium*	Convolvulaceae	pérenne
Chénopode hybride	*Chenopodium hybridum*	Chenopodiaceae	annuelle
Chénopode polysperme	*Chenopodium polyspermum*	Chenopodiaceae	annuelle
Chiendent-pied-de-poule	*Cynodon dactylon*	Poaceae	pérenne
Digitaire sanguine	*Digitaria sanguinalis*	Poaceae	annuelle
Houlque molle	*Holcus mollis*	Poaceae	pérenne
Mauve sylvestre	*Malva sylvestris*	Malvaceae	pérenne
Potentille rampante	*Potentilla reptans*	Rosaceae	pérenne
Rumex crépu	*Rumex crispus*	Polygonaceae	pérenne
Rumex à feuilles obtuses	*Rumex obtusifolius*	Polygonaceae	pérenne
Sorgho d'Alep	*Sorghum halepense*	Poaceae	pérenne
Lampourde à gros fruits	*Xanthium strumarium**	Asteraceae	annuelle

(1) Liste des espèces du groupe fonctionnel E (groupe en progression), apparaissant au-delà du rang 26 (fréquence inférieure à 5,5 % en 2004).
* Espèces d'origines étrangères.

Si ces espèces possèdent toutes des traits* en moyenne favorables à leur développement dans le tournesol, on peut en particulier distinguer certaines de leurs caractéristiques et les pratiques relatives qui pourraient contribuer à les avantager.

Deux déjà problématiques

Certaines de ces espèces ont été ou restent difficiles à maîtriser avec les solutions herbicides actuelles, cas d'*Ammi majus* et d'*Ambrosia artemisiifolia*, identifiées par les experts comme problématiques dans le tournesol (Orlando *et al.*, 1995).

Ammi majus est connu dans le tournesol au moins depuis le début des années 1980 (Montégut & Jauzein, 1981) mais son extension, surtout dans le Sud-Ouest, n'est relevée de manière sensible que depuis la fin des années 1980 (Perny, 1990). L'apparition d'une association de molécules efficaces quinmérac + métazachlore *(Novall)* dans les années 1990 devrait limiter la progression de cette espèce.

Très suivie depuis quelques années, l'extension spectaculaire de l'ambroisie, difficilement maîtrisée même par l'association aclonifen + flurtamone *(Nikeyl)*, est plus préoccupante (Chollet *et al.*, 1998 ; Chauvel *et al.*, 2005).

D'autres à surveiller

Bien que peu fréquents dans les parcelles du réseau « Biovigilance Flore », *Xanthium strumarium* et *Bidens tripartita* entrent aussi dans la catégorie des estivales mal maîtrisées par les programmes de désherbage actuels. *B. tripartita* (souvent appelé chanvre d'eau), espèce des milieux humides, est devenue particulièrement problématique dans les tournesols du Val-de-Saône (Palleau & David, 1998).

Les espèces pérennes à dissémination anémochore* *(Cynodon dactylon, Sorghum halepense)* pourraient profiter de la réduction des surfaces labourées (près de 26 % des parcelles) (Derksen *et al.*, 1993).

Les rumex *(Rumex crispus, Rumex obtusifolius)* seraient aussi de ce point de vue de bons candidats : *Rumex crispus* fait d'ailleurs déjà partie des 10 principales adventices du tournesol au Portugal (Monteiro *et al.*, 1995).

Perspectives

Outre la mise à jour des adventices devenues majeures en culture du tournesol, notre étude visait à exploiter les informations d'ordre écologique et agronomique pour extraire les bases sous-jacentes aux changements observés.

La première conclusion est que la flore présente en tournesol se spécialise peu à peu avec l'usage plus fréquent de cette culture. De plus, les caractéristiques communes mises en évidence permettent de repérer des espèces pouvant être de futurs prétendants sérieux.

Évidemment, bien des caractères favorables chez une espèce peuvent être contrecarrés par une seule caractéristique rédhibitoire telle une forte sensibilité à un programme de désherbage. La liste n'a donc pas de valeur absolue.

ph. I.N.R.A. U.M.R. B.G.A.

Sorgho d'Alep *(Sorghum halepense)*, espèce méditerranéenne redoutée dans toutes les cultures annuelles d'été. Cette graminée pérenne, déjà localement envahissante dans le tournesol (Midi-Pyrénées, Provence) possède plusieurs caractéristiques lui permettant potentiellement d'étendre encore son territoire.

Mais en pointant quelles espèces de la communauté de mauvaises herbes sont sélectionnées (directement ou non) par l'introduction du tournesol dans la rotation, il est plus facile de définir une organisation de la rotation avec cette culture qui permette d'éviter l'émergence d'une flore au contrôle coûteux, complexe ou dommageable pour les milieux.

Dans le cadre d'une agriculture évoluant vers une limitation des intrants, analyser les évolutions de flore doit conduire à définir des stratégies à privilégier pour la mise au point d'un contrôle durable des adventices en phase avec les attentes de la société.

Remerciements : Les auteurs remercient chaleureusement ceux qui ont participé à la collecte des données notamment les agents des DRAF-SRPV et des FREDON ainsi que les agriculteurs ayant mis leurs parcelles à disposition de ces derniers dans le dispositif 'Biovigilance-Flore'.

Résumé

L'évolution de la flore adventice du tournesol (*Helianthus annuus* L.) depuis les années 1970 a été analysée à partir des données du réseau « Biovigilance Flore ». En regroupant les espèces selon leurs caractéristiques biologiques, écologiques et agronomiques, et en analysant les changements à l'échelle de ces groupes fonctionnels, nous avons pu, au-delà de la liste des espèces en progression, pointer les caractéristiques déterminantes liées aux évolutions observées. À partir de la similitude biologique entre espèces d'un même groupe fonctionnel, nous avons établi une liste d'espèces pouvant potentiellement prendre plus d'importance dans un futur proche, indépendamment de leur statut actuel.

Cette étude met clairement en évidence le processus de spécialisation de la flore adventice du tournesol au cours des trente dernières années. Dans les années 70, les espèces généralistes déjà présentes dans la banque de graine du sol comptaient parmi les principales adventices du tournesol. Depuis lors, une flore bien plus spécialisée s'est mise en place. La ressemblance de ce groupe d'espèces avec la plante cultivée, *via* certaines caractéristiques permettant une bonne synchronisation avec le développement de la culture et différentes stratégies d'évitement de la pression herbicide, semble résumer les caractéristiques favorables pour infester cette culture. En parallèle à ce groupe d'espèces spécialisées, plusieurs espèces généralistes se maintiennent, montrant que d'autres voies sont possibles pour réussir dans le tournesol. Le poids des différentes pratiques sur l'évolution fonctionnelle de la flore est ainsi discuté.

Mots-clés : adventices, tournesol, évolution, pratiques culturales, groupes fonctionnels.

Summary

WEED FLORA EVOLUTION SINCE 1973:
WHICH TRAITS SEEM TO HAVE FAVOURED
THE CAPACITY OF INFESTING SUNFLOWER?

We developed an analysis to pinpoint what biological, ecological or agronomical rules could underline the evolution of sunflower (*Helianthus annuus* L.) weed flora over the past thirty years in France. By separately conducting a clustering of weed species according to their biological similarity and analysing the changes observed in the weed flora at the cluster group level, our approach could highlight beyond the list of species, what set of characteristics seemed to be determinant. The biological similarity between species then allows us to highlight which species could be of major concern in a near future regardless of their actual status.

Our study illustrates the running process of specialization of the weed flora now attached to sunflower. In the 70's, ubiquitous species already present in the seed bank where the more often encountered. 30 years later, a more specific flora has evolved in sunflower. The capacity of this group of species to mimic the timing of development of the sunflower crop seems to summarize the key characteristics favourable to their successful development. In parallel to that specialized group some more generalist species still maintain their status. The consequences attached to different practices on this evolution is briefly discussed.

Key words: weed flora, sunflower, evolution, cultural practices, functional groups.

Article VI :

Fried G., Reboud X., Bibard V., Bombarde M., Delos M. 2006.

Mauvaises herbes du maïs.

25 ans d'évolution dans les grandes régions de production.

Perspectives Agricoles 320 : 68-74.

Mauvaises herbes du maïs

25 ans d'évolution dans les grandes régions de production

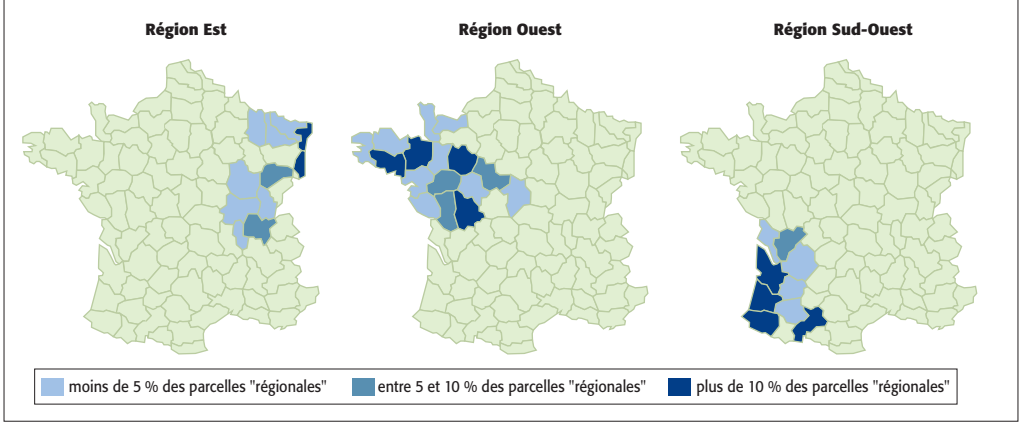
En fonction des conditions climatiques ou des itinéraires techniques, l'évolution de la flore du maïs diffère d'une région de production à l'autre. Le retrait de l'atrazine depuis 2003 oblige désormais à une réflexion et une technicité plus soutenues pour adopter des stratégies de désherbage du maïs localement adaptées. En attendant de pouvoir déceler la nouvelle donne « après l'atrazine », le point sur 25 ans d'observations.

La répétition à un rythme régulier du désherbage chimique constitue une pression sans précédent favorisant ou défavorisant certaines espèces de mauvaises herbes. Outre la sélection de populations résistantes, le recours fréquent à une même pratique conduit à des évolutions de la composition floristique, comme cela a été le cas dans les années 50, où l'utilisation des phytohormones de synthèse a contribué au remplacement progressif des dicotylédones par des espèces graminées. Cependant, des références précises ont toujours fait défaut. Elles permettraient pourtant de quantifier les évolutions de flore passée, afin de relativiser les changements qui pourraient intervenir dans les années à venir. Depuis la campagne 2004 et l'interdiction de l'atrazine, la question se pose en particulier vis-à-vis de la flore du maïs *(Renoux et al., 2003 ; Desquenes & Bibard, 2004)*. En attendant de pouvoir mettre en évidence les changements dus au retrait de l'atrazine, cet article fait le point sur les évolutions floristiques qui ont eu lieu dans le maïs depuis les années 1970.

Le réseau « Biovigilance Flore », mis en place sous l'égide du ministère de l'Agriculture, constitue un outil sans précédent pour caractériser et suivre l'évolution de la flore adventice en France. Chaque année depuis 2002, les agents des DRAF-SRPV relèvent la flore adventice, les pratiques culturales (traitements phytosanitaires, travail du sol, type de rotation, etc.) et les données du milieu (texture du sol, pH, topographie, environnement de la parcelle, etc.) sur l'ensemble des parcelles d'un réseau en France métropolitaine. Avec 269 parcelles suivies en 2002, 619 en 2003 et 834 en 2004, l'action « Biovigilance Flore » monte en puissance et commence à être opérationnelle. Les données collectées ont permis de suivre l'évolution des flores dans le maïs depuis les années 1970. 462 relevés du réseau « Biovigilance Flore » couvrant les années 2002 à 2004 ont été comparés aux 175 re-

Guillaume Fried
guillaume.fried@dijon.inra.fr
Xavier Reboud
INRA
Valérie Bibard
v.bibard@arvalisinstitutduvegetal.fr
ARVALIS – Institut du végétal
Marc Delos
Mylène Bombarde
DGAL, Protection des végétaux

Répartition des parcelles de maïs suivies par le réseau Biovigilance Flore entre 2002 et 2004 dans les régions Est, Ouest et Sud-Ouest *(fig. 1)*



Le réseau « Biovigilance Flore » constitue un outil sans précédent pour caractériser et suivre l'évolution de la flore adventice en France.

levés d'une enquête menée de 1973 à 1976 *(Barralis, 1977)*.

Les changements ont été mesurés à l'échelon national *(Fried et al., 2005)*, mais aussi plus précisément au niveau des grands bassins de production, qui diffèrent à la fois par leurs systèmes de production (maïs assolés ou monoculture) et les conditions pédo-climatiques dominantes *(figure 1)*.

La tendance nationale

Au niveau national, trois observations sont à retenir. Globalement, les espèces les plus répandues de la culture du maïs sont restées les mêmes depuis 30 ans. Cinq espèces présentes dans plus d'un champ sur quatre se détachent nettement des autres mauvaises herbes : le chénopode blanc *(Chenopodium album)*, le panic pied-de-coq *(Echinochloa crus-galli)*, les amarantes *(Amaranthus spp.)* et plusieurs renouées (notamment *Polygonum persicaria* et *P. lapathifolium*). Seul changement au sein de ces espèces majeures, la morelle noire *(Solanum nigrum)* a significativement augmenté en fréquence, « remplaçant » la digitaire sanguine *(Digitaria sanguinalis)* qui, de toutes les espèces, est celle qui a le plus régressé *(tableau 1)*.

Plusieurs espèces apparaissent en progression significative depuis 25 ans. On peut distinguer parmi celles-ci deux cas de figure. Des espèces déjà communes dans les années 1970 qui ont encore accru leur importance : outre la morelle noire déjà citée, c'est le cas de la mercuriale annuelle *(Mercurialis annua)* et de la stellaire intermédiaire autrement appelée mouron des oiseaux *(Stellaria media)*. D'autres espèces peu fréquentes dans le maïs il y a 30 ans semblent avoir beaucoup progressé : le pâturin annuel *(Poa annua)*, le sénéçon vulgaire *(Senecio vulgaris)*, les laiterons *(Sonchus asper et S. oleraceus)*, le liseron des haies *(Calystegia sepium)*, les panics *(Panicum spp.)*, etc. La montée des laiterons et du sénéçon vulgaire peut-être le signe d'une réduction générale du travail du sol, ces espèces étant connues pour être favorisées dans les situations de préparation du sol superficielle *(Derksen et al., 1993 ; Verdier & Jouy, 1996)*. Le cas le plus préoccupant reste le pâturin annuel qui a rapidement atteint des fréquences élevées avec des densités souvent importantes (surtout dans l'Ouest). Heureusement, ce n'est pas une espèce très concurrentielle du maïs. Ces espèces ont comme point commun d'être particulièrement sensibles à l'atrazine (hormis le liseron des haies) et la poursuite de leur développement s'étalera sans doute sur plusieurs années.

Enfin, notons la régression significative de la digitaire sanguine parmi les espèces les

Tendance nationale *(tab. 1)*

Espèces	Fréq.	Densité	Rang 2004	Rang 1976
Chénopode blanc	73,1	18,4	1	1
Morelle noire	47,0	9,3	2	6
Panic pied-de-coq	38,2	8,8	3	3
Amarantes	36,9	6,4	4	4
Renouées	33,5	4,7	5	5
Renouée des oiseaux	28,9	3,3	6	7
Mercuriale annuelle	22,2	4,1	7	11
Mouron des oiseaux	21,4	4,6	8	12
Digitaire sanguine	21,0	6,6	9	2
Pâturin annuel	19,3	4,7	10	> 25
Renouée liseron	15,9	2,0	11	8
Mouron des champs	15,7	1,7	12	13
Liseron des champs	15,1	1,8	13	9
Laiterons	13,8	1,5	14	> 25
Séneçon vulgaire	13,0	1,2	15	> 25
Arroches	11,1	1,2	16	15
Liseron des haies	10,5	1,2	17	> 25
Chénopodes	10,4	2,0	18	> 25
Tréfles	10,4	1,9	19	> 25
Matricaires	10,3	1,2	20	14

En rouge : en progression - En bleu : en régression

Affinité des espèces dans la flore du maïs suivant le précédant blé ou maïs (calculée à partir des données Biovigilance Flore, voir *REBOUD et al., 2003* pour la méthodologie employée) *(tab. 2)*

Espèces significativement en excès dans les parcelles de maïs sur précédent blé	Période de levée
Renouée des oiseaux *Polygonum aviculare*	(H)PE
Renouée persicaire *Polygonum persicaria*	PE
Renouée liseron *Fallopia convolvulus*	(H)P
Sénéçon vulgaire *Senecio vulgaris*	I
Laiteron rude *Sonchus asper*	I
Mercuriale annuelle *Mercurialis annua*	PE
Mouron des oiseaux *Stellaria media*	I
Mouron des champs *Anagallis arvensis*	P
Ray-grass *Lolium spp.*	I
Chardon des champs *Cirsium arvense*	PE
Capselle bourse-à-pasteur *Capsella bursa-pastoris*	I
Arroche étalée Atriplex patula	PE
Pensée des champs *Viola arvensis*	AH(P)
Pâturin annuel *Poa annua*	I
Véronique de Perse *Veronica persica*	I
Fumeterre officinale *Fumaria officinalis*	I
Vulpin des champs *Alopecurus myosuroides*	AH(P)
Gaillet gratteron *Galium aparine*	AH(P)
Euphorbe réveil-matin *Euphorbia helioscopia*	I
Moutarde des champs *Sinapis arvensis*	I
Pissenlit *Taraxacum officinale*	I
Espèces significativement en excès dans les parcelles de maïs sur précédent maïs	**Période de levée**
Chiendent pied-de-poule *Cynodon dactylon*	PE
Datura *Datura stramonium*	E
Renouée à feuille de patience *Polygonum lapathifolium*	PE
Prêle des champs *Equisetum arvense*	(A)PE
Sétaire glauque *Setaria pumila*	E
Sétaire verte *Setaria viridis*	E
Pourpier des maraîchers *Portulacca oleracea*	E
Panic faux-millet *Panicum milliaceum*	E
Agrostis stolonifère *Agrostis stolonifera*	I
Chiendent rampant *Elytrigia repens*	HPE(A)
Ronces *Rubus spp.*	I

A : automnale ; H : hivernale ; P : printanière ; E : estivale ; I : indifférente

plus répandues, même si sa densité moyenne témoigne qu'elle reste localement à un niveau d'infestation élevé (en particulier dans le Sud-Ouest). D'autres espèces ont subi une régression beaucoup plus spectaculaire : la ravenelle *(Raphanus raphanistrum)* ou encore la spergule des champs *(Spergula arvensis)*.

L'importance de l'assolement

Certaines espèces présentent des évolutions contrastées selon les régions. C'est le cas de la stellaire intermédiaire ou de certaines renouées. Tout en étant en progression au niveau national, la stellaire régresse dans l'Est tandis que les renouées sont en déclin dans le Sud-Ouest. La situation est donc loin d'être identique partout, ce qui peut s'expliquer aussi bien par les différences climatiques (ainsi parmi les nouvelles adventices, les espèces thermophiles se développent plus facilement dans le Sud : datura *(Datura stramonium)*, lampourdes *(Xanthuim spp.)*), que par les différences entre systèmes de production à monoculture dominante ou à base de maïs assolés avec des céréales d'hiver.

La mercuriale annuelle, déjà connue il y a 30 ans, a accru son importance dans les parcelles de maïs.

Les rotations peuvent jouer un rôle primordial dans la distribution et le contrôle des mauvaises herbes. Certaines espèces semblent en effet tirer profit de la monoculture du maïs : le chiendent pied-de-poule *(Cynodon dactylon)*, le datura, la prêle des champs *(Equisetum arvense)*, la sétaire glauque *(Setaria pumila)*, essentiellement des estivales strictes, tandis que d'autres semblent au contraire mieux adaptées aux rotations maïs-céréales d'hiver : la renouée liseron *(Fallopia convolvulus)*, le ray-grass *(Lolium spp.)*, la renouée des oiseaux, la renouée persicaire, le laiteron rude, la stellaire intermédiaire, des espèces à levées indifférentes ou printanières qui s'accommodent aussi bien des céréales d'hiver que du maïs *(tableau 2)*.

Les régions où la monoculture de maïs s'est accru ces derniers 25 ans (Alsace, Aquitaine) ont en commun la progression rapide du liseron des haies et au sein des espèces les plus répandues, la montée des amarantes et la régression de la renouée des oiseaux ou encore de la spergule des champs. Dans l'Ouest, où dominent des successions de type maïs-céréales d'hiver et où environ 15 % des maïs sont assolés avec des fourrages, d'autres espèces progressent comme la stellaire intermédiaire, la véronique de Perse *(Veronica persica)*, la capselle bourse-à-pasteur *(Capsella bursa-pastoris)*.

Dans l'Ouest : dominance des dicotylédones et poussée du pâturin et du ray-grass

Dans l'Ouest, la flore du maïs reste essentiellement dominée par des dicotylédones *(tableau 3)*. La morelle noire, les renouées des oiseaux, à feuille de patience et persicaire et le mouron des oiseaux y sont aujourd'hui particulièrement répandus : ces cinq espèces sont celles qui ont le plus augmenté dans cette région. A noter par ailleurs que la morelle noire et le mouron des oiseaux sont des espèces particulièrement sensibles à l'atrazine.

Chez les graminées, on assiste à une passation de pouvoir. Mis à part le panic pied-de-coq qui reste stable, beaucoup de graminées sont en déclin : la digitaire sanguine, le vulpin *(Alopecurus myosuroides)*, la sétaire glauque, le chiendent rampant *(Elytrigia repens)* et le chiendent pied-de-poule, alors que d'autres posent aujourd'hui des problèmes de désherbage : les pâturins *(Poa annua et Poa trivialis)* qui forment souvent des populations importantes et dans une moindre mesure les ray-grass. Cette évolution est probablement liée à l'autorisation des herbicides foliaires à spectre anti-gra-

minée, et notamment les sulfonylurées, qui permettent depuis une dizaine d'années d'avoir un meilleur contrôle des graminées estivales dans les maïs.

D'autres espèces présentent également des densités localement très élevées. Cela peut être le cas d'espèces encore peu fréquentes mais en progression comme les trèfles *(Trifolium spp.)* ou stables comme la sétaire verte *(Setaria viridis)*. Parmi les "valeurs sûres", citons le chénopode blanc et la mercuriale annuelle (stables) ainsi que la stellaire intermédiaire et la morelle noire (en progression), qui restent toutes à des densités moyennes supérieures à 15 individus par mètre carré. Toutefois, d'une espèce à l'autre, la nuisibilité n'est pas la même. A densité équivalente, le chénopode blanc, la morelle noire ou la sétaire verte seraient nettement plus nuisibles que la mercuriale annuelle ou la stellaire intermédiaire.

Quelques nouvelles venues semblent entrer dans la liste des adventices françaises. Les agriculteurs gagneraient à les (re)connaître tant elles sont devenues des espèces majeures à problème chez nos voisins outre-Atlantique.

La spécificité de la flore du maïs de l'Ouest tient aussi en la progression de certaines dicotylédones présentes partout : la véronique de Perse, le lamier pourpre *(Lamium purpureum)* et la pensée des champs *(Viola arvensis)* qui apparaissent en revanche assez peu dans le reste du pays, notamment dans les systèmes à monoculture de maïs dominante.

Est : les marques de l'extension de la culture du maïs

La flore majeure du maïs se réduit dans l'Est à trois espèces : le chénopode blanc, les amarantes et le panic pied-de-coq *(tableau 4)*. La tendance se rapproche de celle du Sud-Ouest, avec la progression des amarantes et la régression de la renouée des oiseaux.

La progression du maïs s'est souvent effectuée au détriment des prairies permanentes dans les grandes vallées alluviales (Plaine d'Alsace, Plaine de Saône), ce qui peut avoir contribué à la progression d'espèces indicatrices d'humidité comme le liseron des haies et la prêle des champs *(Equisetum arvense)*.

On note également la progression du vulpin, alors qu'il est d'ordinaire plutôt inféodé aux céréales d'hiver. Cette tendance pourrait s'expliquer par une progression de la culture du maïs en assolement avec du blé dans des régions fortement infestées de vulpin (Lorraine, Franche-Comté, Bourgogne), conjuguée à un faible travail du sol avant l'implantation du maïs.

Dans les régions Rhône-Alpes et Auvergne, une adventice nuisible pour la culture, mais surtout productrice d'un pollen allergène, s'est installée, l'ambroisie à feuille d'armoise *(Ambrosia artemifolia)*. Elle est surtout difficile à contrôler dans les cultures de tournesol et de soja. Sa destruction dans les cultures de maïs est prioritaire et oriente les programmes de désherbage dans les zones concernées.

Sud-Ouest : attention aux graminées !

Si parmi les espèces les plus répandues, seules les amarantes et le chénopode blanc ont significativement progressé, le Sud-Ouest n'en reste pas moins caractérisé par une forte présence de graminées *(tableau 5)*. Le panic pied-de-coq (stable) et la digitaire sanguine (bien qu'en régression) atteignent dans cette région leur plus forte fréquence et densité. Les populations de digitaire ont fortement évolué entre 2003 et 2005. C'est d'ailleurs une des adventices majeures à prendre en compte aujourd'hui sur la région, avec le datura. Les années sèches telles 2003 ont pu entraîner une levée décalée et très échelonnée, et une partie de la population restée non contrôlée par l'application tardive des herbicides foliaires. Son développement n'a pas été freiné faute d'un herbicide suffisamment persistant pour maîtriser les levées échelonnées. Sa gestion demeure complexe en raison du stade de traitement précoce à respecter, du choix des produits, et des conditions climatiques optimales à rechercher.

Le chiendent pied-de-poule

Tendance dans la région Ouest *(tab. 3)*

Espèces	Fréq.	Densité	Rang 2004	Rang 1976
Chénopode blanc	80,9	21,0	1	1
Morelle noire	60,3	19,4	2	6
Renouée des oiseaux	52,7	10,8	3	3
Renouées	42,7	8,4	4	11
Mouron des oiseaux	39,7	16,3	5	11
Mercuriale annuelle	32,1	17,2	6	16
Amarantes	31,3	8,1	7	3
Pâturins	31,3	19,0	8	> 25
Laiterons	26,7	4,4	9	> 25
Renouée liseron	26,0	9,5	10	6
Panic pied-de-coq	24,4	12,9	11	6
Capselle	22,9	6,6	12	> 25
Arroches	22,1	11,9	13	11
Séneçon vulgaire	22,1	5,7	14	> 25
Liseron des champs	17,6	5,7	15	11
Matricaires	17,6	8,0	16	21
Mouron des champs	17,6	6,8	17	22
Sétaire verte	14,5	17,3	18	16
Véronique de Perse	14,5	8,1	19	> 25
Ray-grass	14,5	5,3	20	> 25

En rouge : en progression - En bleu : en régression

Tendance dans la région Est *(tab. 4)*

Espèces	Fréq.	Densité	Rang 2004	Rang 1976
Chénopode blanc	82,8	21,1	1	1
Amarantes	42,5	11,2	2	11
Panic pied-de-coq	41,4	13,7	3	4
Renouées	29,9	6,5	4	2
Morelle noire	26,4	5,6	5	> 25
Mercuriale annuelle	26,4	7,0	6	12
Renouée des oiseaux	24,1	5,2	7	2
Liseron des haies	20,7	5,3	8	> 25
Capselle	17,2	9,9	9	> 25
Mouron des champs	16,1	3,2	10	15
Liseron des champs	14,9	3,9	11	15
Arroche étalée	13,8	4,7	12	8
Renouée liseron	12,6	5,6	13	7
Séneçon vulgaire	11,5	2,4	14	> 25
Matricaires	11,5	9,1	15	18
Vulpin des champs	11,5	10,0	16	> 25
Prêle des champs	10,3	4,1	17	21
Mouron des oiseaux	10,3	5,1	18	6
Chénopodes	10,3	8,2	19	> 25
Laiteron rude	9,2	4,5	20	> 25

En rouge : en progression - En bleu : en régression

Tendance dans la région Sud-Ouest *(tab. 5)*				
Espèces	**Fréq.**	**Densité**	**Rang 2004**	**Rang 1976**
Chénopode blanc	68,7	22,9	1	3
Panic pied-de-coq	56,7	23,6	2	2
Digitaire sanguine	47,8	32,5	3	1
Morelle noire	42,5	14,9	4	4
Amarantes	34,3	12,4	5	6
Renouées	21,6	7,0	6	5
Sétaire glauque	18,7	43,5	7	14
Chiendent pied-de-poule	15,7	6,7	8	10
Liseron des haies	14,2	3,0	9	> 25
Pâturin annuel	14,2	21,6	10	> 25
Datura	13,4	10,7	11	> 25
Mouron des oiseaux	12,7	24,5	12	18
Liseron des champs	11,2	6,6	13	8
Mouron des champs	9,7	8,7	14	15
Mercuriale annuelle	9,7	16,1	15	9
Panics	9,7	23,8	16	> 25
Pourpier maraîcher	9,7	16,8	17	19
Laiterons	9,7	3,9	18	> 25
Sétaire verte	7,5	16,5	19	15
Agrostis stolonifère	6,0	4,8	20	> 25

En rouge : en progression - En bleu : en régression

La renouée liseron, une espèce en régression sensible depuis 30 ans.

reste parmi les dix espèces les plus fréquentes et plusieurs autres graminées, anecdotiques dans les maïs il y a 30 ans sont en progression rapide : le pâturin annuel, les panics faux-millet et à inflorescence dichotome *(Panicum milliaceum & P. dichotomiflorum)* et l'agrostis stolonifère *(Agrostis stolonifera)*. La renouée des oiseaux et les renouées persicaires et à feuilles de patience sont en revanche en régression.

Tout comme la sétaire glauque, plusieurs autres espèces en progression, et avec des densités moyennes importantes, sont à surveiller : les panics faux-millet et à inflorescence dichotome, le pâturin annuel, les amarantes et le datura. De plus, localement, certaines espèces particulièrement envahissantes, comme les lampourdes *(Xanthium spp.)*, l'abutilon de Théophraste *(Abutilon theophrasti)* ou le sicyos *(Sicyos angulatus)*, apparaissent et se densifient. Ce sont des dicotylédones qui exercent une sévère compétition pour la lumière avec le maïs et présentent des gabarits pouvant parfois atteindre 2 à 3 mètres de hauteur.

Quelques nouvelles venues semblent entrer dans la liste des adventices françaises via leur aptitude à boucler leur cycle dans le maïs. C'est le cas par exemple pour l'abutilon de Théophraste, le paspale dilaté *(Paspalum dilatatum)* et les lampourdes, trois espèces d'origine « étrangères ». Pour l'abutilon et les lampourdes, les premières infestations ont été observées dans des parcelles de tournesol ; le calibre des fruits de lampourdes étant identique à celui des graines de tournesol et donc difficile à séparer dans les semences. Ensuite, ces plantes se sont aussi développées dans le soja et le maïs. Notons également que, parmi ces cultures d'été, c'est encore dans le maïs que l'arsenal herbicide et la diversité des stratégies permettent le meilleur contrôle de ces adventices. Par ailleurs, le développement du paspale reste encore assez lent et le risque de confusion avec le chiendent pied de poule n'en facilite pas l'identification et donc le contrôle ! Ces espèces sont encore peu fréquentes et surtout localisées dans le Sud-Ouest, mais les agriculteurs gagneraient à les (re)connaître tant elles sont devenues des espèces majeures à problème chez nos voisins outre-Atlantique…■

Pour en savoir plus

- Barralis, 1977. *Répartition et densité de principales mauvaises herbes en France.* Ed. Columa, Paris : 1-22.
- Derksen D.A., Lafond G.P., Thomas A.G., Loeppky H.A., Swanton C.J., 1993. *Impact of agronomic practices on weed communities : tillage systems.* Weed Science, 41 : 409-417.
- Desquenes A. et Bibard V., 2004. *Désherbage du maïs, du sorgho et du millet. Face aux évolutions réglementaires, quelles solutions techniques appliquer aujourd'hui et quelles perspectives ?* Phytoma-Ldv, 577 : 20-23.
- Fried G., Bombarde M., Delos M., Gasquez J., Reboud X., 2005. *Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans.* Phytoma-Ldv, 586 : 47-51.
- Reboud X., Lonchamp J.P., Chauvel B., Bombarde M., El Mjyiad N., Delos M. & Molin F. (2003). *Les mauvaises herbes les plus communes. Des témoins des changements en zone de grande culture ?* Phytoma-Ldv, 564 : 14-17 .
- Renoux J.P., Bibard V., Gautier X., 2003. *Efficacité et flore. Les conséquences de la disparition de l'atrazine.* Perspectives Agricoles, 286 : 32.
- Verdier J.L., Jouy L., 1996. *Suppression du labour. Prévoir ses conséquences sur la conduite du désherbage.* Perspectives Agricoles, 216 : 27-32.

Article VII :

Fried G., Chauvel B., Reboud X.

A functional analysis of large-scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000

Journal of Vegetation Science. Accepté avec modifications (ref : JVS5284).

A functional analysis of large-scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000

Fried, G. [1,2]**; Chauvel, B.** [1,3]**& Reboud, X.**[1*]

[1] *INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/UB, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France;*

[2] *E-mail* gfried@dijon.inra.fr; [3] *E-mail* chauvel@dijon.inra.fr;

* corresponding author; : *Fax*: + 33 3 80 69 32 22; *E-mail* reboud@dijon.inra.fr

Abstract (248 words)

Questions: What are the relationships between weed species traits and their change in distribution over a 30 year period? What does it tell us about factors that have driven shifts in the composition of weed communities?

Location: France.

Methods: We analysed the links between change in the status of weed species in sunflower crops (decreasing or increasing) and a set of 17 traits using two data sets collected in the 1970s and in the 2000s. We analysed the contribution of traits to explain changes in the status of species both individually and in a multivariate way by mean of a clustering of species into functional groups.

Results: 69 % of the most widespread species had significantly changed their frequency rank status over the last 30 years. Nearly two thirds of the increasing species belonged to a single functional group, out of the five groups identified in this analysis. Overall, the weed flora occurring in sunflower crops has specialised since the 1970s in favour of 'sunflower mimicking'

functional groups: increasing species were more nitrophilous, more heliophilous, less sensitive to sunflower herbicides and shared a rapid summer life cycle.

Conclusions: The individual trait approach gave some indication as to the environmental factors likely to have caused the shift in sunflower weed communities. The functional group approach seemed to outperform direct trait comparisons as it accounted for major traits combinations i.e. cases where a species has a number of favourable traits, but is severely disadvantaged by the possession of one or a few deleterious traits.

Key-words: agricultural practices, diachronic survey, *Helianthus annuus* L., multiple correspondence analysis, plant functional type, species temporal turnover, trait-based approach, vegetation monitoring.

Nomenclature: Jauzein (1995).

Abbreviation: MCA = Multiple Correspondence Analysis ; IV = Indicator Value.

Introduction

The clearing of large areas of natural habitat for cultivation has increased the distribution of open, disturbed habitats and enabled a broad range of species presenting biological characteristics favoured under these conditions to establish as arable weeds (Kropac et al. 1971; Ramakrishnan & Vitousek 1989). Ever since, the continuous introductions of novel crops and associated agricultural practices (e.g. ploughing versus no-tillage, new herbicides) have exerted novel selection pressures leading to genetic adaptive changes at the intraspecific weed species level such as herbicide resistance evolution (Roux and Reboud, 2007), as well as to shifts in the composition of weed communities (Haas & Streibig, 1982). The traits exhibited by an individual species determine its success or failure at each stage of the crop life cycle and associated cultivation practices (Booth & Swanton 2002). When looking at long-term data on plant communities, one might expect that successful or 'winning' species share common traits that differ from those carried by species that have decreased. For some traits, it is possible to establish a more or less direct link to a selection pressure. For example, the general increase in the value of the N-Ellenberg score in long term vegetation data has been linked to the overall eutrophication of agricultural habitats due to atmospheric deposition and increased fertiliser use (Smart et al., 2003). As a result, the identification of individual traits that are strongly associated with specific species trends should facilitate the identification of pressures driving changes in species composition. Analyzing individual traits independently can, however, potentially be limiting as a given species can exhibit many environment-favourable traits but still fail to increase because of a single trait maladapted to that environment while a species with sub-optimal characteristics but no severely maladapted trait could become more common. Some authors have therefore favoured a multi-trait approach through the use of functional groups, defined as a set of plants sharing

common biological characteristics as well as ecological behaviour and/or effects on ecosystem processes (Noble & Gitay 1996; Lavorel & Garnier 2002).

This paper presents a functional analysis of trends in the frequency of occurrence of individual arable weed species between the 1970s and the 2000s in sunflower crops in France. Sunflower was introduced in France after WWII and the area of planting increased dramatically between the 1970s and 2000s so that by 2005 it held the rank of the 5th largest crop nationally (710 000 ha). Trifluralin has been used intensely since the crop was introduced so that the same constant herbicide selection pressure has been exerted over the last 30 years. In parallel, the general pressures occurring in French agricultural landscapes have also changed considerably with, for example, a doubling in the use of fertilizers (Agreste 2006). We hypothesise that these changes have led to important shifts in the composition of sunflower weed communities between the 1970s and the 2000s. In addition to quantifying changes in communities, we analysed the links between changes in the status of individual species (decreasing, stable increasing) during the 30 year period and the evolution of the representation of traits mostly indicative of pressures related to changes in agricultural practices. Given the potential limitations of considering traits independently, this functional analysis relied on two complementary methods. The first method assessed the degree of association between individual and changes in the status of species (winning versus losing species) between the 1970s and the 2000s; the second method refined the classification of arable weed into functional groups differing in their responses to changes in the agricultural environment over the past 30 years. Changes in the trait profile of arable weed communities over the last 30 years are discussed in terms of the factors likely to have engendered those shifts.

Material & Methods

Long-term trends in the arable flora of sunflower crops were derived from two distinct large scale surveys. The first survey was conducted between 1973 and 1976 and sampled a total of 2170 fields across France (Barralis 1977). Among those, 59 samples were recorded in sunflower crops and those were located in specific areas of France (Figure 1). The second survey is an ongoing monitoring programme (Biovigilance Flore) designed to measure the impact of any introduced innovation in agricultural land in France (Delos et al. 2006). Between 2002 and 2006, 212 out of 2773 samples were recorded in sunflower crops, mostly located in the geographical areas where the 1970s data was recorded although a few new locations were sampled (Figure 1). Overall, 168 species were recorded in the two surveys. To avoid noise arising from accidental species, only the 104 species observed at a frequency greater than 2% in either of the two surveys were considered in the analyses.

Species sampling in each field

The sampling strategy was similar in both surveys and consisted of a comprehensive recording of all species occurring within a 2000 m² area (40 m x 50 m) located 20 m from the field edge. The frequency of individual species for each period was the ratio between the number of fields where a species was found and the total number of fields sampled in the survey. Species abundance was recorded using six cover abundance classes as developed in Barralis (1976).

Changes in species status between surveys

In order to homogenize the sampling effort between the two surveys (59 versus 212 samples), a bootstrap procedure was conducted on the 2000s data set and adjusted to the smallest sampling size. From 2000 bootstrap re-sampling, we produced a 95% confidence interval around

the mean frequency rank of any given major species. This procedure accounts for between year and between area variations. Each species observed at a given rank in the first survey and falling outside the boundaries of the 95% bootstrap confidence interval of the second survey is considered to have experienced a significant change in status between the two surveys.

Species traits

We selected a set of 10 biological and 2 agronomic traits and 5 ecological indicator values (IV) that are listed in Table 1. The selection process attempted to optimise the representation of traits or IV that are known to have links with the pressures occurring in agricultural landscapes, i.e changes in the overall agricultural environment but also pressures that relate to the nature and timing of agricultural practices associated with the cultivation of sunflower crops.

Some biological traits were clearly indicative of specific environmental conditions. Plant size was relevant as taller plants have lower probabilities of extinction than shorter plants in open environments (Leach and Givnish, 1996; Duncan and Young, 2000). Raunkier biological types could be related to tillage regime: reduced tillage depth is predicted to favour perennial species (Zanin et al., 1997). Phenological traits (germination, flowering, life cycle duration) are important in regularly disturbed habitats (Noble & Gitay, 1996; McIntyre et al., 1999) and could be related to crop life cycle and timing of management practices. Differences in seed longevity may differentiate species according to their ability to wait for favourable conditions. Finally, seed bank density was used as a proxy for seed production. As expected, agronomic traits such as the sensitivity to herbicides registered for sunflower crops (synthesized from Mamarot & Rodriguez 2003) and the capacity for seed dispersal by soil cultivation (Häfliger & Brün-Hool, 1968) had direct relevance to agricultural practices. In the same way, several IV proposed by Ellenberg et

al. (1992) could be directly related to agricultural management filters: the increasing level of NPK-supply is expected to favour nitrophilous competitive weeds (Haas & Streibig, 1982). Light penetration into the crops could directly be related to weeds performance (Kleijn & van der Voot, 1997): densely-sown cereals are predicted to favour shade-tolerant species while larger crop row spacing would better maintain high light requiring species. Last, systematic liming, drainage or irrigation is expected to disadvantage the specialist species of extreme environments.

Data analysis

Two approaches were used to analyse the data. The first approach examined how each trait taken independently matched species status changes. The frequency of the 64 trait attributes in the increasing and in the decreasing species was tested using two-way χ^2 tables. We assumed that the proportion of attributes would be unbalanced for traits linked to the environmental filters that were most likely involved in vegetation changes.

The second approach consisted of an *a priori* clustering of species into functional groups and analysed which functional groups significantly contained excess or deficit of species having changed status. The species/traits matrix was submitted to Multiple Correspondence Analysis (MCA), an extension of Principal Components Analysis to multi-state discrete characteristics (Tenenhaus & Young 1985), and performed using ADE4 library (Thioulouse et al. 1997) under 'R' Software (Ihaca & Gentleman 1996). The Euclidian distances between species in the MCA trait-multidimensional space was then used to conduct a Ward ascendant hierarchy grouping (Ward 1963) which identified clear cut and non-redundant groups. To test the robustness of the Ward ascendant hierarchy, we used K-means (Legendre & Legendre 1998) as an alternative method of non-hierarchical clustering, as suggested by Fukami et al. (2005). Fisher's exact test was performed to identify the traits significantly associated with each of the functional groups.

The association between traits and species status was assessed by (i) testing whether increasing, stable and decreasing species were randomly distributed into the identified functional groups (Fisher's exact test) and (ii) comparing the range of scores of species belonging to the increasing, stable and decreasing groups along axes 1, 2 and 3 of the MCA ordination using a one-way ANOVA. Finally, we compared the observed mean dissimilarity coefficient between functional groups and between increasing, stable and decreasing species based on shared genera and families to the distribution of the mean coefficient generated from 1000 random re-sampling of the dataset in order to test whether segregation at a higher taxonomic level covaried with trait segregation.

Results

Changes in the weed flora between the 1970s and the 2000s

Comparison between the two surveys showed that within the species of highest frequencies, 14 species had decreased in frequency, 12 species had shown no significant change and 13 species had increased in frequency (Table 2). Among these most frequent species, 69% significantly changed status. Some increasing species were already common in the 1970s (*Solanum nigrum*, *Polygonum persicaria*, *Sonchus* asper) while some decreasing species remained major weeds today (*Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare, Anagallis arvensis*, *Sinapis arvensis*). Other species increased substantially from a status of rare to major weeds in sunflower (*Amaranthus retroflexus*, *Senecio vulgaris, Cirsium arvense*) or strongly decreased between the two surveys and acquired a status of minor species in the second survey (*Stellaria media, Raphanus raphanistrum*, *Viola tricolor* subsp. *arvensis*, *Fumaria officinalis*, *Elytrigia repens*). A more comprehensive description of species status changes is provided in Fried et al. (2006).

Relations between single traits and species status

When grouped according to their change in ranking status (increasing vs. decreasing species) five out of the 17 functional traits studied showed significant differences among increasing and decreasing species (see Fisher's Exact Test in Table 1). Increasing species were species with an erected stem (p=0.007), had a peak of flowering and fruit production from summer to autumn (p=0.044), were significantly more nitrophilous (p=0.003), more heliophilous (p=0.035) and less sensitive to the main sunflower herbicides (p=0.042).

Composition and evolution of the functional groups

Species classification

Figure 2 and Table 1 summarise the results of species and functional traits reciprocal ordination according to MCA. The first three MCA axes accounted for 21.2 % of the variance in species data. Axis 1 (eigenvalue, λ=0.20) was positively correlated with phenology of the weed species (germination and flowering peaks, maximum flowering duration, timing for seed production), the species plant height (size) and light requirements. It opposes small winter germinating species or 'all-year-round' germinating and flowering species against large summer germinating species (Fig. 2a). The second axis (λ=0.18) mainly represented a complex ecological gradient according to species responses to light, temperature, soil moisture, soil pH and nitrogen availability. Specialist species (xero-thermophilous species specialized on acid or basic poor soils) were negatively correlated to this axis and contrasted with the more generalist species (indifferent to soil reaction, nitrogen availability and moisture and supporting reduced temperature and light condition). The third axis (λ=0.17) was less straightforward as it mixed phenological features (especially preferential season of germination and flowering peak period)

with morphological traits (size and general plant shape) but also some IV related to soil-nitrogen availability and temperature requirements (data not presented).

The Ward ascendant hierarchy classification identified three main functional groups along axis 1 (a, b and c). Groups a and c were further partitioned along axis 2 into a1-a2 and c1-c2 subgroups (see Fig. 2a). . The main characteristics of the five functional groups and the traits that contributed most to their discrimination are summarized in Table 1.

There was a high level of agreement between the classifications resulting from the Ward ascendant hierarchy and the K-means clustering. The outcome only differed for 13 species and for six of those the mismatch was between the subgroups identified along axis 2.

In terms of phylogeny, the 104 species used in the analysis belonged to 73 genera and 27 families, following APGII classification (APG, 2003). The observed mean dissimilarity coefficient between functional groups or between increasing, stable and decreasing species based on shared families did not significantly differ from the simulated coefficients obtained by randomly sampling the total species pool (Fig. 3a). The same analysis conducted on the 73 genera, however gave a significant clustering of the different genera into the five functional groups (Fig. 3b).

Weed community changes at the functional group level

Species scores on MCA ordination axes significantly differed between increasing, stable and regressing species on axis 1 ($p<0.001$) and axis 2 ($p=0.019$) but not on axis 3 ($p=0.905$). Increasing species showed higher scores on axis 1 (Fig. 4a) mainly associated with phenology, plant size and light requirements while decreasing species showed higher scores on axis 2 (Fig. 4b). Contingency tables showed that changes in species status were not randomly distributed between the functional groups (Fisher's Exact Test, $p=0.0013$), with an excess of

increasing species in the b group and an excess of decreasing species in the a2 group (see Table 3 & Fig. 1b). The b group contained more than 60% of the increasing species.

Discussion

The functional trait-based approach applied to long-term vegetation change

With a change in status for nearly 70% of species considered in the study, our results confirm other large-scale weed surveys that showed that species frequencies can change rapidly in arable field environments (Andreasen et al. 1996; Hyvönen et al. 2003). We also show that the changes observed in the status of species were not random but could be associated with the traits they carry. Indeed, increasing species mostly belonged to a single functional group while decreasing species were mostly clustered into a second single subgroup. The phylogenetic independence test showed that our classification of arable weeds into functional groups or between increasing, stable and decreasing species was not influenced by the membership of a species to a botanical family. There was, however, a significant excess of species of the same genus in the same functional groups or species changes directions. This simply means that other unmeasured traits that align with taxonomic lineage (at the genus level) could have covaried with the ones we have highlighted but this does not invalidate the ecological importance of the traits we have measured.

Our study provides additional evidence that trait-based approaches are an appropriate way to find general assembly rules in long-term survey data. For example, Leach & Givnish (1996) showed that fire suppression in grassland remnants over a 30-50 year period drove species that were short, small-seeded and nitrogen fixers to extinction. Similarly, Duncan & Young (2000) established from historical records that species that were already initially rare, short in

stature, gymnosperms and dicotyledons rather than pteridophytes and monocotyledons were more likely to have disappeared after European settlement in New Zealand. The present study is the first to illustrate similar trends in agricultural land.

The factors driving changes of species status in sunflower crops

We identified five independent traits which appeared to be the most informative for discriminating between decreasing and increasing species in sunflower crops. These traits may be viewed as indicators of the changes in the environment of sunflower weed species that had the most impact on their dynamics and were mostly related to the evolution of agricultural practices. The selection of some nitrophilous species would pinpoint the effect of increased fertiliser applications, a general trend not specific to sunflower crops. The level of N-supply would be a good example of continuous long-term selective pressure in arable fields as the amount of fertilization has increased in all crop types during the last 50 years (Agreste, 2006). Other traits or IV tend to indicate that some sunflower-associated agronomic practices may have induced a widespread shift in weed species composition, namely specific sunflower timing of cultivation (peak season of flowering), herbicide use (herbicide tolerance) and crop row spacing (Ellenberg-L). Repeated trifluralin spraying has most likely favoured some tolerant species, either poorly affected by the herbicide or which avoided the selection pressure through late germinations. The large row spacing in sunflower crops has created a more open environment favourable to erected heliophilous species and less favourable to the prostrate shade-tolerant species that have a more obvious competitive advantage in narrowly spaced, densely sown cereals. Finally, sunflower life cycle would be favourable for species flowering and producing seed between July and October (75 % of the species in the b group) as crop and weed maturity synchronization ensures that these species will finish their cycle at sunflower harvest and contribute to the soil seed bank with new

viable seeds. In contrast to the response to soil-nitrogen availability, these traits are more specifically adapted to sunflower crop conditions in France and may be couterselected in the other crops of the rotation. The persistence of winter-annuals (groups c1 or a2) in sunflower may also be an effect of the preceding crop which could account for the presence of non-adapted species.

Single trait versus functional group approach

Our functional group approach indicates that species with many favourable traits could be disadvantaged by possession of a single negative trait such as herbicide sensitivity or an unsuitable life cycle phenology. Our results show that not all species with highly favourable characters for one of the traits outlined above have increased. For example, only two (*C. arvense*, *D. carota*) of the 11 species least sensitive to sunflower herbicides have been observed to increase while none of the most heliophilous (*Ambrosia artemisiifolia*, *Lactuca serriola*, *Verbena officinalis*) or the most nitrophilous (*Calystegia sepium*, *R. obtusifolius*) have increased so far. The case of *C. cyanus* is another illustration, the species is tolerant to sunflower herbicides but this is not sufficient as its winter germination does not allow the species to perform well in this particular crop. These examples illustrate why a functional group approach based on multivariate analysis might be superior to a species contrast approach as it will incorporate all the traits on a statistical basis and allow account to be taken of possible cumulative/antagonistic effect of traits on "invasiveness". In other words, our analysis highlights the fact that a species cannot progress by possessing ideal characteristics for any single trait, but rather has to combine benefits based on many traits as proposed by Booth & Larson (1999).

Using the traits that best discriminate the b increasing group from the a2 regressing group on MCA axis 1 has proved effective. It identified not only four out of five traits already

identified in the single trait approach, but it also indicated that increasing species of group b mainly differed from decreasing species of group a2 by a greater size, a greater seed longevity, a summer against a winter germination and a much more rapid life cycle. The functional group approach highlighted a combination of eight traits representative of phenological and ecological features. This combination would define some 'optimal' profile for weeds to spread in sunflower crops and could therefore assist in targeting species of intermediate occurrence today but which could expand in sunflower crops in the near future. Indeed, other studies have used traits and IV to sort species in order to characterise which traits shared by invasive species could help screening for potential future invaders (Maillet & Lopez-Garcia 1999; Devin & Beisel 2007). According to the "Biovigilance Flore" weed survey, some of these species are already presenting locally high densities, e.g. *Ammi majus*, *Chenopodium polyspermum*, *A. artemisiifolia*, *Sorghum halepense* or *Cynodon dactylon*. Their local success could be viewed as a premise for a more general tendency to invade. In addition, several species of group b are already among the dominant weeds in sunflower crops of other regions of Europe, such as *S. halepense* in Romania (Poienaru et al. 2005), *A. artemisiifolia* in Hungary (Toth et al. 1997) or *R. crispus* which formed part of the 10 most frequent weeds in Portugal (Monteiro et al. 1995). These two facts argue strongly for the functional groups approach to build up further predictions.

Overall, the two approaches we have tested showed that the success of group b in sunflower cropping can be viewed as a result of the general compatibility of the weed attributes and crop life cycles and associated cultural practices. The specialization of farming systems with repetition of the same predictable disturbances at more regular intervals (sowing date around April 15, trifluralin as main herbicide…) has created particular selection pressures leading to a specialization of the arable flora with one functional group predominantly favoured. Our study

1 therefore shows that the reduction of the functional diversity may also occur through increased
2 specialisation rather than by further enhanced spread of the most generalist species.
3
4
5 **Acknowledgements**: the authors acknowledge all people involved in the French weed
6 monitoring network 'Biovigilance Flore' for providing data and Gilbert Barralis for conducting
7 the first survey. The current field survey is funded by the French Ministry of Agriculture. The
8 helpful suggestions and insights emerging from the critical review by Dr. Sandrine Petit from
9 INRA UMR BGA, Dr. Paul Neve from Warwick University and Dr. Phillip England from
10 CSIRO were gratefully appreciated. GF has been granted by a FCPR (Formation
11 Complémentaire Par la Recherche) provided by the French Ministry of Agriculture. This study
12 has received funding from ANR VIGIWEED.

REFERENCES

Agreste, la statistique agricole. Available in 2007 http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/

Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C. 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *J. Appl. Ecol.* 33: 619-626.

Angiosperm Phylogeny Group, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.*141: 399-436.

Barralis, G. 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: *Ve Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes*, pp. 59-68. Dijon, France.

Barralis, G. 1977. Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. INRA – AFPP, Paris, France.

Booth, B.D., Larson, D.W. 1999. Impact of language, history and choice of system on the study of assembly rules. In: Weir, E. & Keddy, P.A., (eds) *Ecological Assembly Rules: perspectives, Advances, Retreats*, pp. 206-227. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Booth, B.D., Swanton, C.J. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Sci.* 50: 2-13.

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

Devin, S., Beisel, J.N. 2007. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. *Biological Invasions* 9: 13–24

Duncan, R.P., Young, J.R. 2000. Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. *Ecology* 81: 3048-3061.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Dull, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.* 18: 1-248.

Fournier, P. 1936. *Les quatre flores de la France*. Lechevalier, Paris, France.

Fried G., Chauvel B., Reboud X., Chollet D., Bombarde M., Delos M., 2006. Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ? *Phytoma-LDV* 596 : 37-43.

Fukami, T., Bezemer, M.T., Mortimer, S.R., van der Putten., W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.* 8: 1283–1290.

Haas, H., Streibig, J.C., 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. In LeBaron, H.M., Gressel, J. eds. *Herbicide resistance in Plants*, pp. 57-79. John Wiley & Sons, New York, USA.

Häfliger, E., Brun-Hool, J. 1968. *Tables d'adventices Ciba-Geigy. Présentation synoptique de la flore adventice des cultures agricoles*. Geigy S.A., Basle, Switzerland.

Hyvönen, T., Ketoja, E., Salonen, J. 2003. Changes in the abundance of weeds in spring cereal fields in Finland. *Weed Res.* 43: 348-356.

Ihaca, R. & Gentleman, R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299–314.

Jauzein, P. 1995. *Flore des champs cultivés*. Sopra-INRA, Paris, France.

Kleinj, D., van der Voort, L.A.C., 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation* 81 : 57-67.

Kropac, Z., Hadac, E., Hejny, S. 1971. Some remarks on the synecological and syntaxonomic problems of weed plant communities, *Preslia* 43: 139-153.

Lavorel, S., Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16: 545–556.

Leach, M.K., Givnish, T.J. 1996. Ecological Determinants of Species Loss in Remnant Prairies. *Science* 273: 1555-1558.

Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology, Second English Edition*. Elsevier Amsterdam, Netherlands.

Maillet, J., Lopez-Garcia, C. 1999. What criteria are relevant for predicting the invasive capacity of a new agricultural weed? The case of invasive American species in France. *Weed Res.* 40: 11-26.

Mamarot, J. 2002. *Mauvaises herbes des cultures*. 2nd ed. ACTA, Paris, France.

Mamarot, J., Rodriguez, A. 2003. *Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures*. 1st ed. ACTA, Paris, France.

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10: 621-630.

Molinier R., Müller P. 1938. *La dissémination des espèces végétales*. Lesot A., Paris, France.

Monteiro, A., Figueira, T., Vasconcelos, T., Moreira, I. 1995. Sunflower weed flora in Portugal. In: *Proceedings of the 1995 Congress of the Spanish Weed Science Society*, pp. 87-90. *Huesca, Spain*.

Noble, I.R., Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *J. Veg. Sci.* 7: 329–336.

Poienaru, S., Sarpe, N., Sarpe, I. 2005. The chemical control of Sorghum halepense species in sunflower culture, in the Danube Meadow. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences* 70: 471-474.

Ramakrishnan, P.S., Vitousek, P.M. 1989. Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. In: Drake, J.A. (eds.) *Biological Invasions. A Global Perspective*, pp. 281-297. Wiley, London, UK.

Roux F., Reboud X., 2007. Herbicide resistance dynamics in a spatially heterogeneous environment, *Crop Prot.* 26: 335-341.

Smart, S.M., Robertson, J.C., Shield, E.J. and van de Poll, H.M. 2003 Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change Biology* 9: 1763-1774.

Tenenhaus, M., Young, F.W. 1985. An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis ans other methods for quantifying categorical multivariate data. *Psychometrika* 50: 91-119.

Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S. et Olivier J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing* 7: 75-83.

Thompson, K., Bakker, J., Bekker, R.M. 1997. S*oil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Tòth, Á., Benécs, G.B., Balzás, G. 1997. Changes in field weeds in Hungary during the last 46 years. In: Proceedings 1997 Brighton Crop Protection Conference – Weeds, pp. 249-254. Brighton, UK.

Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer Eds, Berlin, Heidelberg and New York.

Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58: 238-244.

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.

Table 1. Traits used to partition the functional groups and their discriminating value.

P-values are given for Fisher's exact tests between increasing and decreasing species (#) and between functional groups (##). The five last columns give for each group the attributes of traits that significantly differ with other functional groups. The number in brackets refers to the attributes given in column 2. These columns give a description of trait attributes attached to each functional groups. Example of species name for each groups can be found in Table 2. The levels of significance are based on χ^2 scores (*** p<0.001; ** p<0.01; * p<0.05; n.d.: not discriminant)

Traits and sources	Attributes	Correlation ratio to MCA axes 1 & 2	P-value of Fisher's exact test s		Attributes best discriminating between the five functional groups				
			#	##	a1	a2	b	c1	c2
Size (cm) Fournier (1936)	(1) 2-15 and 5-30; (2) 20-60; (3) 30-100; (4) > 100	0.458 , 0.033	0.279	2.47×10^{-8}	n.d.	n.d.	(3) - (4) *	(1) ***	n.d.
General stem form Mamarot (2002)	(1) Prostrate; (2) rising; (3) erect; (4) voluble or climbing	0.108 , 0.203	0.007	9.45×10^{-5}	n.d.	n.d.	n.d.	(1) ***	(2) **
Seed dispersal mode Molinier & Müller (1938); Van der Pijl (1982)	(1) no mechanism; (2) wind-disseminated; (3) animal disseminated	0.170 , 0.026	0.133	0.003	n.d.	n.d.	(1)	(3) **	n.d.
Seed bank density (seed.m^{-2}) Thompson et al. 1997	(1) 1-57; (2) 58-227; (3) 228-517; (4) > 518	0.002 , 0.139	0.878	0.416	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Seed longevity (year) Thompson et al. 1997	(1) 1-6; (2) 7-20; (3) 21-39; (4) > 39	0.131 , 0.084	0.834	2.39×10^{-5}	(3) *	(2) **	(4) *	(1) ***	(1) - (2)
Position of dormant bud (Raunkier biological types) Jauzein (1995)	(1) therophyte; (2) hemicryptophyte; (3) geophyte	0.149 , 0.016	0.730	0.101	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Season of germination Jauzein (1995); Mamarot (2002)	(1) winter; (2) spring; (3) summer; (4) all year round	0.237 , 0.203	0.101	6.81×10^{-5}	n.d.	(1) *	(3) **	(1)	(4) **
Peak season of flowering time and fruit production Fournier (1936)	(1) all year round; (2) spring to autumn; (3) spring to summer; (4) summer to autumn	0.607 , 0.540	0.044	< 2.2 10-16	(2)**	(3) ***	(4) ***	n.d.	(1) ***
Life cycle duration (from germination phase to fruit production phase) Mamarot (2002)	(1) < 3 months; (2) 3-6 months; (3) > 6 months	0.136 , 0.031	0.695	2.83 10-5	n.d.	(3) **	(1)	(3)	n.d.
Population theoretical flowering duration Fournier (1936)	(1) < 3 months; (2) 3-5 months; (3) > 5 months; (4) >12 months	0.569 , 0.407	0.398	$< 2.2 \times 10^{-16}$	(2) **	n.d.	(1) ***	(3) ***	(4) ***
Seed dispersal by cultural practices Häfliger & Brun-Hool (1968)	(1) not dispersed; (2) weakly dispersed; (3) highly dispersed	0.065 , 0.060	0.676	0.096	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Herbicide tolerance Calculated from Mamarot & Rodriguez (2003)	(1) not sensitive; (2) weakly sensitive; (3) sensitive; (4) very sensitive	0.103 , 0.111	0.042	0.005	(2) *	(3)	(1)	(4) *	n.d.
Ellenberg-L Light indicator value	(1) 4-5-6; (2) 7; (3) 8-9	0.213 , 0.207	0.035	0.001	(2)	(1) *	(3) *	n.d.	n.d.
Ellenberg-T Temperature indicator value	(1) 5; (2) 6; (3) 7-8; (4) x	0.075 , 0.320	0.464	2.67×10^{-5}	n.d.	n.d.	(3)	n.d.	(4) ***
Ellenberg-F Soil moisture indicator value	(1) 3-4; (2) 5; (3) 6-7-8-9; (4) x	0.165 , 0.235	0.200	1.46×10^{-5}	(1) **	(4) **	(3) **	n.d.	(2)
Ellenberg-R Soil pH indicator value	(1) 2-4-5-6; (2) 7; (3) 8-9; (4) x	0.057 , 0.236	0.558	0.004	(3)	(4) *	n.d.	(1) *	(2)
Ellenberg-N Nitrogen availability indicator value	(1) 3-4; (2) 5-6; (3) 7; (4) 8-9; (5) x	0.139 , 0.227	0.003	$< 2.2 \times 10^{-16}$	(1) – (2)	n.d.	(4) **	n.d.	(5) ***

For the five last Ellenberg IV above, numbers refer to indicator values as explained in Ellenberg et al. (1992).

Table 2. Evolution of the status of sunflower weed species over a 30 year period.

WSSA codes refer to abbreviations used to represent species in MCA ordination as presented in Fig. 1. Group indicates membership to one of the 5 identified functional groups. ChS. is the significant Changing Status of the species, "+": increasing, "=": stable, "-": decreasing and "N": new species entering among the 26 most frequent species. Rank is the average frequency rank of the species given by the bootstrap process with the 95% confidence interval rank in brackets. For each period, species frequency (F_{1970} and F_{2000}) and density (D) are also indicated. The frequency of individual species for each period was the ratio between the number of fields where a species was found and the total number of fields sampled in the survey. Species abundance was recorded using six cover abundance classes as developed in Barralis (1976) and was used to compile mean species density (D). $D = \Sigma [11.5*n3 + 35.5*n4 + 75.5*n5 +1.5*(N-n3-n4-n5)] * N-1$ where n3, n4 and n5 are the number of fields where the species was noted at scores 3, 4 and 5, respectively and N is the total number of occurrence of the species. Species in bold indicates a significant status change.

Weed species	WSSA computer codes	Group	ChS.	2002-2004			1973-1976		
				Rank	F_{2000}	D	Rank	F_{1970}	D
Chenopodium album	CHEAL	**b**	=	1 [1-2]	50.0	8.6	2	54.3	11.8
Solanum nigrum	SOLNI	**a1**	+	2 [1-3]	43.4	9.6	13	15.2	2.9
Polygonum persicaria **+ *P. lapathifolium***	POLPE / POLLA	**b /b**	+	3 [2-5]	37.3	7.3	6	25.4	4.0
Mercurialis annua	MERAN	**a1**	=	4 [2-8]	34.9	7,2	5	28.8	6.9
Sonchus asper	SONAS	**b**	+	5 [3-10]	30.6	2,4	16	13.6	2.2
Senecio vulgaris	SENVU	**c2**	**N**	6 [3-10]	29.7	2,8	>26	<6.8	<2.0
Polygonum aviculare	POLAV	**a1**	-	7 [4-10]	28.8	5.0	3	47.5	8.0
Fallopia convolvulus	POLCO	**a1**	-	8 [4-11]	27.8	2.6	1	59.3	7.8
Amaranthus retroflexus	AMARE	**b**	**N**	9 [4-13]	25.9	4.0	>26	<6.8	<2.0
Convolvulus arvensis	CONAR	**a1**	=	10 [4-13]	25.5	5.1	11	18.6	2.3
Echinochloa crus-galli	ECHCG	**b**	+	11 [8-17]	20.2	7.4	24	8.5	3.4
Kickxia spuria *+ K. elatine*	KICSP / KICEL	**c1 /c1**	=	12 [8-16]	19.8	2.7	10	20.3	4
Cirsium arvense	CIRAR	**b**	**N**	13 [9-19]	17.9	5.9	>26	<6.8	<2.0
Anagallis arvensis	ANGAR	**c1**	-	14 [10-19]	17.4	3.9	4	33.9	5.3
Sinapis arvensis	SINAR	**a1**	-	15 [11-24]	14.1	4.6	7	23.7	7.3
Galium aparine	GALAP	**c1**	=	16 [12-26]	13.7	2.3	20	10.2	2.6
Atriplex patula	ATXPA	**b**	=	17 [12-28]	12.7	2.3	20	10.2	3.2
Matricaria recutita *+ M. maritima*	MATCH / MATIN	**c1 /a1**	=	18 [13-25]	12.7	6.0	24	8.5	2
Alopecurus myosuroides	ALOMY	**a2**	-	19 [13-30]	11.8	3.7	12	16.9	4
Euphorbia helioscopia	EPHHE	**c2**	**N**	20 [14-29]	11.3	1.8	>26	<6.8	<2.0
Avena sativa **subsp. *fatua***	AVEFA	**a2**	-	21 [14-31]	10.8	4.8	13	15.2	4.6
Lolium multiflorum **+ *L. perenne***	LOLMU / LOLPE	**b /a1**	**N**	22 [13-33]	10.8	5.9	>26	<6.8	<2.0
Capsella bursa- pastoris	CAPBP	**c2**	=	23 [15-37]	9.4	5.9	20	10.2	2
Datura stramonium	DATST	**b**	**N**	24 [14-44]	8.0	7.8	>26	<6.8	<2.0
Daucus carota	DAUCA	**a1**	**N**	25 [17-45]	8.0	2.3	>26	<6.8	<2.0
Picris echioides *+ P. hieracioides*	PICEC / PICHI	**a1 /a1**	=	26 [17-47]	2,7	1.8	20	10.2	2
Poa annua	POAAN	**c2**	**?**	27 [18-51]	7.0	3.5	>26	<6.8	<2.0
Setaria viridis	SETVI	**b**	**?**	28 [17-51]	6.8	4.0	>26	<6.8	<2.0
Calystegia sepium	CAGSE	**b**	**?**	29 [20-61]	5.7	1.5			
Fumaria officinalis	FUMOF	**c1**	-	30 [21-63]	5.2	3.5	16	13.6	2.2
Veronica persica **+ *V. agrestis***	VERPE / VERAG	**c2**	-	35 [22-64]	5,1	2.8	7	23.7	2.8
Cynodon dactylon	CYNDA	**b**	**?**	37 [23-68]	4.7	3.1	-	-	-
Ammi majus	AMIMA	**b**	**?**	44 [25-70]	3.8	3.7	-	-	-
Raphanus raphanistrum	RAPRA	**a1**	-	46 [25-70]	3.8	2.3	13	15.2	2.9
Ambrosia artemisiifolia	AMBEL	**b**	**?**	49 [27-71]	3.3	3.3	-	-	-
Stellaria media	STEME	**c2**	-	53 [28-69]	3.3	1.9	7	23.7	5.3
Viola tricolor **subsp. *arvensis***	VIOAR	**a2**	-	54 [27-72]	3.3	2.3	16	13.6	3.3
Elytrigia repens	AGRRE	**a2**	-	56 [30-70]	2.8	1.5	19	11.8	2.7
Xanthium strumarium	XANST	**b**	**?**	59 [29-72]	2.8	2.3			
Sorghum halepense	SORHA	**b**	**?**	89 [46-144]	0.9	16.3	-	-	-
Lamium amplexicaule	LAMAM	**c2**	-	> 104	-	-	26	6.8	2

Table 3. Number of species of each functional group according to species status.

Functional Groups	Species status			
	Increasing	**Stable**	**Decreasing**	**Total**
a1	3	5	4	**12**
a2	0	0	4	**4**
b	8	2	0	**10**
c1	0	4	2	**6**
c2	2	1	4	**7**
Total	**13**	**12**	**14**	**39**

Fisher's Exact Test, p= 0.0013

Fig.1. Map of sampling areas in the 1970s and sampling points in the 2000s. Areas in light grey and dark grey contained less than 4% of the samples and more than 4% of the samples respectively in the 1970s survey. Black points refer to the position of the samples in the 2000s survey.

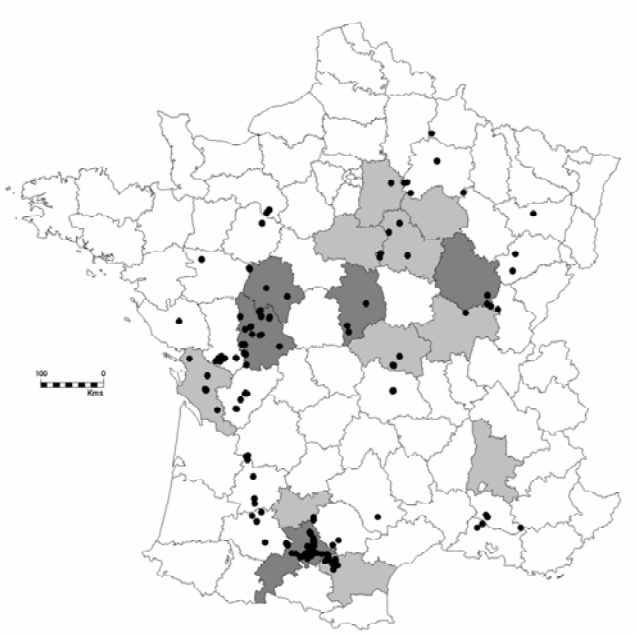


Fig. 2. (**a**) Weed species (WSSA computer code) partitioned into functional groups over the first and second axes of a MCA of species similarity based on functional trait analysis. (**b**) Simplified representations of the functional groups. Only the species whose status is significantly stable (=), decreasing (↘) or increasing (↗ and underlined) are represented.

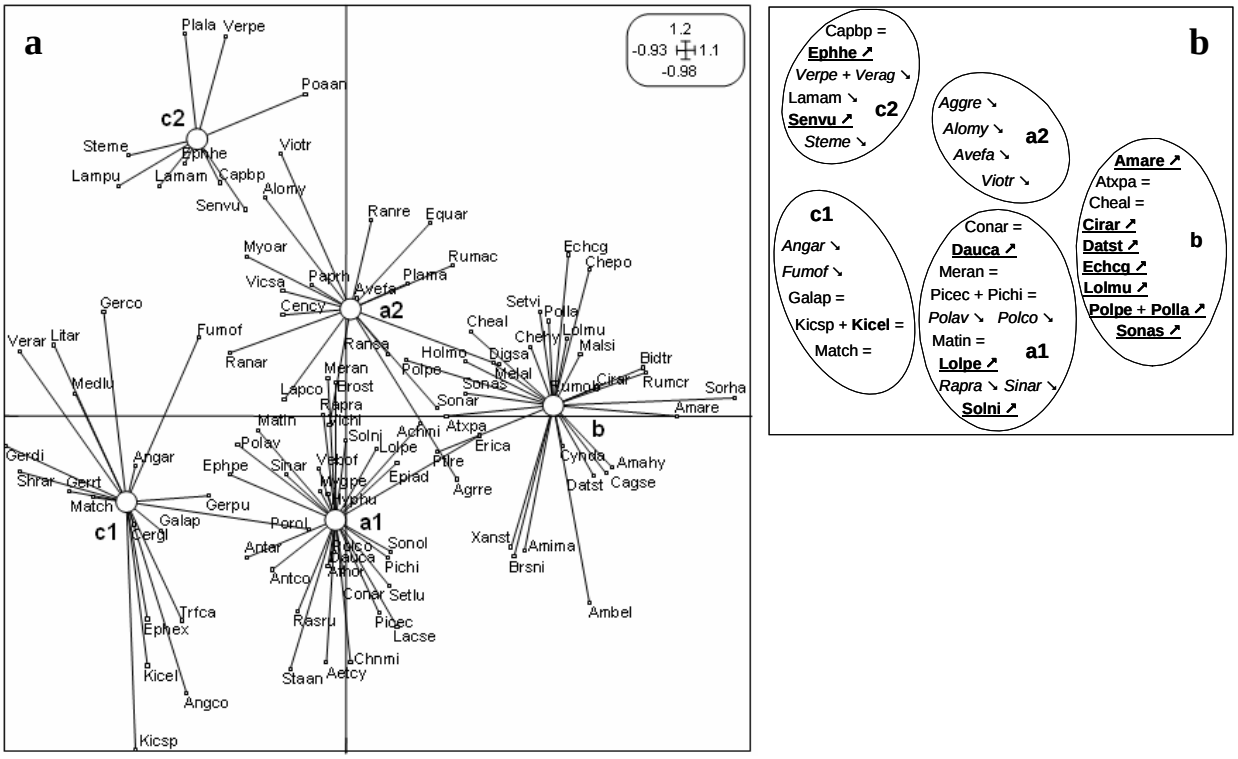


Fig. 3. Measures of dissimilarity between functional groups based on (a) the family and (b) the genus shared. Histograms represent the values of mean dissimilarity between functional groups simulated for 1000 random permutations of the rows (family or genus) and of the columns (functional groups). The arrows represent the mean dissimilarity values observed between functional groups for the real matrix.

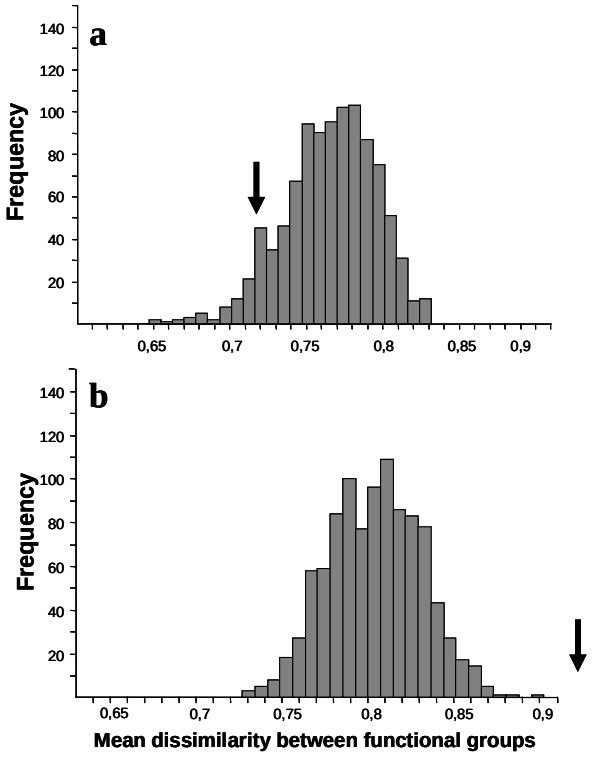
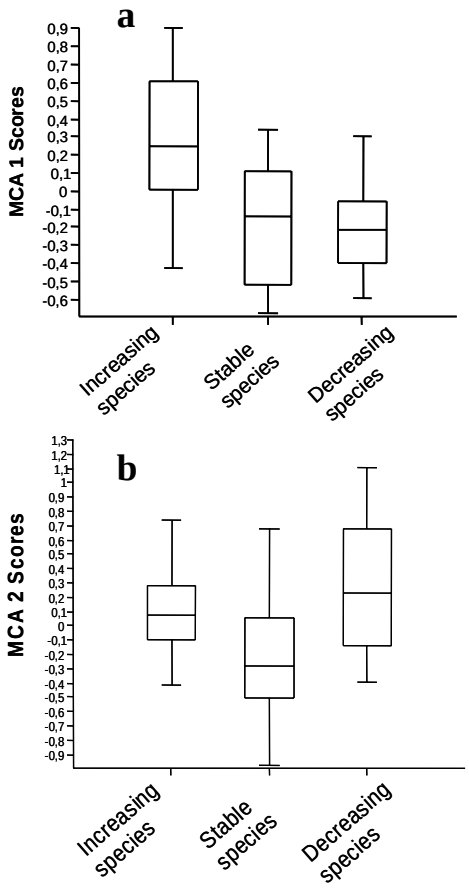


Fig. 4. Distribution of species scores along MCA axis 1 (**a**) and 2 (**b**) when belonging to increasing, stable and decreasing groups, respectively. Box = interquartile range, containing 50% of values; line across box = median; whiskers = highest and lowest values.



Article VIII :

Fried G., Dessaint F., Reboud X.

Increased cultivation of oilseed rape and N-fertilization as the main drivers in long-term changes of arable weed flora in Côte-d'Or (France).

En préparation.

Increased cultivation of oilseed rape and N-fertilization as the main drivers in long-term changes of arable weed flora in Côte-d'Or (France)

G. Fried[1], F. Dessaint[1] and X. Reboud[1*]

[1] *Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne*

* *Corresponding author*: X Reboud, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France.Tel : (+33) 3 80 69 31 84; Fax : (+33) 3 80 69 32 22 ; E-mail reboud@dijon.inra.fr

Abstract

Changes in weed vegetation of European arable land over the past few decades were significant in response to agricultural intensification. To date, beside expert-based knowledge, few studies have tried to find the ecological rules underlying the weed community trajectories. Between 1968 and 1976, 245 arable fields distributed across department Côte-d'Or (France) were surveyed. A second survey of 158 fields out of these 245 fields was carried out in 2005 and 2006. Based on this diachronic data set, we first tested wether the vegetation changes were proportional to environmental changes. We secondly searched for community assembly rules by focusing on differences in ecological and biological traits between the increasing and decreasing species. We first used available ecological data (crop rotation and soil conditions) and tested wether species of different status were associated with particular gradients. As the data recorded in the first survey did not cover all practices and environmental conditions that have potentially changed since the 1970s, we further analyzed differences between increasing and decreasing species with Ellenberg ecological indicators and functional traits that could be linked to management practices.

Both direct gradient and trait-based approach analyses showed that increasing species were associated with increased cultivation of oilseed rape. In contrast, spring germinating species and spring cereals specialist species decreased following the regression of spring cereals. One of the other most important changes observed is a marked decline in species associated with nutrient-poor fields. They have been replaced by species coupled with nutrient-rich fields, which could be the result of an increase in N-fertilization. Compared to self- and wind-disseminated species, insect-pollinated species were also particularly affected by changes in the agro-ecosystem. If related to the decline in insect pollinator species, this last point means that intensice farming could also have an indirect effect on weed communities by affecting animal communities in interaction with weeds.

Key words: vegetation changes, Ellenberg indicator values, trait-based approach, weed flora selection, crop rotation, eutrophication.

Introduction

The regular weed surveys or herbicide trials compilations conducted over the past few decades have now given evidence that changes in weed species composition could be important over a thirty-year period (Chancelor & Froud-Williams, 1984; Albrecht, 1995; Andreasen *et al*., 1996 ; Toth *et al*., 1997, 1999; Sutcliffe & Kay, 2000; Hyvönen *et al*., 2003). While the main factors influencing weed community assemblages have generally been described on large spatial scales (Hallgren *et al*., 1999 ; Lososova *et al*. 2004), the shift in weed flora still remains difficult to interpret even when accurate data on management practices like herbicide use have been taken into account (Hyvönen et al., 2003). The reason for species composition changes could indeed be multiple and complexly intricated, which makes it difficult to rank the factors probably involved in driving the trajectories of weed communities (Booth & Swanton, 2002). Weed scientist experts proposed that shifts in species composition may result from both direct and indirect human factors: the repeated use of a single herbicide group has for example favoured tolerant species or resistant populations within a species (Haas & Streibig, 1982; Murphy et Lemerle, 2006) while reduced tillage has favoured perenials, grasses and wind-disseminated species (Froud-Willians et al., 1983 ; Derksen et al., 1993). The indirect effect of agricultural practices on weed communities may result from the increased amount of NPK-supply that

would both modify soil properties (high ressources in nutrient levels) and increase the level of competition between weeds and improved varieties of densely-sown cereals. The decline in communities of birds, insects or small mammals in intensive farmland (Robinson & Sutherland, 2002) could also have impacted weed community composition: for example, Gabriel & Tscharntke (2007) showed that the proportion of insect-pollinated weeds is higher in organic farming or in field margins thanks to the presence of more insect pollinators.

However, accurate long-term data to assess the respective weight of these management practices and their indirect consequences on weed community changes remained seldom available. To our knowledge, very few permanent plots like the Broadbalk long-term experiment at Rothamsted have provided meaningful data. An experiment conducted over 12 consecutive years showed highly significant responses of arable weeds to different amounts of nitrogen fertilizer (Moss et al., 2004). However, this case concern only applies to a limited set of species present in the soil seed bank or under specific climatic conditions, and thus may lack generality. Some surveys have been performed at two different dates, between the 1960s and the 1990s, on a regional set of fields (Andreasen et al., 1996; Sutcliffe & Kay, 2000; Hyvönen et al., 2003). In these studies, the relationships between weed flora and environment variables were however poorly explored to test for differences in the evolution of species status. In this direction, the wide body of theoretical work done by ecologists about vegetation changes could be useful for weed science and may have been underused.

For example, using species ecological indicator values (Diekman, 2003) could help interpret floristic changes when comparing old and new vegetation samples in permanent or semi-permanent plots. Faced with changes in environmental conditions, one may expect an increase in species with adapted skills to the expense of more misadapted species which may tend to disappear. So, when a change is recorded in indicator weighted average values, we may assume that this change observed in species community composition results from an environmental change. In this way, indicator values have served to monitor the impact of drainage (ter Braak & Wiertz 1994), atmospheric pollution by acidifying substances and nitrogen (Diekmann & Dupré 1997), eutrophication of wetlands (Ruthsatz 1998), forest management or succession (Brunet et al. 1997), and so on.

Using the variations in the distribution of plant functional traits at the level of plant community could inform on the environmental factors driving vegetation changes and their consequences on the ecosystems (Lavorel & Garnier, 2002). The concept of trait-environment linkages refers to a set of plant attributes consistenly associated with certain environmental conditions, irrespective of the species involved (Keddy, 1992). Under changing environmental conditions, shifts in predominant traits would occur (Diaz et al., 1999). In northern upland forest understories, Wiegmann & Waller (2006) observed that increasing species were mainly grasses with abiotic pollination and seed dispersal. Based on this pattern, they identified fire suppression, decline in populations of pollinators, and herbivory by deer as the key drivers of the changes observed. In the case of arable fields, Zanin et al. (1997) successfully used different functional groups (biological life forms, ecophysiological groups and types of dispersal) in the framework of the ecological succession theory, to interpret changes occurring under reduced tillage.

Between 1968 and 1976, arable plant communities were studied in Côte-d'Or, a small region (880 338 ha), north-eastern France, in the continental temperate zone. At that time, 245 arable fields were surveyed. 158 out of the 245

original fields were resurveyed in 2005 and 2006. For both periods, soil analyses and weed flora *relevés* were performed. (1) Based on the available ecological data, we first tested the null hypothesis that vegetation changes were unrelated to environmental changes. We tested whether there was a positive relationship between quantitative (species turnover) and/or qualitative (community trajectory in ordination space) changes in weed vegetation and changes in environmental conditions as measured by soil conditions and crop rotation. (2) In the second part of the study we tried to find the possible underlying rules driving weed community trajectories since 1968. In order to achieve this goal, we first used available species-environment relationship and we searched for gradients associated with temporal changes based on multivariate analysis. However, according to Table 1, several changes in management practices and their indirect consequences on the physical and biological quality of agro-ecosystems were not recorded in our study. Thus, the single use of directly measured data may conduct to miss some important processes. Therefore, we then also used species ecological indicator values and plant traits that could clearly be linked to presumed changes in the agro-ecosystem (Table 1).

Materials and Methods

Data collection

245 fields were sampled between 1968 and 1976 and 158 of them were resampled in 2005 and 2006. In the 1970s, each field was sampled for three years (the first ones from 1968 to 1970, the last ones from 1974 to 1976) to account for the whole crop species of the rotation. Each year, two *relevés* were performed before and after herbicide spraying. Consequently, three to seven vegetation *relevés* are available for the 1970s period. In the 2000s period, all 158 fields were sampled each of the two years. Winter-sown crops were sampled from the end of March to the beginning of April to account for both winter and spring annual weeds while spring- and summer-sown crops were respectively sampled at the beginning of May and June.

We cooperated with the author of the original *relevés*, G. Barralis, during the repeated recording. Thus, we largely eliminated divergence between methods of weed sampling. In both surveys, a surface of approximately 2000 m², at least 20 m from field boundaries, was covered in each field. Surveys were performed by two or more trained persons who walked across the 2000 m² for at least 20 minutes, recording all species observed until no more new species were found. The abundance of each species was estimated adapting Braun Blanquet cover abundance method (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) to arable crop field (Barralis, 1976). It considers the number of indivuals/m², with the following scale intervals: 1: less than 1 individual/m²; 2: 1-2 individuals/m²; 3: 3-20 individuals/m²; 4: 21-50 individuals/m²; 5: more than 50 individuals/m².

We had access to general farming practices and field ecological conditions: each surveyed field was characterized by crop, preceding crop, soil and climatic conditions. Soil samples were taken once in both surveys. We only kept variables that were measured in both periods with the same methology: soil texture according to the proportion of sand, silt and clay, soil pH, soil $CaCO_3$ content and soil CEC (Cation Exchange Capacity). Climatic conditions (annual rainfall and mean temperature) were derived from geographical positions and based on Meteo-France AUREHLY interpolation models (Bénichou & Lebreton, 1987).

All unidentified grasses and dicotyledons (that represented only 0.76% of the total data set) were excluded from the analyses and some taxa were grouped at genus level due to impossible identification at seedling stage: *Valerianella* spp., *Lolium* spp., *Vicia* spp.,

Bromus spp., *Cerastium* spp., *Rubus* spp., *Crepis* spp., *Allium* spp., *Adonis* spp., *Carex* spp., *Sedum* spp., *Verbascum* spp.

Relationship between species turnover and environmental changes

Species turnover between the two periods was computed based on Jaccard dissimilarity index: $D_j = c/(a+b+c)$, with c the number of species present in both periods, a the number of species only present in the 1970s and b the number of species only present in the 2000s. Jaccard dissimilarity index provides an information on the intensity of changes irrespective of species identity. However, we know that generalist weed species have a greater capacity than specialist species to cope with environnemental changes (Fried & Reboud, in review). Significant changes in ecological conditions could lead to a low species turnover in generalist-rich communities while a high turnover may be expected in specialist-rich communities. The length of the trajectory of a site in a multivariate space would better account for differences between generalist and specialist behaviours. This measure give more weight to the loss or invasion of characteristic (specialist) species that have high score on the ordination axes compared to (generalist) species present in all sites, the latter species usually exhibiting low scores on the ordination axes. A second complementary calculation of the intensity of the floristic change in each site was thus achieved in a Principal Component Analysis (PCA) through the distance computed between the position of a site in the 1970s and its position in the 2000s (Hansen & Ramm, 1994).

Environmental changes were quantified based on distances between sites in the ordination space of a multivariate analysis. We used Hill and Smith analysis (1976) which enables to mix qualitative variables (crop, preceding crop, soil texture) and quantitative variables (soil pH, soil CaCO3 content, CEC). Based on these two measures of change, we tested for a relationship between the intensity of vegetation changes and the extent of environmental changes.

Finding ecological rules underlying vegetation changes

At the level of weed community, Ellenberg indicator values (Ellenber et al., 1992) were used to test whether ecological conditions changed between 1968 and 2006. Let r_{ij} be the abundance of species i in sample field j, and x_i the Ellenberg indicator value of species i. The value of an environmental variable can be estimated by a weighted average of all values for those species present in the field:

Weighted average = $\Sigma (r_{ij} * x_i) / \Sigma r_{ij}$ for i= 1 to n.

The distribution of the weighted average for the five Ellenberg indicators analyzed, was then compared between the surveys (Student's T-Test).

Changes in species status were estimated based on the evolution of species frequency of occurence. To limit sampling bias (three to seven *relevés* are avaible for the first period against two for the second period), 1 sample out of the 3 to 7 available was taken 100 times at random for each field of the first period. So that, all the following analysis comparing the 1970s and the 2000s periods were based on the same sampling effort of a single sample. Species frequencies of occurrence for 2005 and 2006 were then compared to the interval defined by the minimal and maximal occurences provided by the 100 resamplings of the 1968-1976 period.

Afetrwards, the underlying ecological rules were tracked using two complementary sources of data. We tested wether increasing, stable and decreasing species could be discriminated: (1) according to their position on agro-ecological gradients computed from the available measured data and (2) according to the values of their response traits or functional traits that could be related to changes in the agro-ecosystems (Table 1).

(1) Canonical correspondence analysis (CCA) was performed to determine the association between species composition and the eight main pieces of environmental information collected. Accidental species occurring only in one field were exluded from the analysis. The data from only 141 samples could be included in this analysis as either full data on explanatory variables were lacking for 14 fields or the number of all plants was zero in 3 samples. In order that CCA analysis might be equilibrated with the same sample size from each of the two periods, we only used two *relevés* from two consecutive years of the 1970s period. The data set used thus consisted of 192 weed species which were collected from 564 *relevés* recorded on 141 fields sampled four times within two consecutive years in the 1970s and within two consecutive years in the 2000s.

In order to clearly identify the weight of each variable and related species, we followed Lososova et al. (2004) approach, testing gross and net effects for each of the eight variables. Gross effects were tested by performing separate CCAs with one explanatory variable at a time. The effect of a particular variable was tested using pCCA which make it possible to analyse a single variable partialling out the effect shared with the other variables. In each case we used Monte-Carlo permutations (199 permutations) to test for significance. To measure the proportion of explained variation, we used the ratio of particular CCA eigenvalues to the eigenvalues of the complete analysis.

To search for possible explanations of species composition shift, we used species status as supplementary information in both CCA and pCCA analyses. We compared the scores of the different categories of species (regressing, stable, and progressing) on the identified axes in the CCA analysis carried out with the eight variables together and on the unique axe of the eight particular pCCAs each corresponding to a different factor. If a factor (a crop or a modification in soil conditions) is responsible for changes in species status, we expect that the position of the species on the correspondant gradient will vary differ according to their status.

(2) The main limit of the preceding method is that the avalaible ecological data (cultural techniques and soil conditions) does not make it possible to encompass all the factors that could presumably have changed in arable fields over the past few decades (see Table 1). So we complement the analysis based on field-measured data with a trait-based approach that relies on the hypothesis of trait-environment relationships (Keddy, 1992, Weiher & Keddy, 1999). We only used response or functional traits for which a change was expected based on their known or supposed relation with one or several management practices (Table 1). Those traits were Ellenberg indicator values for light, soil moisture, soil reaction and soil nitrogen, Raukier's biological types, pollination modes, dispersal mode, season of germination and period of flowering and fruit production. A supplementary response trait was added that could account for the global effect of crop type. This trait was obtained with the IndVal procedure applied to an independent national scale data set (Fried & Reboud, 2007), on the basis of the assignation of each sample to one of seven categories of crop species: 1-winter cereals, 2-oilseed rape, 3-spring cereals, 4-pea, 5-sugarbeet, 6-maize and 7-sunflower. The crop type response trait could take eight values: one of the seven crop types or species could be indifferent to all crop type.

Ellenberg indicator values were compared between increasing, stable and decreasing species (One-way ANOVA). We also tested whether plant attributes were distributed randomly according to species status (Fisher's exact test).

Results

Relationships between species turnover and environmental changes

On field scale the average species turnover was 79.17%. Although on the verge of significance, there was no relationship between the intensity of species turnover and the extent of environmental changes (Pearson's r=0.149, P=0.066, Spearman's rs=0.153, p=0.056, Kendall's Tau=0.103, p=0.058). In contrast, the relationship between the length of weed communities' trajectory in PCA multivariate space and the extent of environmental changes was significant (Pearson's r=0.250, P=0.002, Spearman's rs=0.177, p=0.028, Kendall's Tau=0.119, p=0.029). (Fig. 1).

Changes in ecological conditions

Table 2 showed that changes in crop type proportion between 1968 and 2006 were characterized by a reduction of spring barley and spring oats in favour of winter barley and oilseed rape (Fisher's exact test, *P<0.001*). Two out all five Ellenberg indicators showed significantly different mean value per sample between the two surveys (Table 3). The mean value per *relevé* for light (P=0.74), temperature (P=0.44) and soil reaction (P=0.40) was not different between the two periods. The mean nitrogen and soil moisture values per sample significantly increased from 4.95 to 5.34 (Student's T-Test, p<0.001) and from 3.49 to 3.66 (P<0.001) respectively.

Changes in species status

The wide majority of arable weed species have decreased in frequencies and only few of them are stable or in progression. 67 species present in the 1970s were not found in the 2000s (i.e. about 31% of total species pool), 47 species have decreased (21%), 61 are stable (27%), while only 13 species (6%) were increasing. Besides, 34 species (15%) of the current weed were not present as arable weed in the 1970s (For full detail, see Fried et al., in press).

Position of species on environmental gradients according to their status

Our first CCA performed on the whole data set revealed a large difference between the weeds found in spring-sown and autumn-sown crops, whatever the period considered. Although we expected such a difference which has been widely reported as the main differences in weed communities both in early phytosociological works (Braun-Blanquet et al., 1936) and in more recent weed researches (Hallgren et al., 1999), we did not initially expected it to overwhelm the detection of patterns related to weed flora evolution between 1970s and 2000s. Following Hallgren et al. (1999), we decided to separate the analyses separately on winter crop samples and spring crop samples, concentrating in this article on the following winter crops: winter wheat, winter barley and oilseed rape, which represented 80% of the dataset.

Fig. 3 shows the variations detected in weed species composition as detected by CCA. The species-environment correlations with the first, second, and third axis were 0.63, 0.50, 0.58 respectively. The first three axes accounted for 48 % of the variance. The Monte Carlo permutation test indicated that the weed community was significantly related to environmental and management variables (p<0.01). The first ordination axis captured 21% of the variation in the species composition and was related to a pH gradient, opposing weed flora of acidic soils (*Ranunculus sardous*, *Matricaria recutita*, *Juncus bufonius*) to that of basic soils (*Chaenorrhinum minus, Euphorbia exigua*). The second ordination axis is related to crop species and accounted for 17 % of the variation. It clearly opposed oilseed rape flora (*Camelina microcarpa*, *Sisymbrium officinale*, *Geranium molle*, *Senecio vulgaris*, *Capsella bursa-pastoris*,

Geranium dissectum) to winter wheat flora (*Anagallis arvensis*, *Kicksia spuria*, *Poa trivialis*, *Ranunculus arvensis*, *Stachys annua*). The third axis explained 11% supplementary variations associated with soil texture – CEC gradient. The amount of variation in species data explained by net effects of particular variables (Table 2) was highest for crop and decreased through soil texture, CEC, total rainfall and soil pH.

Increasing species are not randomly distributed in CCA ordination space. Figure 2 and 3 showed that species in progression were clearly associated with the crop species gradient with positive scores on the first and second axes. Species score on individuals pCCA axes significantly differed according to species status for crop species ($F=16.76$; $P<0.001$) and soil texture ($F=8.42$; $P<0.001$). Increasing species are significantly more linked to oilseed rape crops and to heavy clay soils compared to stable and decreasing species (One-Way ANOVAs). However, decreasing and stable species could not have been linked to any of the measured factors.

Species biological and ecological traits associated with increasing and decreasing status for species

When comparing the distribution of species attributes according to species status, only four out of the six traits differed: pollination mode, germination period, flowering period and crop type. Insect-pollinated species contained significantly more decreasing species while stable and increasing species were more often either wind- or self-pollinated species (Fisher's exact test, $P=0.005$). Spring-germinating species were in excess in the decreasing category while increasing species were significantly more winter-germinating and summer-germinating species (Fisher's exact test, $P=0.008$). Species able to flower all year round were in excess in the stable category (Fisher's exact test, $P=0.004$). Fisher's exact test between species status and species specialisation to one of the seven most widespread crops in France showed that there was a significant excess of oilseed rape specialist species among the increasing species, while decreasing species were in excess among spring cereals specialists. Other crop species did not show any trend (Table 2, Fisher's exact test, $P<0.001$).

When comparing the range of Ellenberg values according to species status, only two out of the five analyzed indicator values, nitrogen and soil moisture indices differed significantly between species of different status (One-way ANOVA, $p<0.001$). Increasing species were species adapted to fertile soils compared to stable and decreasing species.

Discussion

Species turnover, communities' trajectory and environmental changes

Correlations between floristic and environmental changes showed that the length of communities' trajectory (measured in multivariate space) rather than the species turnover (as expressed by Jaccard dissimilarity index) was linked to changes in ecological conditions.

The discrepancy between these two measures of floristic changes might be explained by a different ability to catch the contrasting behaviours between generalist and specialist species. Generalist weed species occur in a wide range of agro-ecological conditions and would therefore be less sensitive to environmental changes (Fried & Reboud, in review). So, on the one hand, important changes in cultivation methods or in soil conditions could result in a low turnover among generalist species. On the other hand, a high turnover among generalist species could take place even if few environmental changes have occurred, simply as a result of stochastic processes. That could explain why on Fig. 1a, species turnover could be high even when environmental changes were low. Such

generalist species have less weight in the trajectory of the community because their position is rather in the centre of the multivariate plot. Indeed, Fig. 1b showed that weed community trajectory was always short in the case of low environmental changes. Conversely, the addition or the extinction of one or more specialist species that are associated with more particular conditions is expected to be more closely related to environmental changes. The short trajectory of weed community under high rates of environmental changes could be interpreted as communities harbouring a high ratio of generalist species.

This result would suggest i) that important changes in crop type or soil conditions does not necessarily result in the replacement of many weed species, as it could depend on the generalist/specialist ratio of the initial communities, ii) that ecological characteristic species however responded by changes whose intensity is proportional to the severity of agro-ecological changes so iii) that the direction of floristic changes could be related to the nature of environmental changes.

Thus, the use of response traits would make it possible to highlight what environmental changes have had the greatest impact on weed communities. Based on the relative discriminating power of the contrasting trait between increasing and decreasing species, our study would indicate that two major factors, increased cultivation of oilseed rape and increased fertilization have driven arable weed vegetation change over the past 30-years in Côte-d'Or. In contrast, systematic liming or drainage would conduct to no sufficient effect to be detectable at this regional scale. There was also no evidence for a global trend attached to minimum- or no-tillage systems whose increased adoption by farmers was expected to favour perennial and wind-disseminated species (see for example Zanin et al., 1997).

Increased cultivation of oilseed rape

The index of weed specialization to crop species showed that there is an excess of oilseed rape specialist species among the "winner" species and an excess of spring cereals specialist species among the "loser" species (Table 5). The non-random position of species of different status on pCCA axes also showed that increasing species were attached to oilseed rape crops (Fig. 2 & 3). So, several pieces of evidence from both multivariate analysis and species degree of specialization to crop type showed that oilseed rape concentrated the majority of increasing species, which is not the case for any of other seven major present crops in the study.

Over the past thirty years, oilseed rape surfaces have increased five fold in France, from 281 731 ha in 1975 to 1 344 459 ha in 1999 (Agreste, 2007). Over the 1968-1976 period, oilseed rape was cropped in 35 fields (21.6%) out of 158 surveyed fields. It used to be cropped in rotation just before winter wheat and after spring barley (in 21 fields), in various other rotation types including cereals (in 5 fields), and more rarely just before spring crops: sugarbeet, maize or sunflower (in only 3 fields). This crop species is currently cultivated on 64 fields (40.12%). Over the past thirty years, oilseed rape has been introduced in 30 fields. It still follows a spring cereal, in only 5 fields, while it is now mainly cultivated after a winter cereals in 60 fields, the main rotation being oilseed rape-winter wheat-winter barley on at least 55 fields.

This study showed that a change in the relative proportion of different crop types could have a major impact on weed flora. The global effect of crop type may however hide several underlying practices or ecological conditions: a particular life cycle (sowing date, harvest date), a particular sowing-density and ground cover and a defined spectrum of herbicides. Correspondence between weed and crop life-cycle is of primary

importance, as shown by the concomitant decline of spring-germinating and the reduced surface sowed with spring cereals and by the excess of increasing species among winter-germinating species associated with the increase of oilseed rape (and winter barley). Herbicide spectrum and weed-related tolerance may also be a major component of crop type global effect. Many of the increasing species (*Geranium* spp., *Scandix pectin-veneris*, *Sisymbrium offinale*) were also poorly controlled by available herbicide in oilseed rape. In the framework of trait-based approach, further research could precise not only germination timing and traits related to herbicide tolerance but also traits linked to competition ability with the crop which may also account for crop-weed species linkage.

Increased amount of N-supply

According to Ellenberg indicator values, the effect of increasing nitrogen availability has also promoted important vegetation changes. Between 1950 and 1972, the amount of fertilizer used in France has increased six-fold from 250 000 tons to 1 500 000 tons, and reached about 2 600 000 tons in the 1990s (Agreste, 2001). If the N-supplies have levelled off since then, there is still about 19% of nitrogen in excess in the soils relative to the crop needs (Agreste, 2003).

Pysek & Leps (1991) showed that both dose and nature of N-supply have an effect on weed species composition. The decrease in some species with increasing nitrogen availability could be due to intolerance to high nutrients levels or because they may be suppressed by other weed or crop species which better respond to N-supply, developing high competitive ability (Liebman, 1989). Indirect effect of increased nutrient supply includes changes in light quantity and quality caused by the increasing density of the crop (Haas & Streibig, 1982, Pysek & Leps, 1991). Species possessing shade physiological tolerance (*C. album*, *Viola arvensis* or *Stellaria media*), species able to climb up to more favourable light conditions (*Galium aparine*, *Fallopia convolvulus*) or erect weed species similar in height to the crop (*Apera spica-venti*, *Avena fatua* or *Matricaria recutita*) would be favoured. However, according to Ellenberg's light indicator value, there was no evidence for such indirect mechanism in long-term vegetation changes. The most significant effect would be the ability to compete in an environment with high-nutrient ressource. Decreasing (*Teucrium botrys*, *Legousia speculum-veneris*) or extinct species (*Saxifraga tridactylites*, *Lactuca perennis*, *Nigella arvensis*) have low nitrogen requirements compared to stable (*Poa annua*, *Taraxacum officinale*), increasing (*Rumex obtusifolia*, *Senecio vulgaris*) or new species (*Cirsium vulgare*) which harboured the highest values.

Along with the specific conditions of agricultural intensification, eutrophication may stem from several causes, ranging from industrial activity to changes in water management. Analysing trends in vegetation changes from atlas data sets, Tamis et al. (2005) concluded that the most important change for the Netherlands in the 20th century was the increased presence of plant species preferring nutrient-rich conditions. Today, it is generally recognised that eutrophication is one of the major causes of changes in biodiversity in developed temperate countries (Matson et al., 2002 ; Smart et al., 2003).

Other trends observed

A remarkable pattern highlighted in this study was the decline in insect-pollinated species while self- and wind-pollinated species remained stable. In a recent study, Gabriel & Tscharntke (2007) observed patterns that suggest feedbacks between plant and pollinator diversity in arable fields. They hypothesised that insect pollinated plants could benefit from organic farming through an increase in both diversity and density of pollinators, or

rather, that in conventional fields insect pollinated plants are disadvantaged due to the lack of pollinators. The decline in both insect pollinators (Allen-Wardell et al., 1998) and arable weed pollinated plants, as shown in this study, may be interdependent and may cause further shifts in the structure of weed community.

Conclusion

The comparison of paired samples with both floristic and ecological data over a 30-year interval showed that a positive relationship exists between the intensity of environmental changes and the length of vegetation trajectory. As the most generalist species unsensitive to ecological gradients may weaken this relationship, there are good reasons for focusing only on specialist indicator species.

Irrespective of the identity of decreasing and increasing weed species, this study showed that traits response (to crop or to soil conditions) could be successfully used to highlight the major process driving vegetation change. In this study, major shifts in arable weed vegetation that could be identified were principally the result of i) changing crop rotations with increasing surface devoted to oilseed rape in replacement of spring cereals, and ii) increased amount of N-fertilisation since the 1970s. In both cases, human would be directly responsible for these changes. These processes deriving from agricultural intensification policy could be modified and even reversed.

References

Agreste, 2001. Fertilisation azotée minérale : assagissement à la fin des années 80. Agreste Cahiers, 2 : 3-10.

Agreste, 2003. Des nitrates agricoles à l'Ouest et dans les plaines céréalières. Agreste Primeurs, 123 : 1-4.

Agreste,http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/ Available in 2007.

Albrecht, H., 1995. Changes in the arable weed flora of Germany during the last five decades. In: Proceedings 1995 *9th EWRS Symposium Budapest, Hungary,* 41-48.

Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P., Walker, S., 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. Conservation Biology 12, 8–17.

Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. Journal of Applied Ecology 33, 619-626.

Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: Proceedings 1976 *Vème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes* Dijon, France, 59-68.

Benichou, P., Lebreton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographiedes champs pluviométriques statistiques. La météorologie 7, 23–34.

Booth, B.D., Swanton, C.J., 2002. Assembly theory applied to weed communities. Weed Science 50, 2-13.

Braun-Blanquet , J., Gajewski, W., Wraber, M., Walas, J., 1936. *Prodrome des groupements végétaux. 3. Classe des Rudereto-Secalinetales.* Centre National de Recherche Scientifique, Montpellier, France.

Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Rühling, Å., Tyler, G., 1997. Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land

use. Journal of Vegetation Science 8, 329–336.

Chancellor, R.J., Froud-Williams, R.J., 1984. A second weed survey of cereal weeds in central southern England. Weed Research 24, 29-36.

Derksen, D.A., Lafond, G.P., Thomas, A.G., Loeppky, H.A., Swanton, C.J., 1993. Impact of Agronomic Practices on Weed Communities: Tillage Systems. Weed Science 41, 409-417.

Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In: Weiher, E. and Keddy, P. A. (eds) 1999. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge Univ.Press, pp.338-362.

Diekmann, M., Dupré, C., 1997. Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. Journal of Vegetation Science 8, 855–864.

Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. Basic and Applied Ecology 4, 493–506.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Dull, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18, 1-248.

Fried, G., Reboud, X., 2007. Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. OCL 14, 130-138.

Froud-Williams, R.J., Chancellor, R.J., and Drennan, D.S.H., 1983. Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable cropping systems. Journal of Aplied Ecology 20, 199-208.

Gabriel, D., Tscharntke, T., 2007. Insect pollinated plants benefit from organic farming. Agriculture, Ecosystems and Environment 118, 43–48

Haas, H., & Streibig, J.C., 1982. Changing Patterns of Weed Distribution as a Result of Herbicide Use And Other Agronomic Factors. In : Herbicide resistance in Plants : 57-79.

Hallgren, E., Palmer, M.W., Milberg, P., 1999. Data diving with cross-validation: an investigation of broad-scale gradients in Swedish weed communities. Journal of Ecology 87, 1037-1051.

Hansen, M.J., Ramm, C.W., 1994. Persistence and stability of fish community structure in a southwest New York stream. American Midland Naturalist 132, 52-67.

Hill, M.O., Smith, A.J.E., 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. Taxon 25, 249-55.

Hyvönen, T., Ketoja, E., Salonen, J., 2003. Changes in the abundance of weeds in spring cereal fields in Finland. Weed Research. 43, 348-356.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3, 157-164.

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.

Liebman, M., 1989. Effects of nitrogen fertilizer, irrigation, and crop genotype on canopy relations and yields on an intercrop/weed mixture. Field Crops Research 22, 83–100.

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.

Matson, P.A., Lohse, K., Hall., S., 2002. The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. Ambio 31, 113-119.

Moss, S.R., Storkey, J., Cussans, J.W., Perryman, S., Hewitt, M.V., 2004. The Broadbalk long-term experiment at Rothamsted: what has it told us about weeds? Weed Science 52, 864-873.

Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. *Aims and Methods in Vegetation Ecology*. Wiley and Sons, New York, United State of America.

Murphy, C.E., Lemerle, D., 2006. Continuous cropping systems and weed selection. Euphytica 148, 61–73.

Pysek, P., Leps, J., 1991. Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. Journal of Vegetation Science 2, 237-244.

Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology 39, 157-176.

Ruthsatz, B., 1998. Sukzessionsveränderungen im Seggenriedgürtel um ein vermoortes Maar der Vulkaneifel (NSG Mürmes) und ihre möglichen Ursachen. Tuexenia 18, 237–259.

Smart, S.M. Robertson, J.C., Shield, E.J., van de Poll, H.M. 2003. Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. Global Change Biology 9, 1763–1774.

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.

Tamis, W.L.M., van't Zelfde M., van der Meijden, R., Groen, C.L.G., Udo de Haes, H.A., 2005. Ecological interpretation of changes in the dutch flora in the 20th century. Biological Conservation 125, 211–224.

ter Braak, C.J.F., Wiertz, J., 1994. On the statistical analysis of vegetation change: a wetland affected by water extraction and soil acidification. Journal of Vegetation Science 5, 361–372.

Tòth, Á., Benécs, G.B., Balzás, G., 1997. Changes in field weeds in Hungary during the last 46 years. In: *Proceedings 1997 Brighton Crop Protection Conference - Weeds, Brighton, UK,* 249-254.

Tòth, Á., Benécs-Bárdi, G., Balzás, G., 1999. Hungarian national weed surveys 1950-1992. In: *Proceedings 1999 Brighton Conference - Weeds, Brighton, UK,* 805-810.

Weiher, E. and Keddy, P. A., 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In: Weiher, E. and Keddy, P. A. (eds) 1999. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge Univ.Press, pp.338-362.

Wiegmann, S.M., Waller, D.M. 2006. Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species. Biological Conservation 129, 109-

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.

Table 1. Traits potentially favoured by management practices or changes in the agro-ecosystem

Management practices or changes in the agro-ecosystem	Response or functional traits	Expectation
Tillage regime	Raunkier's life forms Dispersal mode	Reduced tillage favours perennials and wind-disseminated species (Deksen et al., 1993 ; Zanin et al., 1997)
NPK-supply	Ellenberg-N	Increase N-supply would favour nitrophilous (competitive) species and eliminate specialist species of poor environments (Haas & Streibig, 1982)
Liming	Ellenberg-R	Systematic liming would eliminate acidophilous species (Haas & Streibig, 1982; Murphy & Lemerle, 2006)
Drainage	Ellenberg-F	Systematic drainage would eliminate weed species adapted to temporary wet-fields
Change in the proportion of crop type in the rotation	Season of germination Season of flowering and fruit production	Change in crop rotation would favour species whose life cycle is close to those of the crop types
Decline of animal diversity in farmland	Pollination mode Dispersal mode	Relative decline of animal-pollinated or –dispersed species in favour of self- or wind-pollinated and -dispersed species (Gabriel & Tscharntke, 2007)

Table 2. Number of *relevés* carried out in the 1970s and in the 2000s in each crop type with their respective proportion for the two periods.

	1970		2000		Total
Crop	**Relevés**	**%**	**Relevés**	**%**	
Spring oat	29	3.8	1	0.3	30
Sugar beet	19	2.5	9	2.9	28
Winter wheat	281	37.2	101	32.1	382
Spring wheat	13	1.7	1	0.3	14
Oilseed rape	54	7.2	64	20.3	118
Forages[1]	15	2.0	12	3.8	27
Maize	40	5.3	8	2.5	48
Winter barley	47	6.2	66	21.0	113
Spring barley	230	30.5	36	11.4	266
Spring pea	0	0	6	1.9	6
Sunflower	21	2.8	4	1.3	25
Other[2]	6	0.8	7	2.2	13
Total	755	100	315	100	1070
Fiher's exact test, $P<0.001$					

[1] Forages: Forage crops: Lucerne, Ray-grass, Red-Clover and set-aside
[2] Others: Broad Bean, Mustard, Onion, Potatoes, Winter rye, Soyabean

Table 3: Percentage variation in species data attributed to the effects of explanatory variables, as calculated by (partial) CCA. We applied Bonferroni correction to account for eight multiple comparisons using a stricter threshold of 0.05/8 = 0.00625.

Variables	Ratio of eigenvalues		Monte-Carlo Permutation Test	P-values in One-Way Anova
	Gross effects	Net Effects		
Crop	0.09693	0.06176	P<0.001	$2.661.10^{-7}$
Preceding crop	0.07661	0.06010	P<0.001	0.0253
Soil texture	0.07476	0.06001	P<0.001	0.0003
CEC	0.08136	0.05287	P<0.001	0.0924
Soil pH	0.10024	0.04325	P<0.001	0.0123
Total rainfall	0.07737	0.04671	P<0.001	0.2144
CaCO3	0.04727	0.03380	P<0.001	0.0891
Temperature	0.05552	0.03557	P<0.001	0.0690
All explanatory variables	0.15504		P<0.001	

Table 4: Changes in ecological conditions according to Ellenberg's indicators values

Ellenberg indicators	Mean values per samples			Mean values according to species status			
	1970s	2000s	Student-T Test	Increasing	Stable	Decreasing	One-way ANOVA
Light	6.574	6.567	P=0.736	7.244	7.000	7.010	P=0.384
Temperature	5.726	5.746	P=0.440	6.229	6.082	6.086	P=0.544
Soil moisture	4.576	4.760	P=6.730 E-10	5.133[a]	4.759[b]	4.350[b]	P=0.002
Soil reaction	6.752	6.710	P=0.401	6.807	6.487	7.206	P=0.183
Nitrogen	5.833	6.162	P=1.523 E-16	6.114[a]	5.574[b]	4.979[b]	P=0.004

Table 5: Contingency table between species status and species specialization to crop type taken from Fried & Reboud (2007).

	Oilseed Rape	**Winter cereals**	**Spring cereals**	**Pea**	**Sugarbeet**	**Sunflower**	**Maize**	**Total**
Decreasing	5	9	11	2	5	15	11	58
Stable	7	10	3	1	4	14	3	42
Increasing	12	0	1	2	2	4	7	28
Total	24	19	15	5	11	33	21	128
Fisher's exact test, p=0.0013								

Table 6. Differences in species traits attributes between increasing, stable and decreasing species. Attributes in bold type are those whose proportion significantly differed among increasing, stable or decreasing species.

Traits	Fisher's exact test according to species status	Attributes
Size	P=0.351	2-15 cm ; 5-30 cm; 20-60 cm ; 30-100 cm ; <100 cm
Raunkier's life forms	P=0.145	Therophyts; Geophyts ;Hemicryptophyts
Pollination mode	P=0.005	**Autogamous (=)**; **Anemogamous (=)**; **Entomogamous (-)** Opportunist
Seed dispersal	P=0.054	No mechanisms ; Wind-dispersed ; Endozoochore ; Epizoochore ; Myrmecochore
Season of germination	P=0.008	**Winter (+)**; Winter or spring ; **Spring (-)**; **Summer (+)**; Plastic
Flowering period	P=0.004	**None (=)** ; Early spring ; Spring to autumn ; Spring to summer ; Late spring to late summer ; Late summer to fall

Figure 1. Relationships between the extent of environmental changes and (a) weed species turnover based on Jaccard dissimilarity index (n=141 ; Pearson's r=0.149, P=0.066; Spearman's rs=0.153, p=0.056; Kendall's Tau=0.103, p=0.058) or (b) weed community trajectories based on distances between sites in PCA ordination (n=141 ; Pearson's r=0.250, P=0.002; Spearman's rs=0.177, p=0.028; Kendall's Tau=0.119, p=0.029).

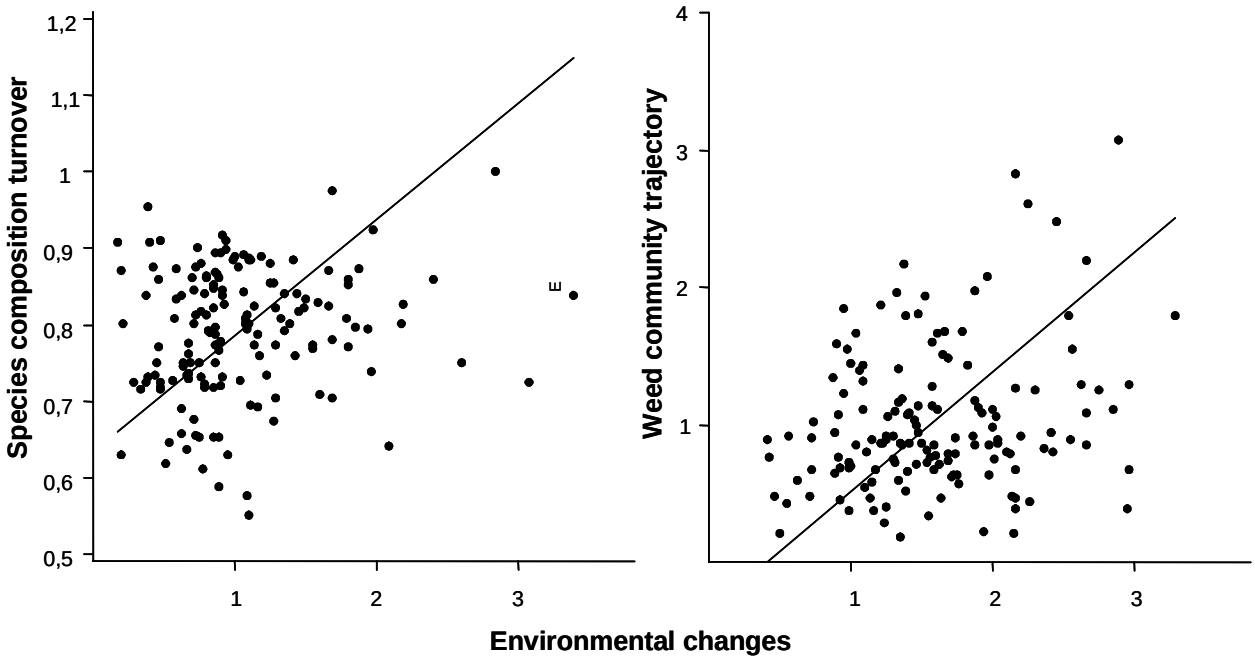


Figure 2. Canonical correspondence analysis (CCA) diagram. Species codes refer to Bayer Codes (Bayer, 1992). Species in bold character followed by the ↗ are species increasing in frequencies. Species with low weight are not shown. Abbreviations of soil texture: A=clay, A-Li=clay loam, L-A=silt loam, L-Li-A=; L=silt; L-Li= loam; LS-S = sandy loam and sand. Underlined name of crop correspond to preceding crop;

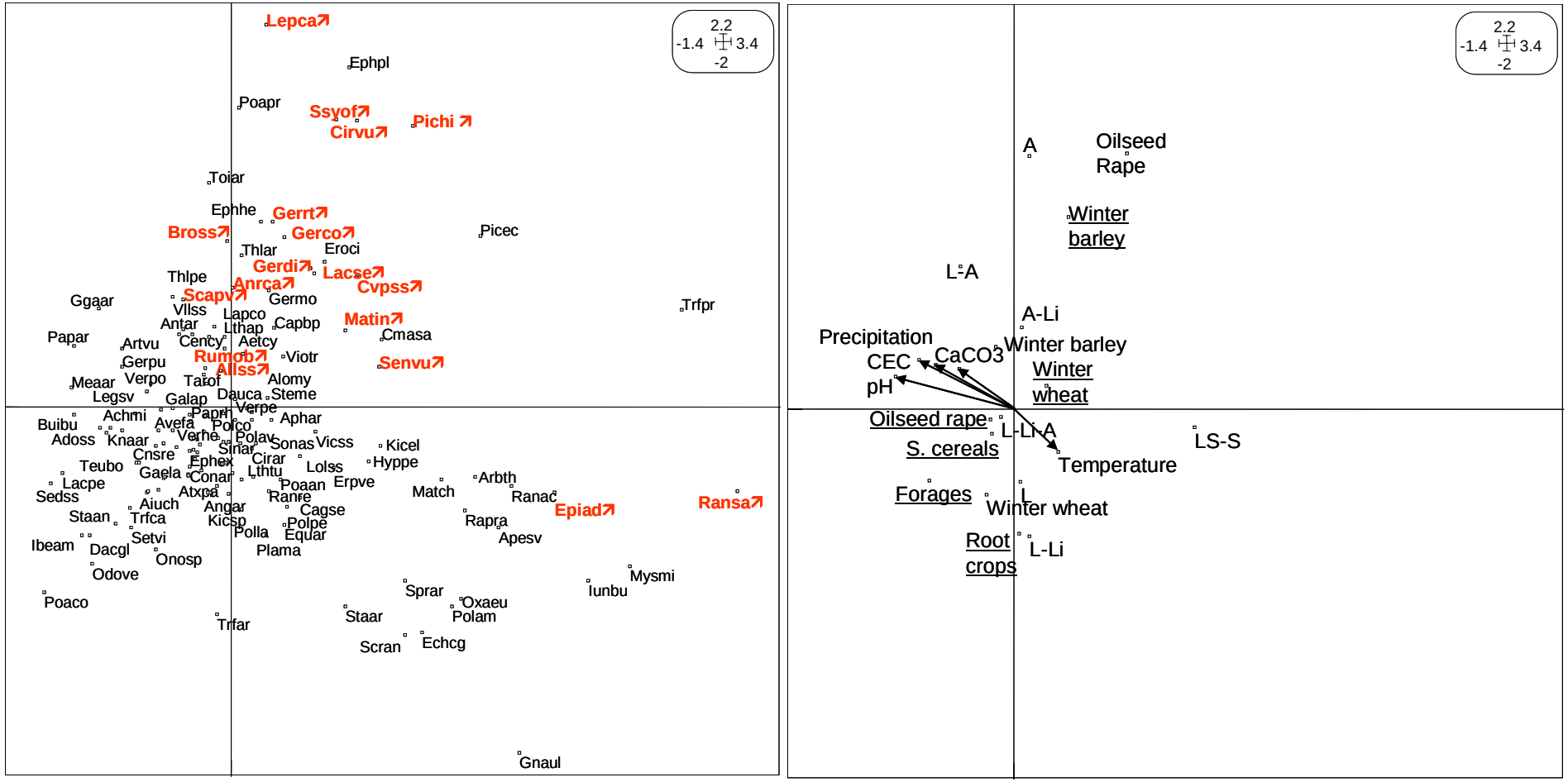
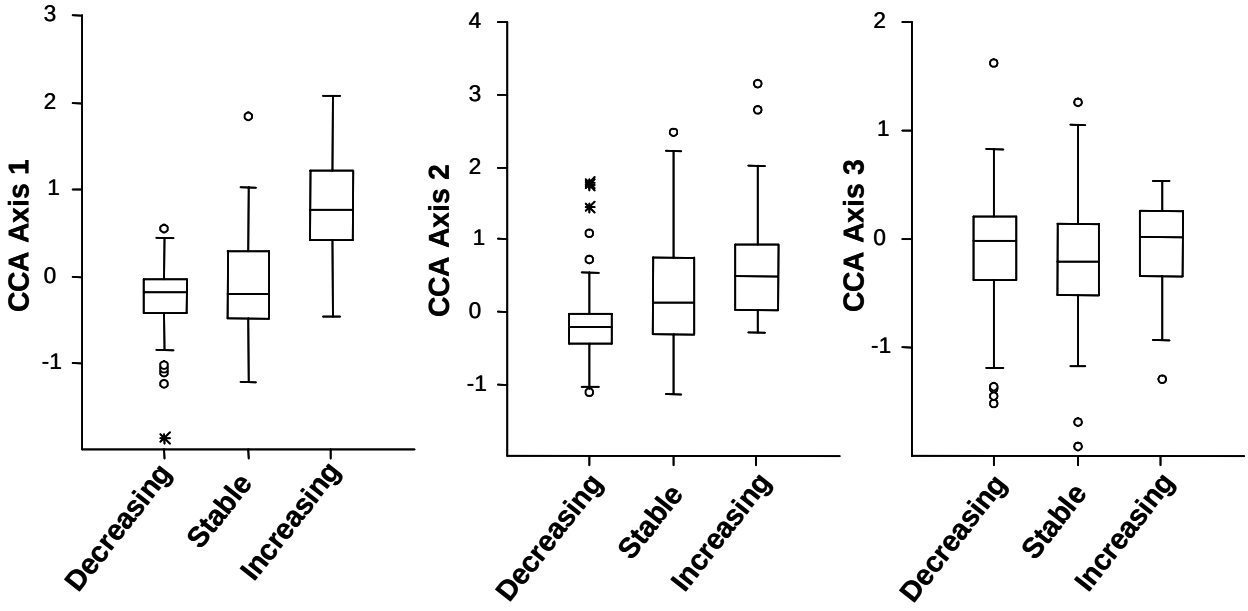


Figure 3: (1) Regressing (2) stable and (3) increasing species scores on CCA axes a) 1, b) 2 and c) 3. Increasing species have significantly higher scores on axes 1 and 2 (One-way ANOVA, $p<0.001$).



Article IX :

Fried G., Reboud X.

Arable weed classification along a specialist/generalist index highlights changes in agricultural land.

Oecologia. Soumis. (ref : OEC-KG-2007-0828).

Arable weed classification along a specialist/generalist index highlights changes in agricultural land

For Review

Journal:	*Oecologia*
Manuscript ID:	draft
Manuscript Type:	original research paper
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Fried, Guillaume; INRA, 'Biologie & Gestion des Adventices' Reboud, Xavier; INRA, 'Biologie & Gestion des Adventices'
Keywords:	Habitat heterogeneity , Niche breadth , Agricultural ecosystem

Arable weed classification along a specialist/generalist index highlights changes in agricultural land

Guillaume Fried and Xavier Reboud*

Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France.

* Corresponding author; *E-mail* reboud@dijon.inra.fr; *Tel*: +33 3 80 69 30 39; *Fax*: + 33 3 80 69 32 22;

For Peer Review

Abstract (267 words) Despite its importance in ecology, the distinction between generalist and specialist species is often based on non-quantitative, presumably self-evident differences, or on a single dimension of the environment. In our study, we used six different methods developed to quantitatively measure species ecological breadth on multiple axes of their niches. 152 weed species were sorted from the most generalist to the most specialist species. The six indices used to measure species habitat amplitude were all correlated and were also positively correlated with species frequencies. As we demonstrate that the indices are insensitive to artificial rarefaction of the species in the data set, this result strongly supports the hypothesis that species with the broadest environmental tolerance are also the most frequent ones. Still, two indices out of six were not correlated with the width of species geographical range. Using our specialist/generalist index, we show that the specialist/generalist ratio in a community is strongly governed by the degree of temporal habitat heterogeneity. When maize is cultivated in rotation with winter wheat, the resulting weed assemblage contains more generalist weed species than when maize is cropped as a monoculture. Furthermore, the application of our specialist/generalist index to a regional 30-year weed survey data set gives support to the hypothesis that continual changes generate a general increase in the proportion of generalist species in weed communities. More precisely, we observed that species decline is more pronounced among specialist species. This work would be the first to distinguish and illustrate the selection of generalist species under both short-term (rotation) and long-term (a few decades of agricultural changes) habitat heterogeneity at the community level.

Keywords Habitat heterogeneity - Niche breadth - Homogenization - Agricultural ecosystem - Crop rotation

For Peer Review

Introduction

While to early ecologists the concept of specialist or generalist species would simply refer to niche breadth and affect the probability that two species compete because their respective needs overlap (Colwell and Futuyma 1971, Petraitis 1979, Smith 1982), several theoretical studies have also tried to evaluate the evolutionary consequence or origin of the varying ability of a species to grow under more or less restricted biotic and abiotic conditions. The distinction between 'generalist' and 'specialist' has been a key concept in the evolution of phenotypic plasticity with habitat heterogeneity (Levins 1968, Sultan 1987, Crick and Grime 1987, Macdonald et al. 1988, Bradshaw and Harwick 1989, Reboud and Bell 1997). The divergence between specialist and generalist species has even been regarded as of evolutionary significance since generalist species may specialize more often than the reverse (Whitlock 1996), and over a long period of time, specialization would increase the probability of extinction (Fischer and Stöcklin 1997) either because specialist species have smaller initial population sizes (Munday 2004) or because they could suffer from deleterious effects of population isolation (Ellstrand and Elam 1993).

Along with these fundamental developments, field studies show that the distinction between generalist and specialist species might be of practical significance. Several local studies on carabid (Kotze and O'Hara 2003), butterfly (Zschokke et al. 2000), or plant species (Devineau 2005) show that human-induced disturbances have conducted to a process of disappearance which is more pronounced among specialist populations or species than among generalist populations or species. In conservation biology, the distinction between generalist and specialist species is regarded as a criterion to focus on the most endangered species (Kitahara and Fujii 2005) or on the most characteristic species of a community (Alard and Poudevigne 1999).

For Peer Review

Finally, both the extinction of specialist species and the dramatic acceleration of colonization by worldwide generalist invasive species are currently driving to a 'biotic homogenization' process which could characterize the next mass extinction (McKinney and Lockwood 1999, Olden and Rooney 2006). Several studies of fish (Scott and Helfman 2001), bird (DeVictor et al. 2007) or plant assemblages (Smart et al. 2006) have now produced convincing evidences for such a general 'biotic homogenization' trend by which the genetic, taxonomic or functional similarities of regional biotas tend to increase over time. So, beyond the classical description of diversity or community composition turnover over time or space (see Olden and Rooney 2006), distinction between the respective status of generalist and specialist species could give insights into general processes of community evolution.

Most often, there is no objective basis for the distinction between generalist and specialist species in spite of the importance of this distinction in both fundamental and applied ecology. This could be partly due to the difficulties in measuring species niche breadth. If we refer to Hutchinson's formalization of the niche as an 'n-dimensional hypervolume whose axes are critical physical and environmental factors determining the existence of species' (1957), it is obvious that the multi-dimensional nature of niches logically means that they can never be fully quantified (Colwell and Futuyma 1971). Multivariate analyses have however opened new horizons in how niche breadth could be quantified. There is now a long tradition of papers that have discussed the validity of niche parameter measurements in multivariate space (Dueser and Shugart 1979, 1982, Carnes and Slade 1982, Van Horne and Ford 1982, Seagle and McCracken 1986, Burgman 1989, Shenbrot et al. 1991, Gregory and Gaston 2000). More recently, new ordination techniques have been specifically created to measure niche breadth and/or niche position (Thioulouse and Chessel 1992, Dolédec et al. 2000). Nevertheless, the scientific approaches to distinguishing generalist from specialist species remain often based on surprisingly muddled or limited demonstrations: i) it is based on non-

For Peer Review

quantitative, presumably self-evident differences (as shown by Sultan et al. 1998), ii) it refers to only one or two environmental parameters of the niche, such as insect diet breadth (Goulson et al. 2004, Kitahara and Fujii 2005), iii) it hypothesizes some direct proportionality with geographical distribution range (Scott 2006), or iv) it relies upon some expert knowledge and naturalist literature (Krauss 2003). It seems strange that only few studies referring to the generalist/specialist species concept have actually tried to generalize the assessment of species ecological niche breadth over more than one environmental factor. More particularly, we know very few studies that have used both large macro-ecological species-sample-environment data set and the multivariate analysis cited above to measure species habitat amplitude over multiple axes of the niche, in order to place species on a generalist/specialist continuum (but see references in Table 1). Under the assumption that the bias exerted by the competition of another species is only an exception, a generalist species would cover a large hypervolume of the n-dimensional ordination space of the multivariate analysis, while a specialist species would be confined in a restricted area of that same ordination space (see examples on Fig. 1).

The objective of this study is to improve our vision on changes in weed species composition due to environmental heterogeneity by taking into account the evolution of the generalist/specialist ratio of the community. More particularly, we wanted to test the hypothesis of Bowers and Harris (1994) that “under a constant environment or slow environmental change, interspecific competition involves local processes that favor the specialist species at the expense of the generalist species, while under moderate to high rates of environmental change, local population dynamics increasingly favor high immigration rates of the generalist over the local competitive ability of the specialist”.

We examined the existence of this ecological trend through two examples taken from arable field ecosystem. (1) Crop rotation versus crop monoculture offers two contrasted

For Peer Review

examples of habitats subjected to high and slight inter-annual variations respectively. (2) Over a long-term period, the recurrent changes that have occurred in cultivation techniques since the 1970s makes it possible to test the tendency for communities to become increasingly dominated by generalist species under continuous environmental changes. In order to measure the species niche breadth of arable weeds, we used a large data set recorded from nearly 700 arable fields with both weed flora samples and descriptors of the local environment. The sampling was representative of the diversity of cultural techniques and environmental conditions occurring in annual crop fields of metropolitan France. In some studies, a rough measure of niche breadth is given by the range of habitats utilized by a species (Thompson et al. 1998, Julliard et al. 2006). Here we only focus on one habitat (arable fields), measuring more precisely the range of conditions weed species could occupy inside that particular habitat. Doing so, we are aware that we only distinguish generalist weed from specialist weed independently from knowing the range of other habitats utilized by these species.

As there is currently no consensus over the method to be chosen to measure species niche breadth, we classified arable weed species with six different methods. They are all adapted to large data sets and are specifically devoted to measure either 'habitat amplitude' (Shenbrot et al. 1991, Thioulouse and Chessel 1992, Doledec et al. 2000), the diversity in samples or symmetrically in species (Rao 1982, 1986), or developed as part of larger procedures relating species fidelity to habitat description (Brisse et al. 1995, Dufrêne and Legendre 1997). Beyond the statistical comparison of these different methods, our aim is above all to rely upon their potential complementarities to partition generalist from specialist species irrespective of the method used to build this classification.

Materials and Methods

For Peer Review

Data collection

The indices as described below were all computed from floristic and environmental data coming from the 'Biovigilance – Flore' framework, a French weed survey which has been underway since 2002 and is devoted to measure the impact of agricultural innovations introduced into the cropping systems or land management (Delos et al. 2006). Between 2002 and 2004, 694 field records described the entire list of observed species over a 2000 m^2 surface at least 20 m away from field borders. The cover abundance of each species was estimated adapting Braun-Blanquet cover abundance method (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974) to arable crop fields (Barralis 1976). It takes into account the number of individuals per m², with the following scale intervals: +: found once in the 2000m² area; 1: less than 1 individual/m²; 2: 1-2 individual/m²; 3: 3-20 individuals/m²; 4: 21-50 individuals/m²; 5: more than 50 individuals/m². Latin species names refer to Kerguelen's nomenclature (1993).

Relevant data about 'agricultural practices' in each field, as well as cropping measures and environmental local conditions, were collected in a questionnaire. More particularly, farmers were asked readily answerable questions about cultural techniques: the crop rotation history, the types, number, and maximum depth of tillage operations, and sowing dates.

The environmental conditions covered nine different variables representing three categories: soil, climatic conditions and spatial coordinates. Soil conditions are described by soil texture (divided into 7 classes) and soil pH. Geographic coordinates are given as longitude (X), latitude (Y) and altitude (Z). Climatic conditions (maximal and minimal temperature, total rainfall and evapotranspiration) were added afterwards using METEO-France climatic data with the AURELHY method of interpolation (Bénichou and Lebreton 1987).

For Peer Review

Computation of the different indices and species classification

Table 1 summarizes, for each method, the data (number of samples and environmental variables introduced), the equation used to compute the index with reference to the original articles describing the method in details, and examples of references in which this method have been used with an objective similar to ours. The various methods used are all based on a measure of dispersion of the species between the samples. Differences between the six indices mainly refer to two characteristics: the source of information used to calculate similarity between samples, i.e. environmental variables on the one hand (I_2, I_3, I_4, I_5), and species themselves on the other hand (I_1, I_6), and the method used to measure samples dispersion, i.e. several methods of ordination from multivariate analysis or classification along a hierarchical clustering. Five indices are coming from the niche breadth literature cited above. I_1 and I_2 are two recent ordination techniques, namely 'reciprocal scaling' (Thioulouse and Chessel 1992) and 'OMI (Outlying Mean Index) analysis' (Doledec et al. 2000), specifically developed to measure species niche breadth and based on one species-sample matrix and on a couple of species-environment tables respectively. I_3 follows the tradition of measuring species niche breadth based on standard deviation of species score in commonly used ordination techniques such as canonical correspondence analysis (CCA) (Carnes and Slade 1982, Shenbrot et al. 1991). I_4 is based on the same CCA ordination, but uses the metrics of Rao (1982, 1986) to measure the diversity of samples occupied by the species, as proposed by Thioulouse et al. (1997). I_5 corresponds to the IndVal procedure (Dufrêne and Legendre 1997), which is devoted to find indicator species of groups of samples, although it could, according to these authors, also be used to distinguish generalist from specialist species. We add a sixth index developed by Brisse et al. (1995) and based only on the information given by species co-occurrence. This index is very interesting because it relies upon a single source of information, i.e. the species themselves. As it does not depend on any

For Peer Review

ecological variable, it could easily be applied to very large data sets such as those collected by bird watchers or botanical societies.

Based on the value of each index, we ranked the 152 species observed at least ten times in the data set from the most generalist (rank 1) to the most specialist species (rank 152). Spearman's rank correlation test was then used to compare the classifications given by each of the six indices. The rank order of the six indices was also compared to species frequency (I_7) and species distribution range (I_8).

Finally, for each of the 152 species, we calculated a mean rank and standard deviation over the six indices which resulted in a global index of specialization (I_S). A generalist species would have a low I_S, while a high I_S would conversely indicate a specialist species. To check that our classification was not potentially biased by frequency-dependence, we randomly rarefied 5 generalist species (*Lolium multiflorum*, *Raphanus raphanistrum*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media* and *Veronica persica*) to 75%, 50% and 25% of their real occurrences.

Changes in the generalist/specialist ratio of weed community under different regimes of temporal heterogeneity

The I_S index was then used to compute a degree of specialization at the level of each weed community observed (I_{CS}). First, we compared weed community composition in temporally homogeneous habitat *versus* heterogeneous habitat. 235 field records where maize is cultivated in monoculture were compared to 169 other records where maize is cropped within a crop-rotation just after winter wheat. Maize monoculture and wheat-maize rotation were expected to respectively represent a temporarily-predictable-or-stable-habitat against a yearly-unpredictable-heterogeneous-habitat. The choice of maize as the studied crop species case was guided by the fact that in France, maize is the only crop being cultivated in

For Peer Review

monoculture over extensive areas from France South-West (Aquitaine) to North-East (Alsace).

Second, we tested the impact of recurring agricultural changes and global intensification over thirty years on the evolution of arable weed vegetation. A regional study of weed distribution was conducted in Burgundy between 1968 and 1976 over 245 arable fields. For each sampled field, the survey lasted three consecutive years. 141 out of the 245 fields were re-sampled in the two consecutive years 2005 and 2006. So, for obvious reasons of homogeneity between both periods, only two consecutive years (beginning taken at random) from the 1968-1976 period were used for this comparative analysis. In both periods, the weed sampling was conducted following the same method as described above for the current national weed survey.

In both cases, we compared the average habitat breadth of species present in the communities in each situation (rotation *versus* monoculture) or over the different periods (1970s versus 2000s), using a Student's T-test. An arbitrary classification of species separating the most generalist, the most specialist, and intermediate species was also performed (see Fig. 2) in order to interpret the variations of the I_{CS} index for each subgroup: a low Ics index could indeed result from either a greater proportion of generalist species in the community, a lower proportion of specialists or from a combination of both tendencies.

In the diachronic study, we were also conducted to measure and test the particular increase in oilseed rape crop specialist species because, in 1968, oilseed rape had only been cultivated for about 15 years and represented 35 samples, whereas it represented 56 samples in 2006. To quantify the degree of species specialization to oilseed rape, we computed an index of species specialization to crop species with the IndVal procedure of Dufrêne and Legendre (1997) on the basis of the assignation of each sample to one of seven categories of crop species: 1-winter cereals, 2-oilseed rape, 3-spring cereals, 4-pea, 5-sugarbeet, 6-maize

For Peer Review

and 7-sunflower (Fried and Reboud, 2007). This procedure makes it possible i) to list the species that are significantly associated with oilseed rape and ii) to quantify their specialization to oilseed rape crop through their species IndVal $_{i\ ;\ \text{oilseed rape}}$ value (see index I_5 in Table 1 for details of $IndVal_{ij}$ computation). We then compared both the community mean IndVal $_{i\ ;\ \text{oilseed rape}}$ value and the proportion of oilseed rape preferential species in each sample and period.

Results

Species classification according to the six indices

In the data set, 152 weed species were observed at least ten times and introduced in the calculations. For each species all the computed indices are detailed in the tables given in the Appendices. Based on Spearman's rank correlation test, all pairs of the six indices were found to be significantly correlated (Table 1). The most redundant information is given by indices I_3 and I_4 (0.863, $P<0.01$), while the most dissimilar information is given by indices I_5 and I_6 (0.153, $P<0.05$). All six indices were also significantly correlated with species frequencies (Spearman's rank correlation test), showing that the most generalist species are also the most frequent weeds. Indices I_5 (0.613; $P<0.01$) and I_3 (0.447; $P<0.01$) were the most redundant with species frequencies, while index I_6 was the less correlated with species frequencies (0.184; $P<0.01$). Four out of six indices were found to correlate with species geographic distribution range size (I_8), indicating that generalist species have generally the largest distribution range. Indices I_1 and I_6 gave the most independent information relative to species frequencies and were not significantly correlated with distribution range (p= 0.20 and p= 0.30, respectively).

For Peer Review

The most generalist species, i.e. with both low mean rank and standard deviation over the six indices (e.g. *Stellaria media*, *Senecio vulgaris*, *Capsella bursa-pastoris*, *Anagallis arvensis* …) develop on a large range of soil types, tolerate contrasted climates and a large variety of crop types and cropping techniques (see Fig. 2 and Appendix). In fact these species have spread all over Western Europe (Schroeder et al. 1993), and even in other temperate countries such as Canada. At the opposite extreme, the most specialist species (high mean rank and low standard deviation) are weed species that all seem highly specialized on at least two important axes of their n-dimensional niche: for example, *Rumex acetosella* develops only on very acidic and sandy soils, in winter crops subjected to extensive practices, while *Phalaris paradoxa* rather grows under oceanic climate, heavy clay and hydromorphous soil conditions. Between these two extremes, one can distinguish two subsets of intermediary species as either 'real' intermediate species with both an intermediate mean rank and a low standard deviation, or 'varying' species appearing at an intermediary rank because their mean relative position within the list of 152 species results from changing rank according to the type of index used for calculation, which means that these 'varying' species show both intermediate mean rank and high standard deviation. The intermediate level gathers species which would be specialized on one important axis of their niche, for example, species associated with a particular crop type, e.g. *Papaver rhoeas* or *Veronica hederifolia* in winter cereals, a particular soil type, e.g. *Juncus bufonius* on acid and silty soils, or a particular climate, e.g., *Rapistrum rugosum* in warm climates, but which would also maintain a loose tolerance on other axes. Our approach would not only help pinpoint some of the weed species general characteristics usually known by weed scientists (niche position), but also further build up a quantitative classification along a specialist/generalist index that doesn't require such expert knowledge (niche breadth). With the exception of the I_S for *Raphanus raphanistrum* at 25% of its actual frequency which moves toward more central ranks, all six

For Peer Review

indices keep classifying the species as generalists with very similar positions whatever the species and its final rarefied frequency of 75%, 50% and 25 % (see trajectories on Fig. 2).

Changes in the generalist/specialist ratio of weed community under cropping systems which have varying inter-annual heterogeneity

At the level of the community the average specialization index (I_{CS}) showed that weed flora harbors significantly more habitat generalist species when maize is rotated with wheat (I_{CS} =62.05 +/- 1.78), whereas more specialist species develop when maize is cultivated as a monoculture (I_{CS}=68.92 +/-1.48) (Fig. 1, Student's T-test, P<0.01).

The same analysis applied to our diachronic data showed that the index of community specialization I_{CS} has significantly decreased from I_{CS} = 56.19 +/- 0.93 in the 1970s to I_{CS} = 51.71 +/- 1.07 in the 2000s (Fig. 1, Student's T-test, P<0.001). In the 1970s period, specialist species were in excess relative to the 2000s period, while the 2000s period is characterized by a higher proportion of generalist species in the communities.

In the regional diachronic data set, the proportion of oilseed rape specialist species in weed communities has increased nearly twofold (from 8% to 15 %) over the last 30-year interval (Chi^2=66,507, P<0,001). More generally, the mean oilseed rape indicative value expressed by the weed species community as a whole has significantly increased for the last 30 years. It has actually increased from $IndVal_{i\ ;\ oilseed\ rape}$ = 3,6 +/- 0.13 in the 1970s to $IndVal_{i\ ;\ oilseed\ rape}$ = 4,4 +/- 0.25 in 2005-2006 (Student's T-test, P<0.01). None of the comparisons between two consecutive years was found significant (1970s Student's T-test, p=0.82, 2000s Student's T-test, p=0.09). So, nowadays, the weed communities simultaneously harbor more species that are oilseed rape specialist species and present a reduced mean specialisation index from I_{CS} = 56.19 +/- 0.93 to I_{CS} = 51.71 +/- 1.07. These two evolutions may look contradictory. They are however consistent since the fixation of

For Peer Review

oilseed rape specialist species would remain less effective than a general process of weed community enrichment with generalist species, i.e. the increase in oilseed rape specialist species does not compensate for the disappearance of many specialist species of different kinds.

Discussion

The six indices representing different measures of species niche breadth gave consistent and highly correlated classifications of species, from the most specialized to the most ubiquitous. This result is worth being pinpointed, as it means that, whatever the method, species considered as ecological variables (I_6: Brisse et al. 1995), distances provided by species-sample reciprocal scaling (I_1: Thioulouse and Chessel 1992), or distances based on precise environmental data with different ordination or classification methods (I_2 : Doledec et al. (2000), I_3 : Shenbrot et al. (1991), I_4: Thioulouse et al. (1997) and I_5: Dufrêne and Legendre (1997)), the ranking tendencies were very similar for 114 out of 152 species. The contrast between the various statistical methods to sort specialist/generalist species could further highlight a potential distinction between 'real' generalist species from the species which could appear as generalist when only a few of the n-dimensional axes of their niche are taken into account, as could be the case when only one particular method is used.

Inter-annual habitat heterogeneity and evolution of communities

The first objective of this study was to validate the potential significance of a generalist/specialist index when analysing changes in (weed) communities. Following MacArthur and Wilson (1967) and Southwood (1977), we can build up the theoretical

For Peer Review

assumption that the position along a generalist/specialist gradient could depict an optimal response strategy to different levels of disturbance along a continuum of selection pressures (Odum 1989, Novotny 1991). At the community level studied here, both theory and models predict that the evolution in a homogeneous and constant habitat could lead to a more specialized community, i.e. a specialist species-rich community, while the evolution of a community in a heterogeneous and/or variable habitat could better maintain the most generalist species (Bowers and Harris 1994). We applied this hypothesis to arable land and tested it using crop rotation as a criterion for environmental heterogeneity in cropping systems. We found that a two-year cycle combining maize and wheat would rather benefit generalist species (47.82 and 36.68 % respectively), while monoculture would promote more intermediate (32.97% and 30.62% respectively) and specialist weeds (24.09% and 18.20% respectively). In the first case, the annual change of crop type and associated practices probably favored the generalist species which are able to germinate all-year-round or at least in both autumn and spring (*Polygonum aviculare*, *Lolium multiflorum*, *Alopecurus myosuroides*, *Anagallis arvensis*, *Galium aparine*, *Fumaria officinalis*, *Cirsium arvense* and *Viola arvensis*). In the second case, although many generalist species were still observed in maize, the repetition of a similar selection pressure each year probably favored the most efficient (well adapted) species such as the intermediary-specialized *Calystegia sepium*, *Cynodon dactylon*, *Amaranthus retroflexus* or the specialized *Digitaria sanguinalis*, *Datura stramonium or Setaria pumila* species. In the wheat-maize rotation, one could have expected an alternative result where each crop selects its own specialist species resulting in a mixed community in the seed bank with two groups of distant specialist species (maize *versus* wheat) alternating over time. When restricted to the species developing in maize, our finding does not support this second hypothesis. It thus tends to suggest that weed species would not 'recognise' a two- or three-year periodicity as favorable to them, and therefore they would not

For Peer Review

359 be able to perform adaptation to such alternating situation. So, in arable crop land, rotation
360 and monoculture appear as good models of temporally heterogeneous and homogeneous
361 habitats respectively. We thus offer one of the first illustrative case studies for the evolution
362 of community under habitat heterogeneity theory.
363
364 Longer-term agricultural changes and the increasing proportion of generalist species
365 We tested at a 30-year interval the hypothesis that under continuous environmental
366 changes, communities might increasingly become dominated by generalist species (Bowers
367 and Harris 1994). This expectation was however difficult to apply to agricultural land as
368 opposite forces may have shaped the agricultural evolution in the medium term. On the one
369 hand, the intensification of agriculture in the last fifty years has maintained continuous
370 changes and led to major environmental modifications in arable crops (chemical use instead
371 of other weed control methods, increased fertilizer applications, new crop varieties grown at
372 higher densities on enlarged geographic scales). On the other hand, this intensification has
373 also promoted some habitat homogenization through drainage, liming, eutrophication and
374 even through the widespread use of the same crop varieties and associated techniques (Jauzein
375 2001). This last factor would reduce the occurrence of particular environments where
376 specialist species could show their competitive advantage over other species. In addition, new
377 crop species (oilseed rape, sunflower) could progressively select their respective cohort of
378 specialist species. Most neophyte weeds in Europe are said to have benefited from the
379 cultivation of maize to spread (Maillet and Lopez-Garcia 2000). In another study, we
380 suggested that whether species were able to mimic sunflower needs and biological timings or
381 not was a key factor in explaining the evolution of weed communities in sunflower crops in
382 France (*unpublished manuscript*). So, both repeated changes and homogenization of arable
383 land could promote the most generalist species, as was observed in freshwater habitats (Rahel

For Peer Review

2000, 2002), while the introduction of a new artificial habitat through the cultivation of new crops on enlarged geographical ranges could conversely generate the selection of highly specialized species.

Our analysis demonstrates that specialist species are less frequent in current weed communities, whereas intermediate and generalist species showed stable and increased proportions respectively. The difference between the weed communities in the 1970s and those in the 2000s seems to mostly result from the loss of wheat specialist species such as *Arenaria serpyllifolia*, *Gnaphalium uliginosum*, *Legousia speculum-veneris*, *Lithospermum arvense,* among others, rather than from a general increase in generalist species frequencies.

If we restrict the analysis to crop type as one of the most important axes of weed species niche, we show that the proportion of oilseed rape specialist species per field has paralleled the significant increase in the surface devoted to oilseed rape. So, both opposite forces mentioned above may have played a role in the evolution of weed communities, even if the specialization processes attached to the introduction of oilseed rape and associated practices have not been relevant enough to counterbalance the increasing proportion of generalist species under the recurrent changes in management practices.

On a global scale, the “biotic homogenization” is characterized by the fact that a few broadly adapted widespread species are replacing local specialist biota (McKinney and Lockwood 1999). The trend observed in arable land shows that biotic homogenization would not only occur through the introduction of exotic species becoming cosmopolitan, but also through both the better maintenance of indigenous habitat generalist species and the continuous disappearance of some of the highly specialized species.

Niche breadth, frequency and distribution range size

For Peer Review

Although this study was not specifically designed to test the relationship between niche breadth and distribution range size, the different indices used to estimate the degree of specialisation showed that species with a large niche breadth are also the most frequent and those with a large distribution range size. As shown by Gaston and Spicer (2001), this kind of results should be interpreted cautiously as there are potential sampling or statistical bias. Here, since we also show that the global index of specialization of a species (I_S) may be independent of the number of samples where the species concerned occurs (Fig. 2), our result supports the hypothesis that species with the broadest environmental tolerance are indeed also the most frequent ones. This observation confirms that the 'resource breadth hypothesis', which was first proposed by Brown (1984), could be a suitable model for arable weed species. This hypothesis suggests that species with broad environmental tolerance and able to use a wide variety of resources ('generalist species') would achieve high local densities, survive in more places and over larger areas. Oppositely, the species which have a narrow environmental tolerance and are able to use a narrow range of resources only ('specialist species') would be unable to reach either high local densities or extensive distributions. This intuitive hypothesis has seldom been supported by empiric data (Tales et al. 2004, Heino 2005, see Brown 1984 for a review). An alternative hypothesis proposed by Hanski et al. (1993) emphasizes niche position rather than niche breadth. It suggests that species having marginal niches would be restricted with regard to distribution and habitat availability, whereas those occurring in more central (mid-range) and common (typical) conditions within a region would tend to be more widely distributed. The OMI analysis (Doledec et al. 2000) makes the distinction between several niche parameters, more particularly between the niche position (not used in the Results section) and the niche breadth which corresponds to index I_2. When applied to freshwater fish or stream insects, this analysis gave contrasted results. Some studies found that the regional distribution of species was more strongly governed by niche position than by

For Peer Review

niche breadth (Hanski et al. 1993, Tales et al. 2004), while other studies found that the regional distribution significantly correlated with both niche position and niche breadth parameters (Heino 2005, Lappalainen and Soininen 2006). When we applied this analysis to our arable weed species data set, we found that the niche position correlated better with species distribution range than the niche breadth I_2 index did (Spearman's rs=0.537, $P<0.001$ and rs=0.238, $P<0.01$ respectively), but as there was also significant correlation between niche position and niche breadth (rs=0.393, $P<0.001$), the correlation with weed distribution range is not clear-cut and, thus, alternative interpretations remain possible.

From the evolutionary biology point of view, the question of discriminating the 'cause' from the 'consequence' remains open: is a species frequent because it has the characteristics of a generalist species or is a species developing generalist characteristics because it is frequent? One may expect positive feedback so that a generalist species would remain generalist because it occupies a large range of environmental conditions and therefore is under place to place varying natural selections that favor capacities for highly diverse responses and/or plasticity maintenance (West-Eberhard 1989, Schlichting and Pigliucci 1998, Pigliucci 2001, Price et al. 2003). Parsons and Robinson (2006) summarized that idea by suggesting that "Phenotypic plasticity potentially influences the rate and direction of evolution by affecting the distribution of phenotypes present in a population, which in turn can influence colonization success and population persistence in novel environments, and the subsequent responses to selection".

More basically, our work extends ecological approaches to an environment highly disturbed by human activities. Here, the classification of arable weed species along a specialist/generalist gradient highlights a different demographic response tendency to changes in agriculture. By diversifying or stabilizing the cropping system over time, it seems possible to favor or hinder species according to their generalist/specialist status. For example, we

For Peer Review

458 support the hypothesis that a two-year rotation could be sufficient to favor some generalist
459 species at the expense of more specialist ones.
460 As we found a good consistency between the different indices to classify similarly the
461 species along a specialist/generalist gradient, our study can offer an index to be used in an
462 extended range of studies in which it can help contrast weed species into key distinct groups.
463 The values for 152 species are provided in the Electronic Supplementary Material.
464

465 **Acknowledgments**
466 The authors whish to thank all the people involved in the French weed monitoring network
467 'Biovigilance Flore' for providing data, as well as Gilbert Barralis for conducting the first
468 regional weed survey. The current field survey is financed by the French Ministry of
469 Agriculture. Guillaume Fried has benefited from a 'Formation Complémentaire Par la
470 Recherche' fellowship from the French Ministry of Agriculture. The helpful suggestions and
471 insights emerging from the critical review by Wilfried Thuiller from LECA, Dr. Sandrine
472 Petit from CEH Lancaster and Martin J. Lechowicz from McGill University were gratefully
473 appreciated. We also thank Jean-Luc Demizieux for improving our manuscript. This research
474 was conducted in accordance with the laws of France.

For Peer Review

475 **References**

476

477 Alard D, Poudevigne I (1999) Factors controlling plant diversity in a rural landscape: a
478 functional approach. Landscape and Urban Plan 46: 29-39
479 Barralis G (1976) Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. V^{ème}
480 Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes 1: 59-68
481 Benichou P, Lebreton O (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des
482 champs pluviométriques statistiques. La météorologie 7: 23–34
483 Bonte D, Baert L, Lens L, Maelfait JP (2004) Effects of aerial dispersal, habitat
484 specialisation, and landscape structure on spider distribution across fragmented grey
485 dunes. Ecography 27: 343-349
486 Bowers MA, Harris LC (1994) A large-scale metapopulation model of interspecific
487 competition and environmental-change. Ecol Model 72: 251-273
488 Bradshaw AD, Hardwick K (1989) Evolution and stress- genotypic and phenotypic
489 components. Biol J Linn Soc 37: 137–155
490 Brisse H, de Ruffray P, Grandjouan G, Hoff M (1995) The phytosociological database
491 'SOPHY'. Part I : Calibration of indicator plants. Part II : Socio-ecological classification of
492 the relevés. European vegetation survey. Annali di Botanica 53: 177-223
493 Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. Am Nat
494 124: 255-279
495 Burgman MA (1989) The habitat volumes of scarce and ubiquitous plants: a test of the model
496 of environmental control. Am Nat 133: 228–239
497 Carnes BA, Slade NA (1982) Some comments on niche analysis in canonical space. Ecology
498 63: 888–893

For Peer Review

499 Colwell RK, Futuyma DJ (1971) On the Measurement of Niche Breadth and Overlap.
500 Ecology 52: 567-576
501 Crick JC, Grime JP (1987) Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two
502 herbaceous species of contrasted ecology. New Phytol 107: 403–414
503 Delos M, Hervieu F, Folcher L, Micoud A, Eychenne N (2006) La «Biovigilance», des OGM
504 au général. Exemple du suivi des grandes cultures en France. Phytoma-LDV 589: 44-48
505 Devictor V, Julliard R, Couvet D, Lee A, Jiguet F (2007) Functional Homogenization Effect
506 of Urbanization on Bird Communities. Conserv Biol 21: 741-751
507 Devineau JL (2005) Generalist versus specialist: a contrasted sociology of woody and
508 herbaceous species in a fallow-land rotation system in the West African savanna
509 (Bondoukuy, Western Burkina Faso). Phytocoenologia 35: 53-77
510 Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis:
511 a new method. Ecology 81: 2914–2927
512 Dueser RD, Shugart HH (1979) Niche pattern in a forest-floor small mammal fauna. Ecology
513 60: 108–118
514 Dueser RD, Shugart HH (1982) Reply to comments by Van Horne and Ford and by Carnes
515 and Slade. Ecology 63: 1174–1175
516 Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a
517 flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr 67: 345-366
518 Ellstrand NC, and Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population-size
519 - implications for plant conservation. Ann Rev Ecol Syst 24: 217-242
520 Fischer M, Stöcklin J (1997) Local extinctions of plants in remnants of extensively used
521 calcareous grasslands 1950-1985. Conserv Biol 11: 727-737
522 Fried G, Reboud X (2007) Évolution de la composition des communautés adventices des
523 cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. OCL 14: 68-76

For Peer Review

524 Gaston KJ, Spicer IJ (2001) The relationship between range size and niche breadth: a test
525 using five species of *Gammarus* (Amphipoda). Global Ecol Biogeogr 10: 179–188
526 Goulson D, Hanley ME, Darvill B, Ellis JS, Knight ME (2005) Causes of rarity in
527 bumblebees. Biol Conserv 122: 1-8
528 Gregory RD, Gaston KJ (2000) Explanations of commonness and rarity in British breeding
529 birds: separating resource use and resource availability. Oikos 88: 515–526
530 Hanski I, Kouki J, Halkka A (1993) Three explanations of the positive relationship between
531 distribution and abundance of species. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) Species diversity
532 in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of
533 Chicago Press, Chicago, pp 108–116
534 Heino J (2005) Positive relationship between regional distribution and local abundance in
535 stream insects: a consequence of niche breadth or niche position? Ecography 28: 345 354
536 Heino J, Soininen J (2006) Regional occupancy in unicellular eukaryotes: a reflection of niche
537 breadth, habitat availability or size-related dispersal capacity? Freshwater Biol 51: 672-
538 685
539 Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Sym 22:415-427
540 Jauzein P (2001) L'appauvrissement floristique des champs cultivés. Dossier de
541 l'environnement de l'INRA 21 : 65-78
542 Julliard R, Clavel J, Devictor V, Jiguet F, Couvet D (2006). Spatial segregation of specialists
543 and generalists in bird communities. Ecol Lett 9: 1237–1244
544 Kerguélen M (1993) Index synonymique de la Flore de France. Secrétariat de la faune et de la
545 Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
546 Kitahara M, Fujii K (2005) Analysis and understanding of butterfly community composition
547 based on multivariate approaches and the concept of generalist/specialist strategies.
548 Entomol Sci 8:137–149

For Peer Review

549 Kotze DJ, O'Hara RB (2003) Species decline - but why? Explanations of carabid beetle
550 (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. Oecologia 135: 138-148
551 Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2003) How does landscape context contribute to
552 effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? J
553 Biogeogr 30: 889–900
554 Lappalainen J, Soininen J (2006) Latitudinal gradients in niche breadth and position - regional
555 patterns in freshwater fish. Naturwissenschaften 93: 246-250
556 Levins R (1968) Evolution in a Changing Environment. Princeton University Press, Princeton
557 MacArthur RH, Wilson EO (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University
558 Press, Princeton
559 Macdonald SE, Chinnappa CC, Reid DM (1988) Evolution of phenotypic plasticity in the
560 *Stellaria longipes* complex: comparisons among cytotypes and habitats. Evolution 42:
561 1036–1046
562 MacKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many
563 losers in the next mass extinction. Trends in Ecology and Evolution 14: 450-453
564 Maillet J, Lopez-Garcia MC (2000) What criteria are relevant for predicting the invasive
565 capacity of a new agricultural weed? The case of invasive American species in France.
566 Weed Res 40: 11-26
567 Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) Aims and Methods in Vegetation Ecology. Wiley
568 and Sons, New York
569 Munday PL (2004) Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. Glob
570 Change Biol 10: 1642-1647
571 Novotny V (1991) Effect of habitat persistence on the relationship between geographic
572 distribution and local abundance. Oikos 61: 431–433

For Peer Review

573 Odum EP (1989) Ecology and Our Endangered Life-Support Systems. Sinauer Associates,
574 Sunderland
575 Olden JD, Rooney TP (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. Global
576 Ecol Biogeogr 15: 113-120
577 Parsons KJ, and Robinson BW (2007). Foraging performance of diet-induced morphotypes in
578 pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) favours resource polymorphism. J Evol Biol 20:
579 673-684
580 Petraitis PS (1979) Likelihood Measures of Niche Breadth and Overlap. Ecology 60: 703-710
581 Pigliucci M (2001) Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. John Hopkins
582 University Press, Baltimore
583 Price TD, Qvarnstrom A, Irwin DE (2003) The role of phenotypic plasticity in driving genetic
584 evolution. P Roy Soc Lond B Bio 270: 1433–1440
585 Rahel FJ (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. Science 288: 854–
586 856
587 Rahel FJ (2002) Homogenization of freshwater faunas. Ann Rev Ecol Syst 33: 291-315
588 Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. Theor Popul Biol
589 21: 24–43
590 Rao CR (1986) Rao's axiomatization of diversity measures. In: Kotz S, Johnson NL (eds)
591 Encyclopedia of Statistical Sciences. Wiley, New York, pp 614–617
592 Reboud X, Bell G (1997) Experimental evolution in *Chlamydomonas.* III. Evolution of
593 specialist and generalist types in environments that vary in space and time. Heredity 78:
594 507–514
595 Schlichting CD, Pigliucci M (1998) Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective.
596 Sinauer Associates Inc., Sunderland

For Peer Review

597 Schroeder D, Mueller-Schaerer H, Stinson CSA (1993) A European weed survey in 10 major
598 crop systems to identify targets for biological control. Weed Res 33: 449-458
599 Scott MC, Helfman GS (2001) Native invasions, homogenization, and the mismeasure of
600 integrity of fish assemblages. Fisheries 26: 6-15
601 Scott MC (2006) Winners and losers among stream fishes in relation to land use legacies and
602 urban development in the southeastern US. Biol Conserv 127: 301-309
603 Seagle SW, McCracken, GF (1986) Species abundance niche position, and niche breadth for
604 five terrestrial animal assemblages. Ecology 67: 816–818
605 Shenbrot GI, Rogovin KA, and Surov AV (1991) Comparative analysis of spatial
606 organization of desert lizard communities in Middle Asia and Mexico. Oikos 61: 157–168
607 Smart SM, Thompson K, Marrs RH, Le Duc MG, Maskell LC, Firbank LG (2007) Biotic
608 homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. P
609 Royal Soc B 273: 2659–2665
610 Smith EP (1982) Niche Breadth, Resource Availability, and Inference. Ecology 63: 1675-
611 1681
612 Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? J Anim Ecol 46: 337–
613 365
614 Sultan SE (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. Evol Biol 21:
615 127–176
616 Sultan SE, Wilczek AM, Hann SD, Brosi BJ (1998) Contrasting ecological breadth of co-
617 occurring annual *Polygonum* species. J Ecol 86 363-383
618 Tales E, Keith P, Oberdorff T (2004) Density-range size relationships in French riverine
619 fishes. Oecologia 138: 360-370
620 Thioulouse J, Chessel D (1992) A method for reciprocal scaling of species tolerance and
621 sample diversity. Ecology 73: 670-680

For Peer Review

622 Thioulouse J, Chessel D Dolédec S, Olivier JM (1997) ADE-4: a multivariate analysis and
623 graphical display software. Stat Comput 7: 75-83
624 Thompson K, Gaston KJ, Band SR (1999) Range size, dispersal and niche breadth in the
625 herbaceous flora of central England. J Ecol 87: 150–155
626 Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T (2004) Relating plant traits and
627 species distributions along bioclimatic gradients for 88 Leucadendron taxa. Ecology 85:
628 1688-1699
629 Van Horne B, Ford RG (1982) Niche breadth calculation based on discriminant analysis.
630 Ecology 63: 1172–1174
631 West-Eberhard MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. Ann Rev Ecol
632 Syst 20: 249–278
633 Whitlock MC (1996) The Red Queen Beats the Jack-Of-All-Trades: The Limitations on the
634 Evolution of Phenotypic Plasticity and Niche Breadth. Am Nat 148: 65-77
635 Zschokke S, Dolt S, Rusterholz HP, Oggier P, Braschler B, Thommen GH, Ludin E, Erhardt
636 A, Baur B (2000) Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-
637 scale fragmentation. Oecologia 125: 559–572

For Peer Review

Table 1 Methods, data and equations used to compute the six species habitat breadth indices; species frequencies and range

Methods of ordination and classification of samples	Number of samples	Habitat variables	Equations used to measure species dispersion across samples	Details of equations	Sources and applications references
I1 (RS) Reciprocal scaling	2896	none	$\mathbf{I_1 = \Sigma\ p_{ij}\ [L_k(i) - C_k(j)]^2}$	p_{ij} is the conditional relative frequency of samples i for species j, $L_k(i)$ is the ordination of samples on gradient k (i.e. on axis k) by averaging, and $C_k(j)$ is the ordination of species on gradient k by weighted averaging.	Thioulouse & Chessel (1992) Applied to: Plants: Alard & Poudevigne (1999)
I2 (OMI) Outlying Mean Index analysis	694	Altitude Mean temperature Total rainfall Evapotranspiration Soil pH Soil texture Crop Preceding crop Sowing date Tillage system Tillage depth	$\mathbf{I_2 = T_m(j) = \Sigma\ f_{i/j} \| T_j - m_i \|^2_Q}$	T_j is the gravity center of species j. $f_{i/j}$ is the relative weight of case ij in the species-samples matrix, m_i is the projection of sample i on the marginal axes passing through G (i.e, the gravity center of the n samples) and T_j.	Doledec et al. (2000) Applied to: Plants: Thuiller et al. (2004) Fishes: Tales et al., (2004), Lappalainen & Soininen (2006) Diatoms: Heino & Soininen (2006) Insects: Heino (2005)
I3 (CCA-SD) Canonical Correspondence Analysis	694		$\mathbf{I_3 = \Sigma\ \sqrt{\ [(1/n)(S_j - S)^2]}}$	S_j are the CCA scores of samples where species j is present, while S is the mean scores of these samples. The standard deviation of observation points of a species is measured from the centroid of that species in CCA space.	Shenbrot et al. (1991) Applied to: Rodent: Shenbrot et al. (1991) Plants: Gregory & Gaston (2000)
I4 (CCA-Rao) Canonical Correspondence Analysis	694		$\mathbf{I_4 = \Sigma^{s}_{i=1}\ \Sigma^{s}_{j=1}\ p_i\ p_j\ D_{1ij}^2}$	p_i and p_j are the proportion of species individuals in sample i and j D_{1ij} is the canonical distance of samples i and j based on their coordinates in a CCA analysis	Thioulouse et al. (1997) based on Rao (1982, 1986)
I5 (IV) IndVal	694		$\mathbf{IndVal(i) = A_{ij}/A_{i.} * B_{ij}/B_{.j} * 100}$ $\mathbf{I_5 = Cluster\ Level\ (IndVal_{max}\ (i))}$	A_{ij} is the mean abundance of species i in group of samples j. $A_{i.}$ is the sum of the mean abundance of species i over all groups. B_{ij} is the number of samples of group j where species i is present. $B_{.j}$ is the total number of samples in group j. $I_5(i)$ is the cluster level of samples partition for which IndVal(i) is maximum.	Dufrêne & Legendre (1997) Applied to: Spiders: Bonte et al. (2004) Plants: Devineau (2005)
I6 (Sophy) Species mean socio-ecological distances	2896	none	$\mathbf{I_6 = \Sigma^{s}_{i=1}\ \Sigma^{s}_{j=1}\ p_i\ p_j\ D_{2ij}^2}$	p_i and p_j are the proportion of species individuals in sample i and j D_{2ij} is the distance between samples i and j based on species ecological distances which are themselves based on species frequency of co-occurrence (for more details: Brisse et al. (1995)).	Rao (1982, 1986) ; Brisse et al. (1995) Applied to: Plants: Brisse et al. (1995)
I7 Species frequency	2896	none	$\mathbf{I_7 = n_{i=1}/n}$		
I8 Species Geographic Range	694	Latitude Longitude	$\mathbf{I_8 = \Sigma^{s}_{i=1}\ \Sigma^{s}_{j=1}\ p_i\ p_j\ D_{3ij}^2}$	p_i and p_j are the proportion of species individuals in sample i and j D_{3ij} is the canonical distance of samples i and j based on their geographical positions (X,Y).	Rao (1982, 1986)

For Peer Review

Table 2 Spearman's rank correlation test between the six indices of species niche breadth, species frequencies and species geographic distribution range size. Abbreviations are the same than the ones used in Table 1

	I1 (RS)	I2 (OMI)	I3 (CCA-SD)	I4 (CCA-Rao)	I4 (IV)	I6 (Sophy)	I7 (Frequency)	I8 (Range)
I1(RS)	1	0,315**	0.615**	0,736**	0,182*	0,692**	0,381**	0,105
I2(OMI)		1	0.602**	0,475**	0,260**	0,226**	0,390**	0,239**
I3(CCA-SD)			1	0.863**	0.309**	0.530**	0.447**	0.178*
I4(CCA-Rao)				1	0,210**	0,630**	0,337**	0,184*
I5(IV)					1	0,153*	0,613**	0,453**
I6(Sophy)						1	0,184*	0,084
I7(Frequency)							1	0,499**
I8(Range)								1

Note: correlations are based on n = 152 plant species

*P<0.05 ; ** P<0.01

For Peer Review

Table 3 Number of individuals of oilseed rape specialist species and other species in arable fields of the 1968-1976 period and of the 2005-2006 period

	Oilseed rape specialist species	Other species	Total
1968-1976	394	4237	**4631**
2005-2006	397	2319	**2716**
Total	**791**	**6556**	**7347**
Chi2=66,507 *P*<0,001			

For Peer Review

Fig. 1 Reciprocal scaling of species and field records. Each point represents a field. Ellipses represent respective species habitat amplitudes (niche breadth) and deviances (niche position) compared to a theoretical uniform distribution derived on the sampling (central ellipse). Both rare (Frequency<5%) and common (Frequency>5%) species can present a full range of responses from wide to narrow niche breadth

Fig. 2 Weed species mean rank and standard deviation according to the six methods of classification along a specialist/generalist index. The mean rank and standard deviation of five species artificially rarefied to 75% (✳), 50% (×) and 25% (+) of their real occurrences (■) is also represented.

[1]The full lists of the most generalist, intermediate, specialist and varying species are given in the Electronic Supplementary Material

Fig. 3 Distribution of the average degree of specialization (I_{CS}) of arable weed community between the 1970s and the 2000s and between maize cropped as a monoculture or within a two-year maize/winter wheat crop rotation. Boxes represent interquartile range, containing 50% of values; the line across boxes is the median values; the whiskers are drawn from the top of the box up to the largest data point less than 1.5 times the box height from the box (the "upper inner fence"), and similarly below the box. Values outside the inner fences are shown as circles, values more than 3 times the box height from the box (the "outer fences") are shown as stars

For Peer Review

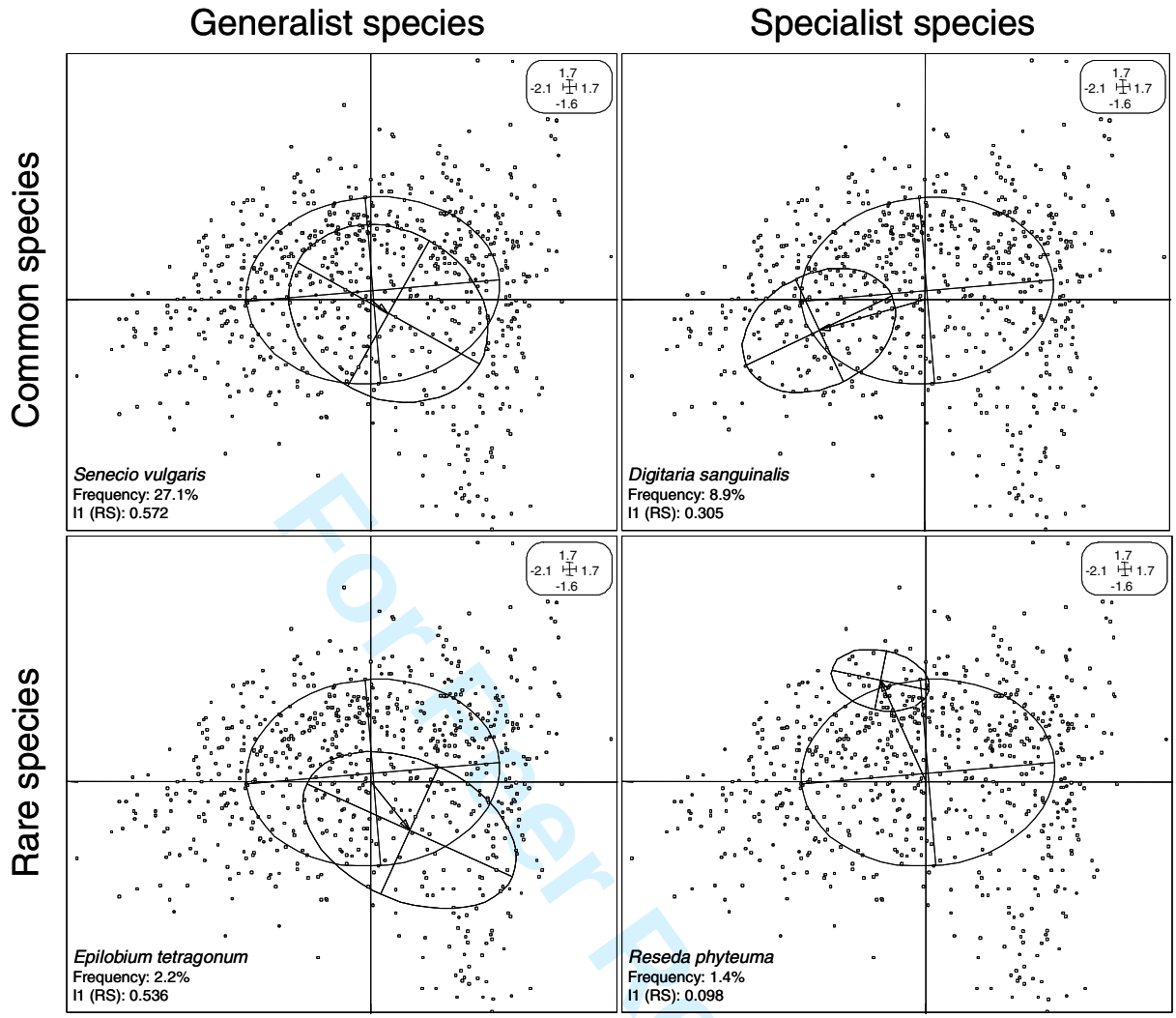


Fig. 1

For Peer Review

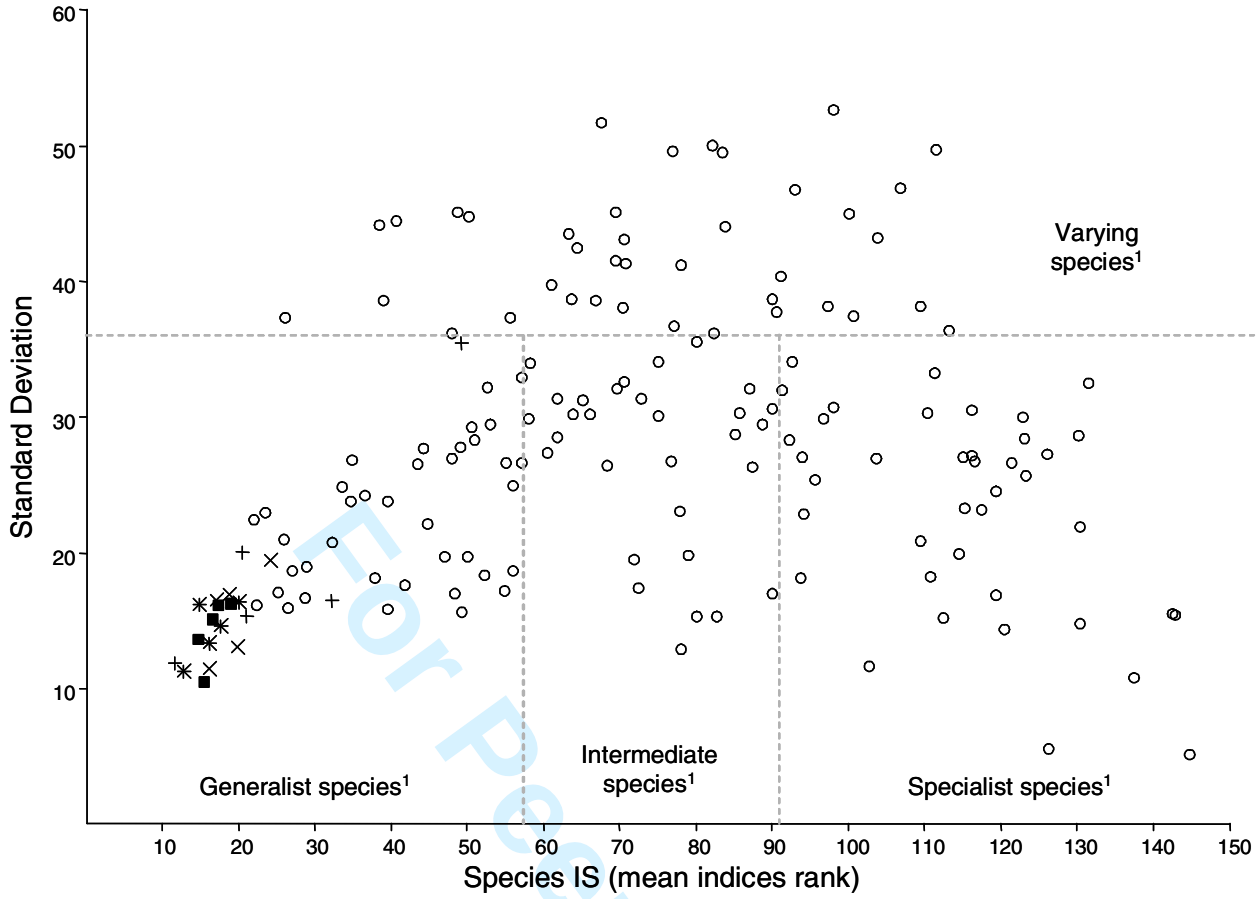


Fig. 2

For Peer Review

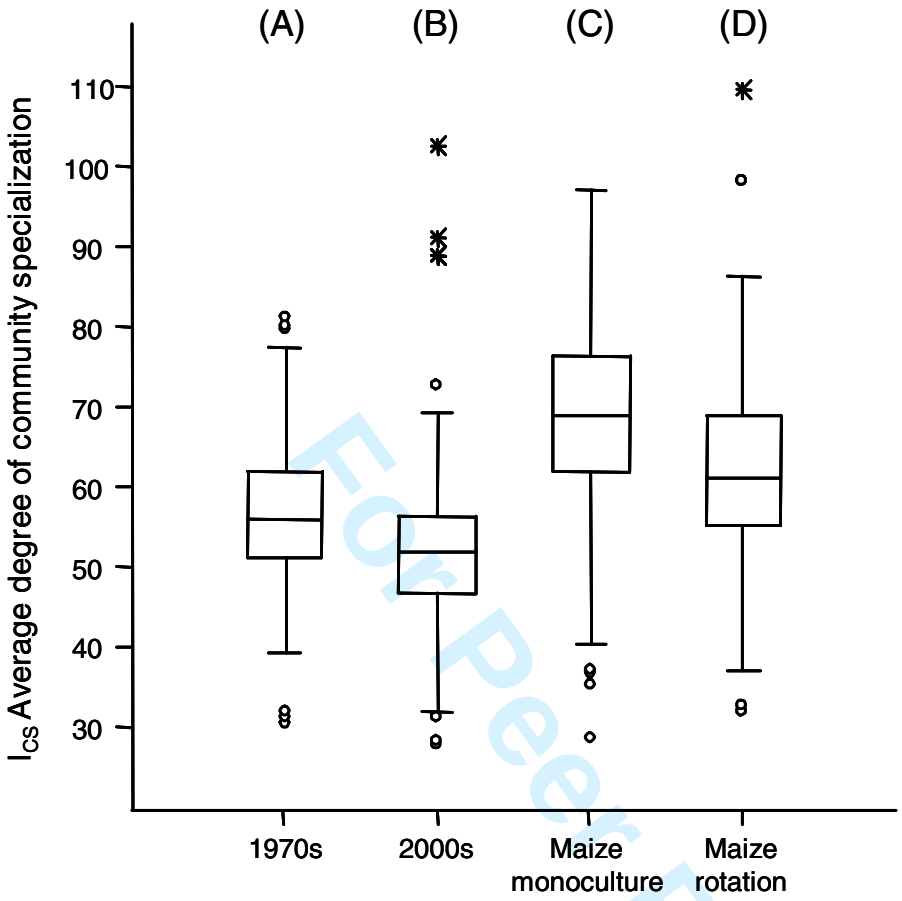


Fig. 3

For Peer Review

Supplement 1: Classification of arable weed species according to their niche breadth (based on six different indexes: I_1 to I_6 and a global averaged index: IS). Frequency was calculated as the proportion of samples in which a species occurred according to 2896 samples recorded throughout France. Geographical range was calculated as the sum of pairwise distances between all the samples in which a species was present.

Abbreviations refer to the published method used to quantify niche breadth. RS: Reciprocal scaling, OMI: Outlying Mean Index, CCA-SD: Canonical Correspondence Analysis using Standard Deviation, CCA-Rao: Canonical Correspondence Analysis using Rao's indice of diversity, IndVal: Indicator Values Procedure, Sophy: ecological distances between species.

For Peer Review

1

The most generalist weed species	I1 (RS)	I2 (OMI)	I3 (CCA-SD)	I4 (CCA-Rao)	I5 (IndVal)	I6 (Sophy)	I7 (Freq.)	I8 (Geogr. Range)	IS Mean Indices Rank	Stand. Dev.
Stellaria media (L.) Vill.	0.594	2.529	0.517	1.263	1.000	0.311	0.247	1.525E+11	14.833	13.631
Lolium multiflorum Lam.	0.516	2.784	0.520	1.251	1.000	0.254	0.203	1.494E+11	15.667	10.483
Veronica persica Poir.	0.552	2.664	0.518	1.312	1.000	0.237	0.186	1.652E+11	16.667	15.019
Raphanus raphanistrum L.	0.543	2.476	0.528	1.251	1.000	0.277	0.091	1.146E+11	17.500	16.101
Senecio vulgaris L.	0.572	2.457	0.518	1.205	1.000	0.297	0.271	1.353E+11	19.167	16.191
Elytrigia repens (L.) Desv. ex Nevski	0.530	2.316	0.521	1.273	1.000	0.277	0.051	1.984E+11	22.000	22.361
Veronica arvensis L.	0.431	2.624	0.522	1.206	1.000	0.285	0.043	1.628E+11	22.500	15.997
Lapsana communis L.	0.551	2.559	0.520	1.237	1.000	0.205	0.062	8.291E+10	23.500	22.845
Poa annua L.	0.540	2.431	0.504	1.196	1.000	0.254	0.211	1.261E+11	25.167	16.984
Rumex acetosa L.	0.552	2.466	0.555	1.282	0.250	0.236	0.012	6.971E+10	26.000	20.833
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	0.503	2.515	0.505	1.220	1.000	0.226	0.159	1.332E+11	26.500	15.798
Lamium purpureum L.	0.503	2.435	0.510	1.244	1.000	0.228	0.081	1.330E+11	27.167	18.515
Viola arvensis Murray	0.523	2.630	0.501	1.072	1.000	0.218	0.229	1.571E+11	28.833	16.557
Sonchus oleraceus L.	0.523	2.383	0.514	1.273	0.250	0.306	0.074	1.440E+11	29.000	18.868
Cirsium arvense (L.) Scop.	0.431	2.849	0.492	1.078	1.000	0.214	0.158	1.873E+11	32.333	20.621
Euphorbia helioscopia L.	0.492	2.685	0.503	1.087	1.000	0.177	0.079	1.603E+11	33.667	24.709
Taraxacum campylodes G.E.Haglund	0.479	2.732	0.510	1.178	0.091	0.291	0.079	1.212E+11	34.833	23.738
Rumex crispus L.	0.521	2.447	0.519	1.242	0.091	0.292	0.043	1.895E+11	35.000	26.696
Arrhenatherum elatius subsp. *bulbosum* (Willd.) Schübler & G.Martens	0.475	2.541	0.519	1.183	0.091	0.294	0.012	1.109E+11	36.667	24.102
Matricaria recutita L.	0.432	2.762	0.508	1.023	0.500	0.206	0.151	1.101E+11	38.000	18.009
Sinapis arvensis L.	0.422	2.781	0.489	1.020	0.500	0.215	0.161	1.354E+11	39.667	15.702
Daucus carota L.	0.375	2.746	0.490	1.027	1.000	0.214	0.050	1.377E+11	39.667	23.655
Ranunculus sardous Crantz	0.436	2.407	0.483	1.341	0.250	0.218	0.041	6.952E+10	41.833	17.535
Avena fatua L.	0.397	2.694	0.495	0.969	1.000	0.183	0.057	1.932E+11	43.500	26.431
Anagallis arvensis L.	0.403	2.523	0.490	1.089	1.000	0.171	0.152	1.635E+11	44.333	27.602
Geranium dissectum L.	0.416	2.749	0.500	0.925	0.500	0.191	0.083	8.871E+10	44.833	22.026
Lactuca serriola L.	0.348	2.497	0.497	1.142	0.167	0.254	0.029	1.082E+11	47.167	19.591
Polygonum aviculare L.	0.423	2.461	0.486	1.028	1.000	0.170	0.280	1.813E+11	48.000	26.820
Fallopia convolvulus (L.) Á.Löve	0.349	2.780	0.489	1.052	1.000	0.153	0.195	1.922E+11	48.000	36.097
Anthemis arvensis L.	0.440	2.330	0.474	0.949	0.167	0.315	0.027	1.459E+11	48.333	16.908
Matricaria perforata Mérat	0.541	2.393	0.501	1.121	0.111	0.169	0.062	1.232E+11	49.167	27.721
Ranunculus arvensis L.	0.512	2.362	0.480	1.007	0.111	0.244	0.040	1.305E+11	49.333	15.553
Rumex obtusifolius L.	0.440	2.255	0.464	1.129	0.111	0.304	0.066	1.111E+11	50.000	19.570
Matricaria discoidea DC.	0.548	2.766	0.444	0.803	0.200	0.207	0.016	3.727E+10	50.667	29.210
Chenopodium album L.	0.464	2.210	0.457	0.856	1.000	0.244	0.435	1.923E+11	51.000	28.255
Galium aparine L.	0.419	2.710	0.472	0.920	0.333	0.186	0.248	1.413E+11	52.333	18.227
Plantago lanceolata L.	0.332	2.940	0.489	1.161	0.091	0.210	0.022	1.359E+11	52.667	32.133
Alopecurus myosuroides Huds.	0.338	2.861	0.463	0.835	0.500	0.221	0.206	1.313E+11	53.000	29.360
Minimum	0.332	2.210	0.444	0.803	0.091	0.153	0.012	3.73E+10	14.833	10.483
1st Quartile	0.422	2.438	0.489	1.024	0.213	0.206	0.045	1.16E+11	26.125	16.645
Median	0.477	2.535	0.501	1.135	1.000	0.227	0.080	1.36E+11	37.333	20.106
3rd Quartile	0.528	2.743	0.518	1.241	1.000	0.277	0.193	1.62E+11	48.000	26.000
Maximum	0.594	2.940	0.555	1.341	1.000	0.315	0.435	1.98E+11	53.000	36.097

For Peer Review

List continued

Intermediate weed species	I1 (RS)	I2 (OMI)	I3 (CCA-SD)	I4 (CCA-Rao)	I5 (IndVal)	I6 (Sophy)	I7 (Freq.)	I8 (Geogr. Range)	IS Mean Indices Rank	Stand. Dev.
Oxalis fontana Bunge	0.421	2.231	0.464	1.106	0.111	0.272	0.022	6.932E+10	54.833	17.082
Fumaria officinalis L.	0.356	2.669	0.476	1.035	0.500	0.165	0.135	1.719E+11	55.167	26.529
Vicia sativa L.	0.497	2.098	0.493	1.084	0.111	0.197	0.032	7.543E+10	56.000	24.893
Cerastium glomeratum Thuill.	0.429	2.194	0.487	1.154	0.111	0.207	0.062	8.434E+10	56.000	18.592
Solanum tuberosum L.	0.505	2.339	0.498	1.163	0.083	0.169	0.009	1.325E+11	57.167	32.850
Sonchus asper (L.) Hill	0.363	2.438	0.466	0.884	1.000	0.184	0.181	1.332E+11	57.167	26.586
Torilis arvensis (Huds.) Link	0.577	2.108	0.468	1.060	0.091	0.212	0.006	1.167E+11	58.167	29.802
Centaurea cyanus L.	0.393	2.599	0.471	0.909	0.059	0.360	0.011	1.248E+11	58.333	33.861
Brassica nigra (L.) W.D.J.Koch	0.335	2.586	0.437	0.867	0.167	0.308	0.011	1.174E+11	60.500	27.238
Picris echioides L.	0.320	2.728	0.444	0.875	0.500	0.193	0.021	1.130E+11	61.833	28.428
Papaver rhoeas L.	0.306	2.732	0.470	0.875	0.500	0.173	0.155	1.598E+11	61.833	31.254
Bidens tripartita L.	0.484	2.119	0.431	0.885	0.091	0.317	0.007	9.474E+10	63.833	30.113
Brassica napus L.	0.320	2.490	0.483	1.077	0.059	0.241	0.066	1.167E+11	65.167	31.206
Polygonum persicaria L.	0.372	2.141	0.460	0.833	1.000	0.176	0.198	1.623E+11	66.167	30.058
Veronica hederifolia L.	0.436	2.634	0.426	0.805	0.167	0.165	0.186	1.527E+11	68.333	26.323
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	0.548	2.202	0.431	1.044	0.091	0.156	0.022	8.556E+10	69.667	32.009
Solanum nigrum L.	0.389	2.168	0.439	0.808	1.000	0.165	0.254	1.834E+11	70.667	32.500
Convolvulus arvensis L.	0.351	2.217	0.465	0.828	0.333	0.172	0.161	2.051E+11	71.833	19.403
Poa trivialis L.	0.372	2.033	0.474	1.020	0.111	0.179	0.021	1.024E+11	72.500	17.260
Juncus bufonius L.	0.374	2.298	0.483	0.941	0.050	0.221	0.032	9.569E+10	72.833	31.307
Agrostis stolonifera L.	0.366	2.084	0.441	0.914	0.063	0.313	0.024	1.343E+11	75.167	30.030
Dactylis glomerata L.	0.304	2.442	0.497	1.036	0.091	0.105	0.008	6.937E+10	75.167	34.007
Triticum aestivum L.	0.354	2.502	0.470	0.790	0.053	0.214	0.036	8.501E+10	76.833	26.667
Mercurialis annua L.	0.344	2.242	0.417	0.754	0.333	0.203	0.203	2.288E+11	77.833	22.952
Trifolium pratense L.	0.324	2.180	0.446	0.977	0.111	0.176	0.006	1.831E+11	78.000	12.819
Rapistrum rugosum (L.) All.	0.397	2.118	0.443	0.783	0.083	0.236	0.007	5.965E+10	79.000	19.740
Cynodon dactylon (L.) Pers.	0.433	1.791	0.411	0.648	0.125	0.265	0.059	9.282E+10	80.167	35.494
Polygonum lapathifolium L.	0.378	2.220	0.442	0.950	0.063	0.183	0.056	1.882E+11	80.167	15.225
Lamium amplexicaule L.	0.351	2.245	0.440	0.980	0.091	0.143	0.016	1.432E+11	82.833	15.181
Equisetum arvense L.	0.248	2.112	0.419	0.776	0.333	0.204	0.055	2.745E+11	85.167	28.597
Artemisia vulgaris L.	0.255	2.397	0.421	0.748	0.333	0.165	0.018	1.356E+11	85.833	30.207
Calystegia sepium (L.) R.Br.	0.381	1.733	0.404	0.723	0.333	0.189	0.100	2.238E+11	87.000	31.969
Anthemis cotula L.	0.302	2.564	0.446	0.748	0.100	0.129	0.010	1.197E+11	87.500	26.254
Aethusa cynapium L.	0.368	2.660	0.407	0.784	0.059	0.141	0.051	1.503E+11	88.667	29.375
Setaria viridis (L.) P.Beauv.	0.313	2.117	0.423	0.640	0.500	0.140	0.043	1.380E+11	90.000	30.490
Rumex acetosella L.	0.311	1.919	0.439	0.871	0.111	0.173	0.012	2.476E+10	90.000	16.862
Atriplex patula L.	0.266	2.344	0.416	0.633	0.333	0.129	0.090	1.434E+11	91.333	31.883
Panicum miliaceum L.	0.341	1.935	0.411	0.633	0.333	0.168	0.025	2.298E+11	92.333	28.235
Minimum	0.248	1.733	0.404	0.633	0.050	0.105	0.006	2.48E+10	54.833	12.819
1st Quartile	0.321	2.117	0.427	0.783	0.091	0.165	0.013	9.50E+10	61.833	23.437
Median	0.365	2.226	0.443	0.875	0.111	0.181	0.032	1.33E+11	72.667	28.513
3rd Quartile	0.396	2.478	0.470	1.010	0.333	0.214	0.084	1.62E+11	82.167	31.242
Maximum	0.577	2.732	0.498	1.163	1.000	0.360	0.254	2.75E+11	92.333	35.494

For Peer Review

1 List continued

The most specialist weed species	I1 (RS)	I2 (OMI)	I3 (CCA-SD)	I4 (CCA-Rao)	I5 (IndVal)	I6 (Sophy)	I7 (Freq.)	I8 (Geogr. Range)	IS Mean Indices Rank	Stand. Dev.
Euphorbia peplus L.	0.361	2.679	0.321	0.765	0.083	0.140	0.005	2.115E+11	92.667	34.038
Setaria pumila (Poir.) Roem. & Schult.	0.337	2.186	0.446	0.858	0.063	0.103	0.029	2.070E+11	93.833	18.059
Galeopsis tetrahit L.	0.447	2.105	0.388	0.727	0.091	0.112	0.011	6.891E+10	94.000	26.994
Sonchus arvensis L.	0.307	2.100	0.448	0.698	0.053	0.215	0.032	1.442E+11	94.167	22.807
Aphanes arvensis L.	0.413	2.272	0.405	0.592	0.091	0.093	0.071	7.538E+10	95.667	25.296
Amaranthus retroflexus L.	0.334	1.916	0.393	0.622	0.333	0.145	0.171	1.564E+11	96.833	29.796
Echinochloa crus-galli (L.) P.Beauv.	0.326	1.801	0.401	0.606	0.333	0.151	0.187	1.856E+11	98.000	30.616
Chenopodium polyspermum L.	0.316	2.009	0.394	0.792	0.091	0.122	0.042	1.919E+11	102.667	11.528
Zea mays L.	0.427	1.991	0.374	0.560	0.053	0.176	0.005	4.250E+10	103.667	26.849
Digitaria sanguinalis (L.) Scop.	0.305	1.700	0.383	0.577	0.111	0.148	0.089	1.032E+11	109.500	20.751
Geranium pusillum L.	0.198	2.034	0.474	0.763	0.048	0.089	0.004	3.338E+10	110.333	30.231
Kickxia elatine (L.) Dumort.	0.330	2.010	0.372	0.694	0.091	0.068	0.020	9.604E+10	110.833	18.179
Plantago major L.	0.180	2.379	0.378	0.451	0.111	0.066	0.037	1.140E+11	111.333	33.119
Trifolium repens L.	0.257	1.827	0.360	0.694	0.091	0.164	0.010	1.152E+11	112.500	15.097
Phalaris paradoxa L.	0.285	1.815	0.323	0.600	0.059	0.195	0.006	6.737E+10	114.500	19.788
Lithospermum arvense L.	0.173	1.958	0.337	0.510	0.125	0.145	0.004	7.548E+10	115.000	27.006
Misopates orontium (L.) Raf.	0.214	2.143	0.341	0.699	0.091	0.052	0.006	5.813E+10	115.167	23.140
Legousia speculum-veneris (L.) Chaix	0.182	1.751	0.393	0.620	0.167	0.063	0.006	2.386E+10	116.167	30.400
Kickxia spuria (L.) Dumort.	0.180	2.003	0.382	0.468	0.125	0.083	0.057	1.340E+11	116.167	27.107
Verbena officinalis L.	0.205	2.003	0.347	0.450	0.125	0.094	0.011	8.201E+10	116.500	26.669
Datura stramonium L.	0.270	1.561	0.371	0.503	0.111	0.114	0.046	9.296E+10	117.500	23.056
Chenopodium hybridum L.	0.273	2.067	0.417	0.564	0.045	0.096	0.022	9.805E+10	119.333	16.790
Panicum dichotomiflorum Michx.	0.209	1.977	0.319	0.497	0.111	0.085	0.008	1.139E+11	119.333	24.452
Ambrosia artemisiifolia L.	0.279	1.769	0.430	0.571	0.053	0.080	0.015	6.113E+10	120.500	14.221
Paspalum dilatatum Poir.	0.279	1.418	0.293	0.331	0.063	0.202	0.008	1.161E+10	121.500	26.563
Veronica polita Fr.	0.176	2.399	0.384	0.484	0.048	0.065	0.010	4.813E+10	122.833	29.863
Setaria verticillata (L.) P.Beauv.	0.192	1.543	0.346	0.438	0.125	0.087	0.039	1.694E+11	123.167	28.363
Amaranthus blitoides S.Watson	0.220	1.836	0.314	0.384	0.111	0.069	0.008	1.268E+11	123.333	25.636
Digitaria ischaemum (Schreb.) Mühl.	0.212	1.523	0.311	0.549	0.111	0.035	0.004	1.364E+11	126.167	27.193
Conyza canadensis (L.) Cronquist	0.205	1.913	0.373	0.451	0.053	0.120	0.009	1.017E+11	126.333	5.497
Phytolacca americana L.	0.213	1.170	0.299	0.220	0.111	0.064	0.009	5.425E+10	130.167	28.574
Xanthium strumarium L.	0.291	1.727	0.273	0.370	0.077	0.075	0.011	3.774E+10	130.333	14.648
Gnaphalium uliginosum L.	0.113	1.917	0.272	0.273	0.091	0.084	0.010	5.010E+10	130.333	21.838
Chaenorrhinum minus (L.) Lange	0.078	1.674	0.292	0.285	0.125	0.029	0.008	1.020E+11	131.500	32.402
Amaranthus albus L.	0.094	1.164	0.287	0.517	0.053	0.101	0.006	1.185E+11	137.500	10.658
Reseda phyteuma L.	0.098	1.149	0.183	0.253	0.077	0.033	0.013	1.138E+11	142.500	15.457
Stachys arvensis (L.) L.	0.041	0.572	0.137	0.174	0.063	0.071	0.005	1.363E+11	142.833	15.302
Arenaria serpyllifolia L.	0.170	1.522	0.077	0.201	0.048	0.080	0.007	6.097E+10	144.833	5.014
Minimum	0.041	0.572	0.077	0.174	0.045	0.029	0.004	1.16E+10	92.667	5.014
1st Quartile	0.181	1.681	0.311	0.441	0.060	0.069	0.006	6.10E+10	109.708	17.107
Median	0.217	1.915	0.366	0.533	0.091	0.091	0.010	9.99E+10	116.333	24.874
3rd Quartile	0.307	2.028	0.391	0.621	0.111	0.136	0.031	1.32E+11	125.458	28.071
Maximum	0.447	2.679	0.474	0.858	0.333	0.215	0.187	2.11E+11	144.833	34.038

2

For Peer Review

List continued

Varying weed species	I1 (RS)	I2 (OMI)	I3 (CCA-SD)	I4 (CCA-Rao)	I5 (IndVal)	I6 (Sophy)	I7 (Freq.)	I8 (Geogr. Range)	IS Mean Indices Rank	Stand. Dev.
Rather classified among the most generalist										
Portulaca oleracea L.	0.667	2.053	0.523	1.469	0.250	0.560	0.033	5.986E+10	26.167	37.267
Geranium rotundifolium L.	0.360	2.893	0.542	1.247	0.059	0.330	0.033	1.081E+11	38.500	44.033
Veronica agrestis L.	0.558	2.880	0.474	1.421	0.063	0.215	0.007	1.503E+11	39.000	38.531
Bromus hordeaceus L.	0.492	2.316	0.519	1.511	0.053	0.365	0.006	1.632E+11	40.667	44.338
Valerianella locusta (L.) Laterr.	0.584	2.861	0.433	1.041	0.053	0.308	0.011	7.220E+10	48.667	45.006
Epilobium tetragonum L.	0.536	2.303	0.484	1.154	0.050	0.376	0.022	1.350E+11	50.333	44.705
Ranunculus repens L.	0.465	2.038	0.477	1.169	0.063	0.320	0.016	1.251E+11	55.667	37.263
Rather classified as intermediary										
Hordeum vulgare L.	0.320	2.840	0.516	0.763	0.083	0.245	0.023	5.358E+10	61.167	39.671
Achillea millefolium L.	0.494	1.769	0.411	1.037	0.111	0.489	0.005	1.064E+11	63.333	43.450
Holcus mollis L.	0.297	2.574	0.520	1.053	0.111	0.137	0.006	4.185E+10	63.667	38.556
Helianthus annuus L.	0.541	1.884	0.412	0.824	0.167	0.324	0.029	9.055E+10	64.500	42.327
Carex hirta L.	0.430	1.970	0.443	1.292	0.063	0.243	0.020	1.207E+11	66.833	38.542
Beta vulgaris L.	0.333	3.078	0.439	0.873	0.043	0.479	0.008	1.292E+11	67.667	51.610
Spergula arvensis L.	0.454	1.970	0.472	1.137	0.045	0.268	0.017	8.880E+10	69.500	44.992
Trifolium arvense L.	0.308	2.536	0.550	0.995	0.053	0.174	0.012	9.872E+10	69.500	41.452
Potentilla reptans L.	0.446	2.086	0.450	0.857	0.053	0.357	0.012	8.937E+10	70.333	38.012
Chenopodium murale L.	0.501	2.020	0.454	0.782	0.053	0.417	0.004	1.024E+11	70.667	42.999
Picris hieracioides L.	0.268	3.174	0.461	0.926	0.167	0.118	0.017	7.006E+10	70.833	41.229
Erodium cicutarium (L.) L'Hér.	0.396	1.656	0.480	0.992	0.045	0.355	0.009	5.292E+10	77.000	49.555
Myosotis arvensis Hill	0.509	2.416	0.451	0.894	0.050	0.150	0.059	9.453E+10	77.167	36.644
Sherardia arvensis L.	0.167	2.276	0.503	0.815	0.333	0.142	0.014	1.443E+11	78.000	41.166
Vicia hirsuta (L.) Gray	0.354	1.321	0.485	1.290	0.048	0.194	0.010	1.012E+11	82.167	49.965
Malva sylvestris L.	0.261	2.205	0.397	0.664	0.500	0.231	0.010	1.484E+11	82.333	36.119
Scandix pecten-veneris L.	0.402	1.211	0.424	1.221	0.048	0.251	0.009	6.991E+10	83.500	49.436
Ammi majus L.	0.360	1.961	0.322	0.631	0.250	0.343	0.018	2.427E+11	83.833	43.971
Silene latifolia subsp. *alba* (Mill.) Greuter & Burdet	0.236	2.855	0.443	0.708	0.083	0.129	0.015	1.264E+11	90.000	38.601
Bromus sterilis L.	0.293	2.728	0.390	0.589	0.059	0.217	0.022	1.457E+11	90.667	37.646
Rather classified among the most specialist										
Erophila verna (L.) Chevall.	0.373	1.697	0.391	1.087	0.050	0.218	0.003	5.244E+10	91.167	40.321
Sorghum halepense (L.) Pers.	0.465	1.098	0.374	0.766	0.053	0.284	0.011	8.413E+10	93.000	46.694
Rubus spp.	0.389	1.635	0.368	0.542	0.333	0.172	0.023	1.528E+11	97.333	38.073
Apera spica-venti (L.) P.Beauv.	0.454	2.817	0.351	0.384	0.043	0.129	0.023	4.703E+10	98.000	52.564
Medicago lupulina L.	0.183	3.008	0.388	0.772	0.059	0.089	0.003	9.379E+10	100.167	44.927
Thlaspi arvense L.	0.155	1.888	0.427	0.842	0.333	0.087	0.007	1.502E+11	100.667	37.371
Amaranthus hybridus L.	0.409	1.534	0.368	0.416	0.053	0.274	0.004	7.481E+10	103.833	43.118
Euphorbia exigua L.	0.142	2.011	0.178	0.211	0.333	0.215	0.009	4.227E+10	106.833	46.760
Stachys annua (L.) L.	0.11	2.21	0.445	0.36	0.13	0.04	0.01	6.795E+10	109.500	38.025
Anagallis foemina Mill.	0.132	3.012	0.371	0.532	0.059	0.062	0.012	1.688E+11	111.500	49.628
Glebionis segetum (L.) Fourr.	0.290	1.244	0.225	0.378	0.125	0.203	0.006	1.148E+11	113.167	36.288
Minimum	0.105	1.098	0.178	0.211	0.043	0.044	0.003	4.19E+10	39.000	36.119
1st Quartile	0.285	1.855	0.390	0.656	0.052	0.148	0.007	7.17E+10	66.250	38.417
Median	0.381	2.145	0.441	0.849	0.059	0.224	0.011	1.00E+11	77.583	41.889
3rd Quartile	0.465	2.750	0.475	1.061	0.125	0.321	0.018	1.37E+11	94.083	44.995
Maximum	0.584	3.174	0.550	1.511	0.500	0.489	0.059	2.43E+11	113.167	52.564

For Peer Review

Article X :

Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F., Chauvel, B.

Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France?

Weed Research. Accepté. (ref : WRE-2007-0034).

WEED RESEARCH
An International Journal for Weed Scientists

Can the large ecological amplitude of Ambrosia artemisiifolia explain its invasive success in France?

Journal:	*Weed Research*
Manuscript ID:	WRE-2007-0034.R1
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	17-Aug-2007
Complete List of Authors:	Chauvel, Bruno; INRA, UMR Biologie et Gestion des Adventices
Keywords:	invasive species, annual weed, colonization, ecology

scholarONE™
Manuscript Central

For Peer Review Copy

Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France?

B FUMANAL[a], C GIROD[b], G FRIED[a], F BRETAGNOLLE[c] & B CHAUVEL[a]

a INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France.

b 16 chemin des châtaigniers, F-69530 Brignais, France.

c Université de Bourgogne, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France.

Corresponding Author

CHAUVEL Bruno

INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon, CEDEX, France.

Tel: +33 3 80 69 30 39 - Fax: +33 3 80 69 32 62

E-mail: *Bruno.Chauvel@dijon.inra.fr*

Review Copy

Summary

In order to understand the success of *Ambrosia artemisiifolia* L. spread in France, the variability of each colonized habitat was studied at 48 locations, from its central to peripheral area of distribution. Each site was characterized by a vegetation survey, a description of the *A. artemisiifolia* population, and a soil analysis. Differences in the number of species, Shannon diversity index, evenness index and plant life forms spectra were compared among the sites. A total of 276 species occurring along with *A. artemisiifolia* was observed. Therophytes and hemicryptophytes represented more than 80% of all the species. The first two frequent species occurring along with *A. artemisiifolia* were *Chenopodium album* L. and *Polygonum aviculare* L., and were described as ruderal and field-crop commensal species**.** Multivariate analysis on vegetation surveys showed that *A. artemisiifolia* has a large ecological tolerance, colonizing a considerable range of ecological environments in terms of vegetation cover, species composition and soil type. The present study highlights the potential of *A. artemisiifolia* for invasion in spring crops and all semi-natural or disturbed open areas. The success of its ongoing invasion can be explained by both its generalist character and the existence of vacant ecological niches which are poorly occupied by the plants of the French flora.

Summary word count: 206

Total word count: 6317

Keywords: common ragweed; weed; invasion; generalist species; vegetation survey; disturbed habitat.

Review Copy

Introduction

Research on plant invasions has widely focussed on the determination of traits that make alien species a successful invader (Roy, 1990). However, numerous other studies have focussed on the community point of view and have examined which characteristics of plant communities contribute to their susceptibility to invasions (Mack *et al.*, 2000). Although the mechanisms that make a community more sensitive to invasions still need to be fully clarified, different hypotheses have been formulated. One of the most popular hypotheses establishes a link between species diversity and community resistance to invasions (Elton, 1958). If many studies have shown a negative relationship between community diversity and invasibility (Tilman, 1997), conflicting patterns have also been documented, suggesting the existence of environmental factors co-varying with diversity (Levine & D'Antonio, 1999). Among these factors, the vulnerability due to vacant or unsaturated niches, the biotic resistance of resident species, or the level of habitat disturbance influence the invasibility of the communities (Mack *et al*., 2000).

Human activities are also highly suspected to increase the invasibility of the communities. The fragmentation of the landscape, due to the increase of urbanisation, and the coexistence in a complex patchwork of natural, semi-natural and artificial habitats with various degree of disturbance, may represent favourable conditions for invasive species. Moreover, semi-natural areas and the interfaces between natural and artificial habitats often constitute new habitats that are more susceptible to favour introduced species (Alston & Richardson, 2006), as few native species are able to occupy them efficiently. Nevertheless, few studies have investigated the variability of communities colonized by an invasive species in terms of species number (species

Review Copy

richness), relative abundance (equitability), diversity or habitat characteristics (Mack *et al.*, 2000). In the present study, the community and the characteristics of the habitats invaded by *Ambrosia artemisiifolia* L. were analysed.

Ambrosia artemisiifolia L. (common ragweed) is an annual monoecious weed (*Asteraceae*), characterized by spring germinations and by a late autumnal seed (achene) production (Basset & Crompton, 1975). *Ambrosia artemisiifolia*, which has no particular seed dispersal mechanism, was certainly introduced into Europe and France in the nineteenth century, with seeds of cultivated forage species (Bonnot, 1967). As a consequence, first *A. artemisiifolia* populations were observed in cultivated areas before spreading widely into ruderal habitats. Few data existed on *A. artemisiifolia* spread in France before hay fever related problems increased at the end of 1960s in the suburb of Lyons, which revealed a strong extension of the plant in this area (Bonnot, 1967). In France, *A. artemisiifolia* is now described as one of the major invasive plant species (Jauzein, 2001; Muller, 2004).

Ambrosia artemisiifolia, like the majority of invasive plants in France, is mostly favoured by human activities and is growing along roads, riverbanks, waste places and cultivated fields (Bonnot, 1967; Muller, 2004). High densities of *A. artemisiifolia* can often be observed in sunflower fields because of the low efficiency of chemical controls (Chollet *et al.*, 1999) due to the botanical similarity between the weed and the crop. It seems to be mainly influenced by human disturbances, but even if *A. artemisiifolia* dominates abandoned fields during the first years, perennial herbs eliminate it in the following years (Bazzaz, 1974). Although the spread of *A. artemisiifolia* in France from the Rhone valley is an obvious fact (Chauvel *et al.,* 2006), the vectors of propagation of the species are not clear yet and seem different according to the habitat types.

Review Copy

In France (Rhône Valley) and in Switzerland, information on the possibilities of control of the species is sent to farmers and municipalities to avoid the development of high density populations (Bohren, 2006). To develop efficient site-monitoring programs against *A. artemisiifolia*, it is essential to study invasive species behaviour related to habitat characteristics, including, among others, the ecological limitations of the species. Thus, it appears necessary to describe the ecology of this species in order to identify the characteristics of invaded habitats. The present paper seeks to determine the characteristics of vegetation and soil composition of all the habitat types where *A. artemisiifolia* develops, in order to assess the variability in environmental factors or management practices. This study aims at determining the common characteristics of the habitats occupied by *A. artemisiifolia* and the present situation of this species in French flora.

Materials and methods

Study scope and populations

In order to characterize the whole range of habitats in France where *A. artemisiifolia* develops, 48 sites containing the plant were studied. Studied sites were sampled into four different habitat types: field-crops (N_h = 18), roadsides (N_h = 9), wastelands (N_h = 13) and riverbanks (N_h = 8) and were located in the principal and most ancient part of spread area in France (Muller, 2004), from its central zone in the Rhone Alps region (N_l = 21) to its northern periphery in Burgundy (N_l = 17), and to its southern periphery in the Languedoc Roussillon region (N_l = 10) (Fig.1, and appendix A for details). The cumulative annual rainfall and the mean winter and summer daily temperatures from 1971 to 2000 (METEO France, http://www.meteofrance.com/FR/climat/france.jsp)

Review Copy

were 745 mm, 2.5 °C, 18.3 °C for northern sites, 839 mm, 5 °C, 25 °C for central sites, and 773 mm, 8.5 °C, 23 °C for southern sites. All the studied sampled sites were more or less disturbed by human activities or natural phenomenon. Field crops were annually disturbed by soil tillage and roadsides are mainly disturbed by plant mowing. Wastelands were casually disturbed and were at different stages of the secondary succession vegetation. Finally, riverbanks were naturally but strongly disturbed by annual flooding. No populations were observed in other types of sites such as forests or meadows.

Vegetation surveys

Vegetation surveys were carried out on 300 m² areas in summer 2006, at the peak of vegetative cover and species richness. For each plant species, including *A. artemisiifolia*, both presence and coverage were recorded. The total vegetation coverage was evaluated by two different people and coded using the Braun-Blanquet scale which was transformed into percentage covers (Westhoff & van der Maarel, 1978) that served as input data for further analysis, including 6 classes from 0.5 % for rare plants to 90 % for more common plants. Finally, the number of *A. artemisiifolia* individuals per m² into each survey area and the range population sizes in the whole site were also assessed.

Soil sampling and analysis

About one litre of soil from the upper 10 cm depth was collected in each site after removing the surface litter. Samples were air-dried and sieved with a 2-mm pore-size sieve. Soil analyses were carried out using the French standardization methods edited by the AFNOR group. Samples were analysed for pH KCl (1 mol/l) using NF

Review Copy

ISO 10390 normalized method, for total and active calcium carbonate (CaCO3) using the NF ISO 10693 and AFNOR NF X 31-106 Drouineau-Galet normalized method, and for total carbon (C) and nitrogen (N) using the NF ISO 10694 and NF ISO 13878 normalized method. The ratio of total C to total N (C/N) was also calculated as an estimate of soil quality for plant growth. Furthermore, the structural property of soil (texture) was analyzed by studying the proportion of particle sizes: clay (< 2 µm), silt (2 µm - 50 µm) and sand (50 µm - 2000 µm).

Statistical analysis

The species richness (*S*, species number per site), Shannon diversity index (*H'*) and the evenness index (*J*) were used to characterize the plant community, and were calculated taking into account all data relative to *A. artemisiifolia*. The frequency *Fr* (presence among all the sampled sites) was also calculated to characterize the plant fidelity to *A. artemisiifolia*. Shannon diversity index (*H'*) was calculated using species covers as basic values (Hejda & Pysek, 2006) and the evenness index was calculated as $J = H' / \ln(S)$.

The total percentage of therophytes (annuals), hemicryptophytes (overwintering organs at ground level), geophytes (overwintering organs in the soil), chamaephytes (overwintering organs above the soil, 10–30 cm, shrubs) and phanerophytes (high woody plants) was based on the number of counts and evaluated as such. In order to characterize the significant flora associated with *A. artemisiifolia*, Raunkiaer's life form, the preferential germination period, the plant Grime's strategy, the invasive plant status in France, the seed-dispersal system and the photosynthetic pathway (C3/C4) were determined for the most frequent plant species associated with *A. artemisiifolia* (*Fr* > 20

Review Copy

%), using bibliographical database. The invasive plant status in France was determined according to the latest published invasive plant list (Muller, 2004).

Mean (*S*), (*H'*), (*J*,) total vegetation coverage, specific *A. artemisiifolia* coverage and population size were compared among habitat types using one-way ANOVA or Kruskal-Wallis analysis of variance when normality and homogeneity of data were not satisfied. Additional pairwise multiple comparison tests of Bonferroni were used after analysis of variance.

In order to evaluate the pattern of site structure relating to vegetation composition, a matrix of the species sampled among all sites was analyzed using the multivariate approach of correspondence analysis (CA) on presence-absence data (Legendre & Legendre, 1998). Statistics of CA, such as eigenvalues and the percentage of explained proportion of variance for the first three axes, were also calculated.

The soil characteristics were analyzed by looking for minimum, lower quartile, median, upper quartile and maximum range of data in order to evaluate the amount of variation within each soil variable.

The relationship between vegetation communities and environmental variables was evaluated using a canonical correspondence analysis (CCA; Ter Braak, 1986). The CCA created an ordination which maximized the correlation between vegetation and explanatory (biotic or abiotic) variables. Data of species coverage (%) - and the data of the species present at least in two sites (*Fr* > 2 %, N = 155) - were used for the CCA analysis. A Monte Carlo permutation test (1000 permutations) was used to test the null hypothesis that the variations in vegetation community composition were not related to variations induced by the biotic and abiotic factors. Following Tamado & Milberg, (2000), a CCA using the percentage cover of *A. artemisiifolia* was performed as the

Review Copy

only explanatory variable to ordinate the distribution of other species along the *A. artemisiifolia* cover gradient. Statistical analyses were performed using SYSTAT 11 and were assessed at $\alpha = 0.05$ level.

Results

Vegetation

A total of 276 plant species belonging to 177 different genera and to 51 botanical families were found over the 48 studied sites. The most four represented botanical families were *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae* and *Plantaginaceae*, including 48, 41, 18 and 14 species respectively (Fig. 2). Among all the species sampled, the main two life forms were the hemicryptophytes (45.8 %) and the therophytes plants (40.1 % - Fig. 3). As expected, the geophytes (8.3 %), phanerophytes (4.0 %) and chamaephytes (1.8 %) were less represented due to the open habitats where surveys were carried out. The wasteland habitats contained more geophytes than roadsides and riverbanks, whereas riverbanks contained more phanerophytes and chamaephytes than wastelands and roadsides. The field-crop habitats have a different life form distribution, with a majority of therophytes (58.6 %) and a minority of hemicryptophytes (35.4 %) and geophytes (6.1 %). The non-native plant species introduced in France occurring along with *A. artemisiifolia* represented 22 % (60 species) of this whole vegetation, but only five actual major invasive species were detected: *Buddleja davidii* Franch., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Conyza sumatrensis* (Retz.) Walker, *Reynoutria japonica* Houtt. and *Senecio inaequidens* DC.

Review Copy

In more than 20 % of the sites, a total of 29 plant species was associated with *A. artemisiifolia* (Table 1) while 126 species had a frequency of 4 % - 20 % and 121 species were found only once (*Fr* = 2 %). Among the 29 species, the most frequent ones were *Chenopodium album* L. (*Fr* = 52 %), *Polygonum aviculare* L. (*Fr* = 46 %), *Lolium perenne* L. (*Fr* = 44 %), *Plantago lanceolata* L. (*Fr* = 40 %) and *Convolvulus arvensis* L. (*Fr* = 40 %). The two most frequent species (*C. album*, *P. aviculare*) were therophytes and ruderal weeds like *A. artemisiifolia*, but also cosmopolite and field-crop commensal plants. The three others (*L. perenne, P. lanceolata, C. arvensis*) were hemicryptophytes and competitive ruderal plants. Among the most frequent plants (Table 1) only one non-native plant, *C. sumatrensis,* is presently considered as an invasive plant in France. Among the most frequent plants (*Fr* > 20 %), all shared a ruderal strategy associated or not with competitive and/or stress tolerance abilities. The seven most frequent plants associated with *A. artemisiifolia* did not possess a particular seed-dispersal system (barochory). The other plants were anemochores, zoochores or barochores. Among all the species found along with *A. artemisiifolia* across the 48 sites, 36.8 % were zoochores, 36.4 % barochores, 23.4 % anemochores and only 3.3 % were hydrochores. A majority of the most frequent plants associated with *A. artemisiifolia* (90 %) have a C3 photosynthetic pathway (Table 1) as is the case for the whole plant database (data not shown).

The specific richness (*S*) among sites ranged from 6 to 47 species (Table 2) and was significantly different from habitats (one-way ANOVA, $F = 9.891$, $P < 0.001$). The species number found in field-crops was lower than in wasteland and riverbank habitats (Fig. 4a). Shannon diversity index (*H'*) showed the same significant pattern of distribution as specific richness (one-way ANOVA, $F = 7.938$, $P < 0.001$), whereas the

Review Copy

evenness index (*J*) was not significantly different (Kruskal-Wallis test, $H = 1.678$, $P = 0.795$) between habitats (Fig. 4b).

The estimated size of *A. artemisiifolia* population was smaller and patchy in roadside habitats (1375 ± 595 plants) than in other ones (field-crops, 4657 ± 843; wastelands, 5639 ± 1200; riverbanks 4214 ± 1417), but no significant difference was detected (Kruskal-Wallis test, $H = 7.194$, $P = 0.126$). The total coverage of vegetation was lower in riverbank habitats (40 ± 8 %) than in other habitats (field-crops, 71 ± 5 %; wastelands, 71 ± 6 %; roadsides, 57 ± 11 %), but no general significant difference was detected (Kruskal-Wallis test, $H = 9.110$, $P = 0.058$). Nevertheless, the *A. artemisiifolia* coverage was significantly different between habitats (Kruskal-Wallis test $H = 9.603$, $P = 0.048$), with higher levels in field-crops (28 ± 7 %) than in the other habitat types (roadsides 13 ± 1 %, wastelands 12 ± 5 %, riverbanks 12 ± 3 %).

The correspondence analysis (CA) on presence-absence data summarized the distribution of the 277 species sampled among the 48 studied sites (Fig. 5). The first two CA axes accounted for 9.66 % of the variation on the data axes. The first factorial plan encompasses 4.92 % and the second, 4.74 % of the total variance. The eigenvalues of the first two axes were relatively high (axis 1: 0.53, axis 2: 0.51) and showed the correlation between species and sites. The species were structured according to the habitat types that were previously distinguished during the sampling. According to the species composition, the axis 2 discriminates the habitats based on environmental characteristics, such as soil texture or chemicals. Riverbank and field-crop habitats were well discriminated, whereas wastelands and roadsides were poorly distinguished. The CA indicated the presence of three different ecological habitats based on plant communities compared to the four distinguished *a priori* before sampling. The axis 1 of

Review Copy

the CA discriminated mostly the southern, central and northern sites according to their latitude.

Soil analysis

The soil texture of the 48 studied sites ranged from sand to clay or silt loam (Appendix B). The majority of *A. artemisiifolia* populations was observed on sandy soils. The median values among the 48 sites for soil texture were: 62.4 % of sand, 23.8 % of silt and 14.7 % of clay (Table 3). However, as minimum and maximum values of soil fractional composition revealed, *A. artemisiifolia* was found growing in very different soil textures. The same pattern of variability was found for chemical properties of soils. *Ambrosia artemisiifolia* was able to grow on acid or alkaline soils (extreme values of pH KCl: 4.1 - 8.6) but the majority of sites ranged from 7 to 8 of pH KCl. All the other soil parameters (N, C/N, organic matter, CaCO3) analyzed showed also considerable variations between colonized sites (Table 3). Nevertheless, the majority of sites had a median C/N ratio of 10.7, which is very efficient for plant growth.

Relationship between environmental variations and the distribution of species

The proportion of variance explained by the first three CCA axes was small (12.9 %), due to the large number of species (155), sites (48) and environmental variables (12) analyzed. However, the ordination was significant ($P < 0.001$ – Monte Carlo randomization test), indicating that the CCA provided a satisfactory summary of the relationship between the species distributions and the environmental variables (Table 4, Fig. 6). The distributions of species varied widely in response to the two opposite soil textures (clay and sand) and, to a lesser extent, to N and pH KCl (Fig. 6).

Review Copy

The first CCA axis was most strongly and positively associated with the sand soil texture (Table 4). It was also positively correlated with clay, C/N, pH KCL, organic matter (Om), CaCO3 and *A. artemisiifolia* coverage (AMBEL-cov), and negatively correlated with (*S*), N, *A. artemisiifolia* density per m² (AMBEL-dens), *A. artemisiifolia* population size (AMBEL-pop) and vegetation coverage (VEG-cov) (Table 4). This resulted in sites with higher sand percentage, pH, C/N and (*S*), and lower clay percentage, vegetation coverage, N and organic matter, well separated in ordination space from the sites with opposite characteristics. The second CCA axis was also very strongly and negatively associated with the second clay soil texture, whereas the third axis was negatively associated with soil characteristic variable N (Table 4).

However, the three *A. artemisiifolia* variables (coverage, population size and density) did not have a strong correlation on any axis and were almost opposite to the general trend observed between the other environmental variables and species. Such a pattern shows that *A. artemisiifolia* can develop indifferently in all the sites sampled without any relationship with the major environmental variables that discriminate the main vegetation.

Review Copy

Discussion

The large ecological breadth of *A. artemisiifolia* established on the basis of vegetation and soil characteristics of the habitats colonized was clearly demonstrated in the present study. Successful and widespread colonizing plant species often occur in different habitats, and thus are thought to be characterized by a wide environmental tolerance (Mack *et al.*, 2000). In a changing environment, being able to exploit a wider range of nutrients or habitats may give the invading plants a selective advantage over

the native species. In spite of the fact that species-poor communities are assumed to be more prone to invasions than those that are species-rich (Elton, 1958), *A. artemisiifolia* was found occurring both in low and high species-diversity communities (6 - 47 species). In the same way, *A. artemisiifolia* did not appear to have any impact on the species diversity of the community as can sometimes be observed with invasive species (Mack *et al.*, 2000; Hejda & Pysek, 2006).

The vegetation sampled over the 48 sites analyzed with *A. artemisiifolia* represented distinct ecological groups, which confirmed the generalist (ubiquitous) character of the species. This species could be found in a very large class of soil textures and nutrient contents and in very acid or basic soils, poor or rich in nutrient contents. In its native area, *A. artemisiifolia* was found to develop optimal populations in different ranges of pH (6-7) and soil texture (silt loam, silty clay loam; Basset & Crompton, 1975) as was found in France. However, plants observed on strongly acid soils, in its native area, were described as less vigorous. In the present study no relationship was found between *A. artemisiifolia* characteristics, such as vigour or plant height, and environmental factors. These results indicated that *A. artemisiifolia* cannot only be considered as a plant of uncultivated and depleted soils (Ducerf & Thiry, 2003). Furthermore, its tolerance to drought stress and its adaptation to salinity (DiTomaso, 2004) increase its spread potential and may explain its presence on very poor substratum. The capacity of *A. artemisiifolia* to develop in drought or poor nutrient soil can be facilitated by its capacity to create symbiotic interactions with arbuscular mycorrhizal fungi (Fumanal *et al.*, 2006). Thus, *A. artemisiifolia* appeared to be very tolerant to suboptimal conditions, and was able to accommodate to various environments.

Review Copy

If its substratum requirements cannot be considered as a constraint to its spread, the cold temperature and more precisely the appearance of the first frost temperature can limit the development of the species by seed destruction before maturation (Allard 1943) as is the case for the invasive species *Impatiens glandulifera* Royle (Willis & Hulme, 2002). Even if viable seeds can be produced occasionally, this climate limitation can explain the low or the non-persistence of *A. artemisiifolia* in Belgium (Lambinon *et al.*, 2004), in Britain (Rich, 1994) or in Lithuania (Gudzinskas, 1993).

In this study, it was observed that *A. artemisiifolia* occurred in different habitats along with some other non-native species and with species from early successional stages. Similar results were observed for other invasive species: Tamado & Milberg (2000) showed that *Parthenium hysterophorus* L. was recorded with a weedy annual flora and with many other non-native species, and Bornkamm (2002) showed that *Senecio inaequidens* DC occurred in a large number of vegetation types and in many plant communities. However, *A. artemisiifolia* does not modify the communities and does not represent a threat to the plant biodiversity of the different invaded areas as can be clearly observed for other invasive species such as *Impatiens glandulifera* Royle (Hejda & Pyšek, 2006). The two species most frequently associated with *A. artemisiifolia* were *C. album* and *P. aviculare*. In France, these species are considered as very common and generalist weeds (Jauzein, 2001) which are found in fields as well as in wastelands and disturbed areas. The French Flora database SOPHY (http://sophy.u-3mrs.fr/sophy.htm) indicated that *C. album* and *P. aviculare* were two species strongly associated with each other in flora surveys. As *A. artemisifolia* appeared to be strongly associated with these two species in terms of life history traits

Review Copy

and ecology, and in the actual context of climate change, its potential of future spread in France and in Europe seems to be very important.

From a biological point of view, recent studies showed that *A. artemisiifolia* demographic expansion will not be limited by herbivory predation in its new area of introduction (Genton *et al.*, 2005). Even if *A. artemisiifolia* is present in natural riparian habitats, such as riverbanks of South and West of France, no long-lived populations of *A. artemisiifolia* were presently described in forests or in undisturbed natural meadows. In its native area, *A. artemisiifolia* dominates abandoned fields during the first years, but is then eliminated by the competition due to perennial herbs and shrubs (Bazzaz, 1974). If *A. artemisiifolia* appears to be a successful pioneer in early successional habitats with a high degree of disturbance (erosional area, burning places), the species does not seem to be able to compete or exploit efficiently the resources in later successional ecosystems to develop permanent populations (Basset & Crompton, 1975). According to Bonnot (1967), *A. artemisiifolia* grows everywhere insofar as the competition is low and the ecosystem regularly human disturbed, and such situation explained why it is not associated with particular phytosociological groups.

Like other introduced species favoured by habitat fragmentation, *A. artemisiifolia* seemed to be promoted by anthropogenic disturbances and habitat degradation. Human activities disrupted the landscape and enabled *A. artemisiifolia* to prosper on fragmented non-natural areas where a complete control is achieved with difficulty. The pollen is naturally transported by the wind at both short and long distances (Clot *et al.*, 2002) and the seeds are dispersed mostly through human activities at both short and long distances. In this context, the occurrence of disturbed sites may be advantageous for the invasive process of *A. artemisiifolia*. The plant demography is

Review Copy

characterized by a long-term persistent seed bank (Basset & Crompton, 1975), but the impact of the seed bank on the demography is certainly very different according to the habitats, the nature of the substratum and the disturbance regime. The role of the seed bank is certainly more important in fields and on riverbanks than on roadsides or in urban areas where the soil is not removed. In turn, a persistent seed bank in successional and abandoned fields will be very important to restart a new population when disturbance will occur.

Ambrosia artemisiifolia has been present in French cultivated areas since 1863. If some data indicate that its introduction has not always been successful (Chauvel *et al.*, 2006), the South of the Rhone valley was the main point of naturalization and expansion of the species, as Allard (1943) had already predicted many years earlier. Its recent spread in different areas is explained by the co-occurrence of different factors, such as the modifications of cropping systems (Chollet *et al.*, 1999) or the increasing urbanization around cities (Bonnot, 1967). While *A. artemisiifolia* was first introduced in fields (Chauvel *et al.*, 2006), the species is now present in other areas, such as roadsides, which is very common for non-native species (Christen & Matlack, 2006). For *A. artemisiifolia,* the function of corridor or perennial habitat of the roadsides (Christen & Matlack, 2006) is not clearly established, as the two habitats can be completely separated in space. No reliable data indicate whether roadside populations are stable, but the species certainly propagates along road corridors at short distance, but other vectors such as combine harvester or birdseed food (Hanson & Mason, 1985) are also involved in long-distance transport.

The ability of *A. artemisiifolia* to infest different habitats hinders the establishment of a relevant management framework to control this weed. Even if the control of *A.*

Review Copy

artemisiifolia in field crops is sometimes difficult due to agronomical or environmental constraints, a better use of alternative methods and crop rotation should certainly avoid the development of high populations. Furthermore, the development of *A. artemisiifolia* in different habitat types requires concerted actions (Bohren, 2006) to avoid seed contaminations between these habitats. The seed bank dynamics is certainly different among habitat types such as roadsides and fields where the soil tillage can bury seeds at different depths. But the control of the species at the stage of early spread is essential to stop its invasion. Finally, the difficulty to obtain both the control of the pollen production (public health) and the seed production in different habitats with a unique treatment could also explain the spread of *A. artemisiifolia.*

This study confirmed that *A. artemisiifolia* can invade all open disturbed areas (Basset & Crompton, 1975; Gudzinskas, 1993; Chauvel *et al.,* 2006). As most American weeds introduced in France, its late emergence favoured its development in annual spring crops such as soya or maize. Another explanation of the success of *A. artemisiifolia* could be that, in France, a few native weeds have a summer cycle (Jauzein, 2001). The success of species such as *Xanthium* spp. or *Amaranthus* spp. could be explained by the existence of empty ecological niches in French flora, where few native species can compete with alien species.

Disturbance is generally regarded as a prerequisite to invasions, especially when invasions are of anthropogenic origins (Lozon & MacIsaac, 1997). In the case of *A. artemisiifolia*, the effect of anthropogenic development seems to be the major causal factor of its invasion (Bazzaz, 1974; Basset & Crompton, 1975; Chauvel *et al.*, 2006). While specialist species seem to avoid developed areas, generalist species are more tolerant and may even benefit from human development (Richmond *et al.*, 2005). In

Review Copy

France, *Ambrosia artemisiifolia* could be better described as an alien generalist species occupying a free ecological niche or as a winner species (McKinney & Lockwood, 1999) than as a "transformer" species (Richardson *et al.*, 2000). The presence of A. artemisiifolia as a weed in fields, along with the key issue of allergy it entails because of its pollen, will require a firm control of its spread.

Acknowledgements. This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and by the Regional Council of Burgundy. We thank Jean-Luc Demizieux for his helpful comments on the manuscript.

Review Copy

References

ALLARD HA (1943) The North American ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science* **98**, 292-293.

ALSTON KP & RICHARDSON DM (2006) The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation* **132**, 183-198.

BASSETT IJ & CROMPTON CW (1975) The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* **55**, 463-476.

BAZZAZ FA (1974) Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant. *Ecology* **55**, 112-119.

BOHREN C (2006) *Ambrosia artemisifolia* L. – in Switzerland: concerted action to prevent further spreading. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **58** (11) 304-308.

BONNOT EJ (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* **36**, 348-359.

BORNKAMM R (2002) On the phytosociological affiliations of an invasive species *Senecio inaequidens* in Berlin. *Preslia* **7**, 395–407.

CHAUVEL B, DESSAINT F, CARDINAL-LEGRAND C & BRETAGNOLLE F (2006) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* **33**, 665-673.

CHOLLET D, DRIEU Y, MOLINES J & PAUGET J (1999) Comment lutter contre l'ambroisie à feuilles d'armoise. *Perspectives Agricoles* **250**, 78-82.

CHRISTEN D & MATLACK G (2006) The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach. *Conservation Biology* **20**, 385-391.

Review Copy

CLOT B, SCHNEITER D, TERCIER P, GEHRIG R, ANNIE G & THIBAUDON M (2002) Ambrosia pollen in Switzerland: produced locally or transported? *European Annals of Allergy and Clinical Immunology* **34**, 126-128.

DITOMASO A (2004) Germination behaviour of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities. *Weed Science* **52**, 1002-1009.

DUCERF G & THIRY C 2003. *Les plantes bio-indicatrices : guide de diagnostic des sols*. 1st edn, Promonature, Briant, France.

ELTON CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University of Chicago Press, Chicago, USA.

FUMANAL B, PLENCHETTE C, CHAUVEL B & BRETAGNOLLE F (2006) Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza* **17**, 25–35.

GENTON BJ, KOTANEN PM, CHEPTOU PO, ADOLPHE C & SHYKOFF JA (2005) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia* **146**, 404–414.

GUDZINSKAS Z (1993) Genus *Ambrosia* L. (*Asteraceae*) in Lithuania. *Thaiszia* **3**, 89-96.

HANSON CG & MASON JL (1985) Bird seed aliens in Britain. *Watsonia* **15**, 237-252.

HEJDA M & PYŠEK P (2006) What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biological Conservation* **132**, 143-152.

JAUZEIN Ph (2001) Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. In: *Agriculture et biodiversité des plantes - Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, Vol.21. (eds. S Le Perchec, P Guy & A Fraval), 43-64. INRA, Paris, France.

LAMBINON J, DELVOSALLE L & DUVIGNEAUD J (2004) Nouvelle Flore de Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes

Review Copy

et Spermatophytes). 5th edn. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise, Belgium.

LEGENDRE P & LEGENDRE L (1998) Numerical Ecology. 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

LEVINE J & D'ANTONIO CM (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oïkos* **87**, 15-26.

LOZON JD & MACISAAC HJ (1997) Biological invasions: are they dependant on disturbance? *Environmental Review* **5**, 131-144.

MACK RN, SIMBERLOFF D, LONSDALE WM, EVANS H, CLOUT M & BAZZAZ FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* **10**, 689-710.

MCKINNEY ML & LOCKWOOD JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 450-453.

MULLER S (2004) Plantes invasives en France. (Patrimoines naturels, vol. 62). Eds. Museum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

RICH TCG (1994) Ragweeds (*Ambrosia* L.) in Britain. *Grana* **33**, 38-43.

RICHMOND CE, BREITBURG DL & ROSE KA (2005) The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling* **188**, 279-295.

RICHARDSON DM, PYŠEK P, REJMÁNEK M, BARBOUR MG, PANETTA FD & WEST CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution* **6**, 93-107.

ROY J (1990) *In search of the* characteristics of plant invaders. In: *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin* (eds AJ Di Castri & M Debussche), 335-352. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Review Copy

TAMADO T & MILBERG P (2000) Weed flora in arable fields of eastern Ethiopia with emphasis on the occurrence of *Parthenium hysterophorus*. *Weed Research* **40**, 507-521.

TER BRAAK CJF (1986) Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**, 1167-1179.

TILMAN D (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**, 81-92.

WESTHOFF W & VAN DER MAAREL E (1978) *The Braun–Blanquet approach*. In: *Classification of Plant Communities*. (ed. RH Whittaker), 287–399. Dr. W. Junk Publisher, The Hague, The Netherlands.

WILLIS SG & HULME PE (2002) Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? *Functional Ecology* **16**, 530-539.

Review Copy

Table 1 The first 29 plant species associated with *Ambrosia artemisiifolia* (frequency across site, *Fr* ≥ 20 %) with their family, frequency across sites (*Fr*), Raunkiaer's life form, start of development seasons, Grime's strategy, seed dispersal system and photosynthetic pathway. Raunkiaer's life form: (T) therophyte, (H) hemicryptophyte, (G) geophyte; Grime strategy: (R) ruderal, (CR) competitive ruderal, (SR) stress tolerant ruderal, (CSR) competitive stress tolerant ruderal, (nd) not determined

Table 2 Vegetation characteristics at the studied sites described by specific richness (*S*), Shannon index of diversity (*H'*), evenness index (*J*) and the total coverage of vegetation. Characteristics of *A. artemisiifolia* occurring in each site were represented by their individual coverage and plant density per m²

Table 3 Summarized statistics of structural and chemical properties of soil in sites occupied by *Ambrosia artemisiifolia*. (see detailed data in appendix B). CV: coefficient of variation

Table 4 Results of the canonical correspondence analysis (CCA), relating the relative coverage of the 150 plant species occurring at least in two sites to the 12 environmental variables observed in 48 French sites. The species-environment correlations for axes 1-3 were significant ($P < 0.001$) based on a Monte Carlo randomization test using 1 000 permutations. *: high value per columns for the inter-set correlations of environmental variables

Review Copy

Fig. 1 Location of the 48 French sites with *Ambrosia artemisiifolia* populations, studied in 2006. *Ambrosia artemisiifolia* populations were selected in four habitat types across its present central and peripheral invasive distribution area: (□) riverbanks, (○) roadsides, (+) field-crops, (△) wastelands.

Fig. 2 The most 14 represented botanical families (including at least five species) among the 51 observed, belonging to *Ambrosia artemisiifolia* populations under natural conditions.

Fig. 3 Percentage of therophytes, geophytes, hemicryptophytes, chamaephytes and phanerophytes species life forms (Raunkiaer) among the whole species occurring in *Ambrosia artemisiifolia* populations. Total percentages of life forms were represented as those from the four habitat types distinguished for *A. artemisiifolia* sampling sites: wastelands, field-crops, roadsides and riverbanks.

Fig. 4 Mean (± SE) of the specific richness (a) and of Shannon *H'* (open bars) / Evenness *J* (hatched bars) index (b) across the four habitat types. Same letters indicate no significant differences ($P > 0.05$) using the Bonferroni pairwise test.

Fig. 5 The factorial correspondence analysis illustrates the population structure based on vegetation composition. The first axes represent 9.66 % of the total variance (axis 1: 4.92 %, axis 2: 4.74 %). The four different habitats of the populations defined *a priori* were represented by different symbols: (□) riverbank, (○) roadside, (+) field-crop, (△) wasteland.

Review copy

Fig. 6 The canonical correspondence analysis illustrates the relationship between species distribution and environmental variables. The analysis was performed on species coverage data. The environmental variables represented as biplot vectors in the ordination were: *Ambrosia artemisiifolia* population size (AMBEL-pop), *A. artemisiifolia* plant density per m² (AMBEL-dens), percent coverage of *A. artemisiifolia* (AMBEL-cov, coverage of total vegetation (VEG-cov), specific richness (*S*), carbonate calcium (CaCO3), pH KCl, organic matter (Om); nitrogen (N), ratio between carbon and nitrogen (C/N), percentage of soil particle < 2 µm (Clay) and percentage of soil particle from 50 to 2000 µm (Sand). The proportion of variance explained by the two axes was 25.60 % (axis 1: 13.12 %, axis 2: 12.48 %).

Review Copy

Appendix A Site locations and habitats in France of *Ambrosia artemisiifolia* populations analysed for vegetation survey and soil analysis. The invasive position of populations and the estimation population size was also signalled

Appendix B Detailed data on soil texture with its fractional composition, and chemical properties of soils in sites occupied by *Ambrosia artemisiifolia*. Soil textures were defined according to the USDA soil taxonomy. (nd) not determined

Review Copy

Table 1

Species	Family	Frequency (*Fr*)	Life form	Start of development	Grime strategy	Seed dispersal	Photosynthetic pathway
Ambrosia artemisiifolia	Asteraceae	100	T	Spring summer	R	barochore	C3
Chenopodium album	Amaranthaceae	52	T	Spring summer	R-CR	barochore	C3
Polygonum aviculare	Polygonaceae	46	T	Spring summer	R	barochore	C3
Lolium perenne	Poaceae	44	H	Autumn	CR	barochore	C3
Plantago lanceolata	Plantaginaceae	40	H	Ind	CR	barochore	C3
Convolvulus arvensis	Convolvulaceae	40	H	Spring summer	CR	barochore	C3
Artemisia vulgaris	Asteraceae	38	H	Spring	CR	barochore	C3
Polygonum persicaria	Polygonaceae	38	T	Spring summer	R	barochore	C3
Papaver rhoeas	Papaveraceae	35	T	Autumn spring	SR	anemochore	C3
Cirsium arvense	Asteraceae	33	G	Winter spring	SR	anemochore	C3
Setaria viridis	Poaceae	33	T	Summer	nd	zoochore	C4
Fallopia convolvulus	Polygonaceae	29	T	Winter spring	R	anemochore	C3
Rumex crispus	Polygonaceae	27	H	Ind	CR	anemochore	C3
Mercurialis annua	Euphorbiaceae	27	T	Spring	nd	zoochore	C3
Lactuca serriola	Asteraceae	25	T	Autumn spring	(S)R	anemochore	C3
Echinochloa crus-galli	Poaceae	25	T	Summer	nd	zoochore	C4
Elytrigia repens	Poaceae	23	G	Winter spring	CR	zoochore	C3
Kickxia spuria	Scrophulariaceae	23	T	Spring summer	nd	zoochore	C3
Silene latifolia	Caryophyllaceae	23	H	Spring	nd	anemochore	C3
Anagallis arvensis	Primulaceae	23	T	Spring	R-SR	barochore	C3
Daucus carota	Apiaceae	23	H	Autumn spring	nd	zoochore	C3
Conyza sumatrensis	Asteraceae	23	H	Autumn spring	R	anemochore	C3
Crepis foetida	Asteraceae	23	T	Autumn	(S)R	anemochore	C3
Medicago lupulina	Fabaceae	21	H	Autumn	SR	barochore	C3
Trifolium pratense	Fabaceae	21	H	Autumn	nd	zoochore	C3
Picris hieracioides	Asteraceae	21	H	Spring	nd	anemochore	C3
Taraxacum officinale	Asteraceae	21	H	Ind	R-CSR	anemochore	C3
Plantago major	Plantaginaceae	21	H	Spring summer	CR	barochore	C3
Solanum nigrum	Solanaceae	21	T	Summer	R	zoochore	C3
Cynodon dactylon	Poaceae	21	G	Spring summer	CR-CS	barochore	C4

Review Copy

Table 2

Site	Specific richness (S)	Shannon index (H')	Evenness index (J)	Total vegetation cover (%)	*A. artemisiifolia* cover (%)	*A. artemisiifolia* density (m²)
1	19	2.827	0.889	90	14	20
2	19	1.982	0.382	90	57	500
3	21	2.750	0.745	32	14	10
4	34	3.318	0.812	90	3	5
5	24	2.466	0.491	57	14	15
6	33	2.052	0.236	32	14	20
7	15	1.732	0.377	57	14	7
8	10	1.685	0.539	90	32	100
9	18	2.833	0.945	90	3	150
10	13	1.626	0.391	32	14	5
11	40	2.410	0.278	57	0.5	1
12	32	2.608	0.424	32	14	5
13	47	3.420	0.651	32	3	1
14	32	1.899	0.209	90	90	150
15	17	1.920	0.401	90	3	1
16	20	5.674	14.560	14	3	1
17	43	2.925	0.433	57	14	2
18	24	2.275	0.405	90	14	20
19	20	2.296	0.497	32	14	10
20	29	2.607	0.468	32	3	2
21	36	2.730	0.426	90	32	500
22	14	1.547	0.336	90	14	3
23	31	2.524	0.402	90	14	20
24	23	1.036	0.123	90	57	30
25	15	1.222	0.226	90	0.5	50
26	6	1.257	0.586	57	14	1
27	21	2.380	0.515	14	14	5
28	19	2.104	0.431	32	14	10
29	12	3.285	2.226	57	0.5	1
30	27	2.355	0.390	32	14	10
31	29	2.069	0.273	90	3	20
32	9	1.679	0.595	90	14	10
33	42	3.013	0.485	90	14	30
34	22	1.915	0.309	32	14	50
35	28	2.563	0.463	57	14	140
36	23	3.902	2.153	14	3	1
37	9	1.081	0.327	90	90	50
38	15	1.850	0.424	32	14	1
39	47	3.420	0.650	57	14	50
40	13	1.155	0.244	57	32	50
41	13	1.388	0.308	90	14	30
42	16	1.784	0.372	90	14	10
43	15	0.950	0.172	90	57	50
44	19	2.020	0.397	32	3	3
45	18	3.507	1.853	57	0.5	1
46	21	2.059	0.373	57	14	30
47	25	2.026	0.303	90	57	200
48	24	2.404	0.461	90	14	2

Review Copy

Table 3

Environmental factor	Minimum	1st Quartile	Median	3rd Quartile	Maximum	CV (%)
Clay % (<2 µm)	1.8	7.2	14.7	25.4	42.8	65.7
Silt % (2-50 µm)	0.8	12.6	23.8	37.4	64.0	62.7
Sand % (50-2000 µm)	11.5	32.6	62.4	80.0	97.4	45.5
N (g/kg)	0.1	0.7	1.4	1.9	5.4	75.9
C/N	0.7	9.2	10.7	14.3	38.7	54.4
pH KCl	4.1	7.2	7.7	7.9	8.6	14.8
Organic matter (g/kg)	0.6	15.1	26.8	46.6	209.0	100.1
CaCO3 (g/kg)	0.2	9.5	94.1	309.0	761.0	119.0

Review Copy

Table 4

Variable	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Eigenvalues	0.624	0.594	0.544
Percentage of variance	4.564	4.342	3.977
Cumulative percentage	4.564	8.907	12.883
Cumulative constraint percentage	13.116	25.596	37.024
Inter-set correlations of environmental variables			
specific richness (*S*)	-0.167	-0.205	-0.581
Clay (%)	1.034	-1.246*	0.198
Sand (%)	1.416*	-0.554	-0.418
N	-0.801	0.124	-0.719*
C/N	0.033	-0.071	0.014
pH KCl	0.359	0.341	0.054
Organic matter (Om)	0.417	-0.106	0.314
CaCO3	0.054	-0.025	0.347
A. artemisiifolia density per m² (AMBEL-dens)	-0.152	0.033	-0.321
A. artemisiifolia coverage (AMBEL-cov)	0.525	-0.034	0.473
A. artemisiifolia population size (AMBEL-pop)	-0.222	0.224	-0.209
Total vegetation coverage (VEG-cov)	-0.031	0.160	-0.438

Review Copy

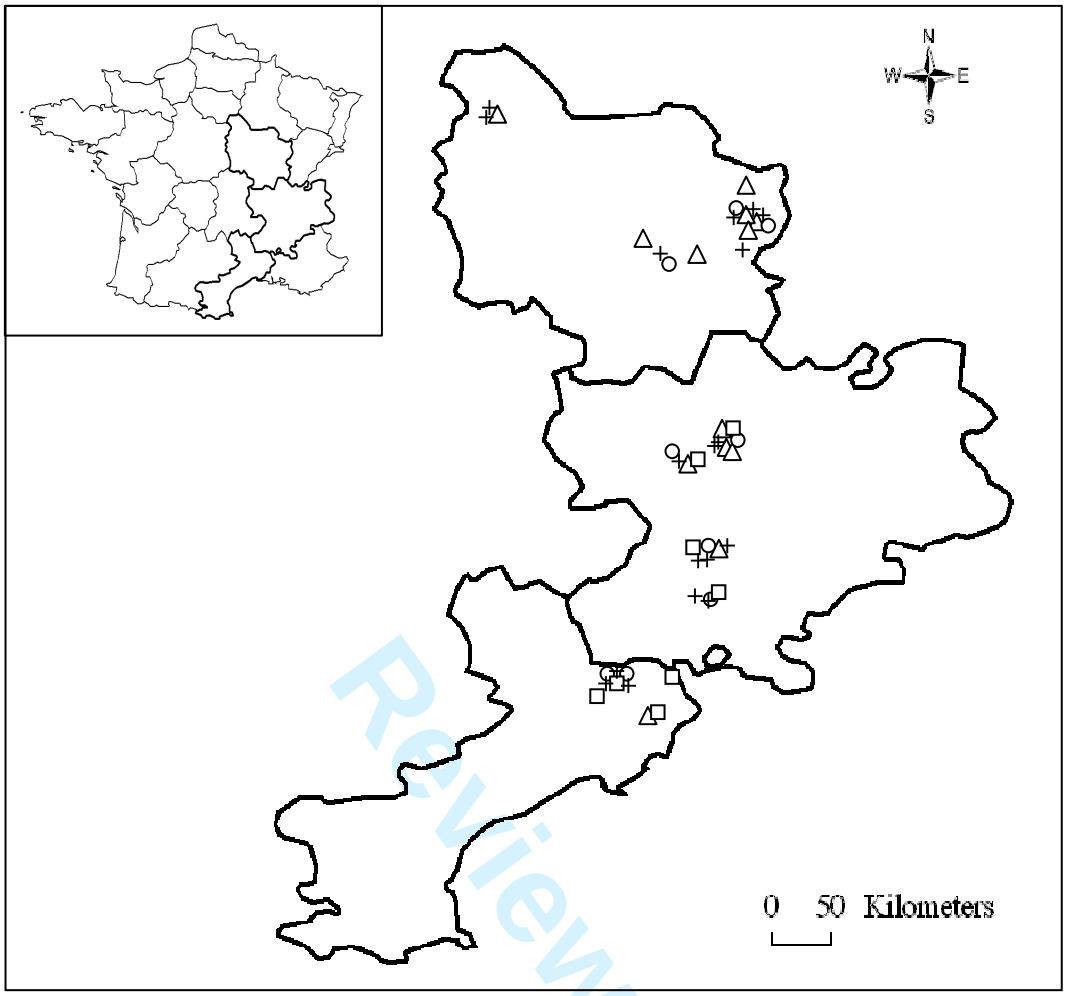


Fig. 1

Review Copy

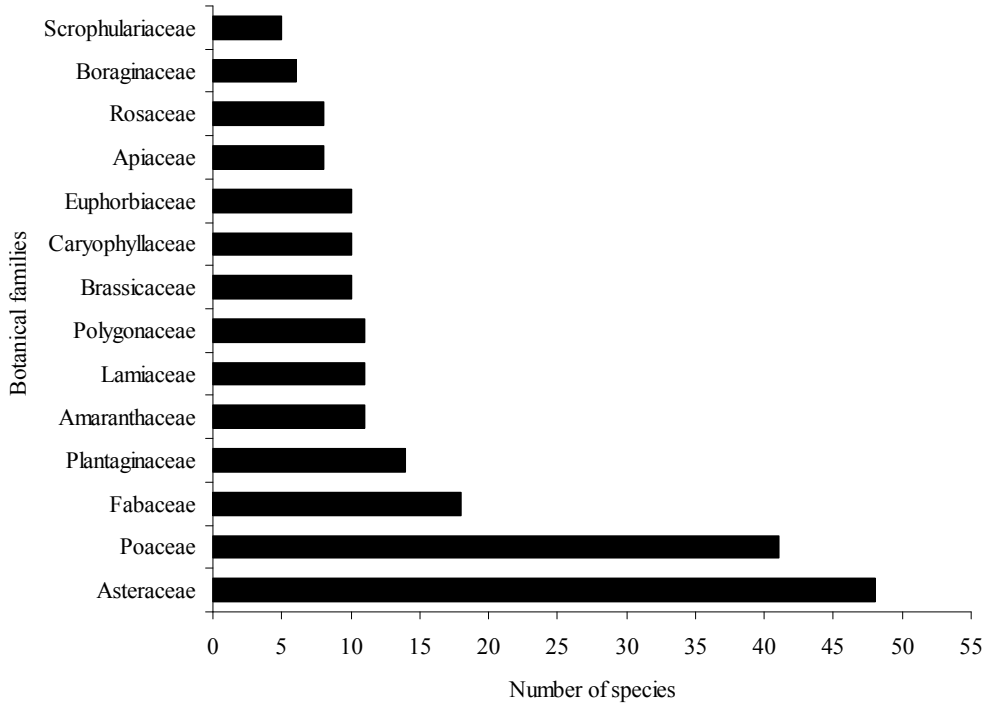


Fig. 2

iew Copy

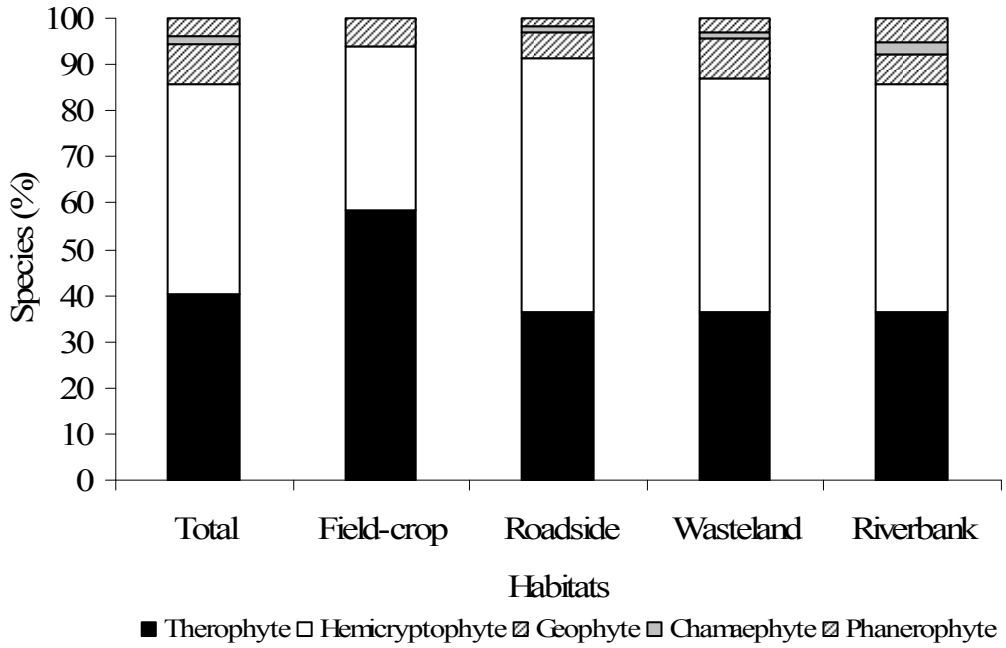


Fig. 3

view copy

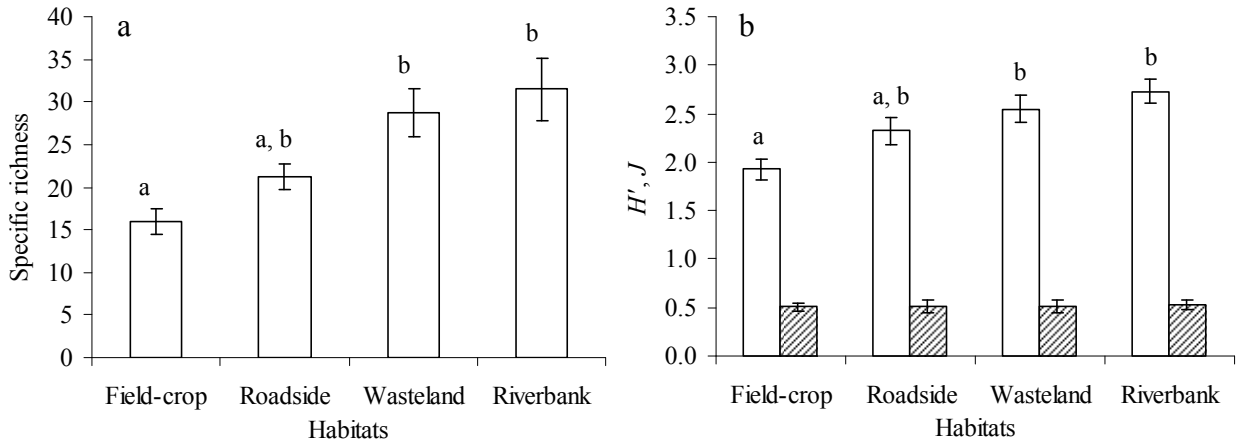


Fig. 4

Review Copy

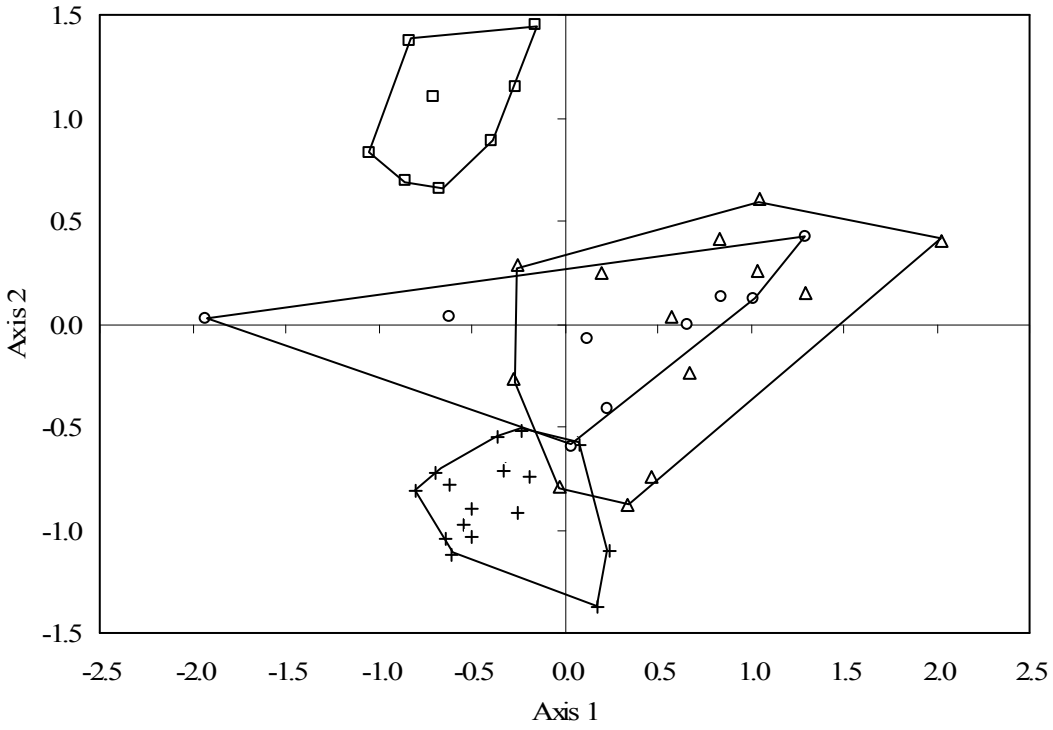


Fig. 5

View Copy

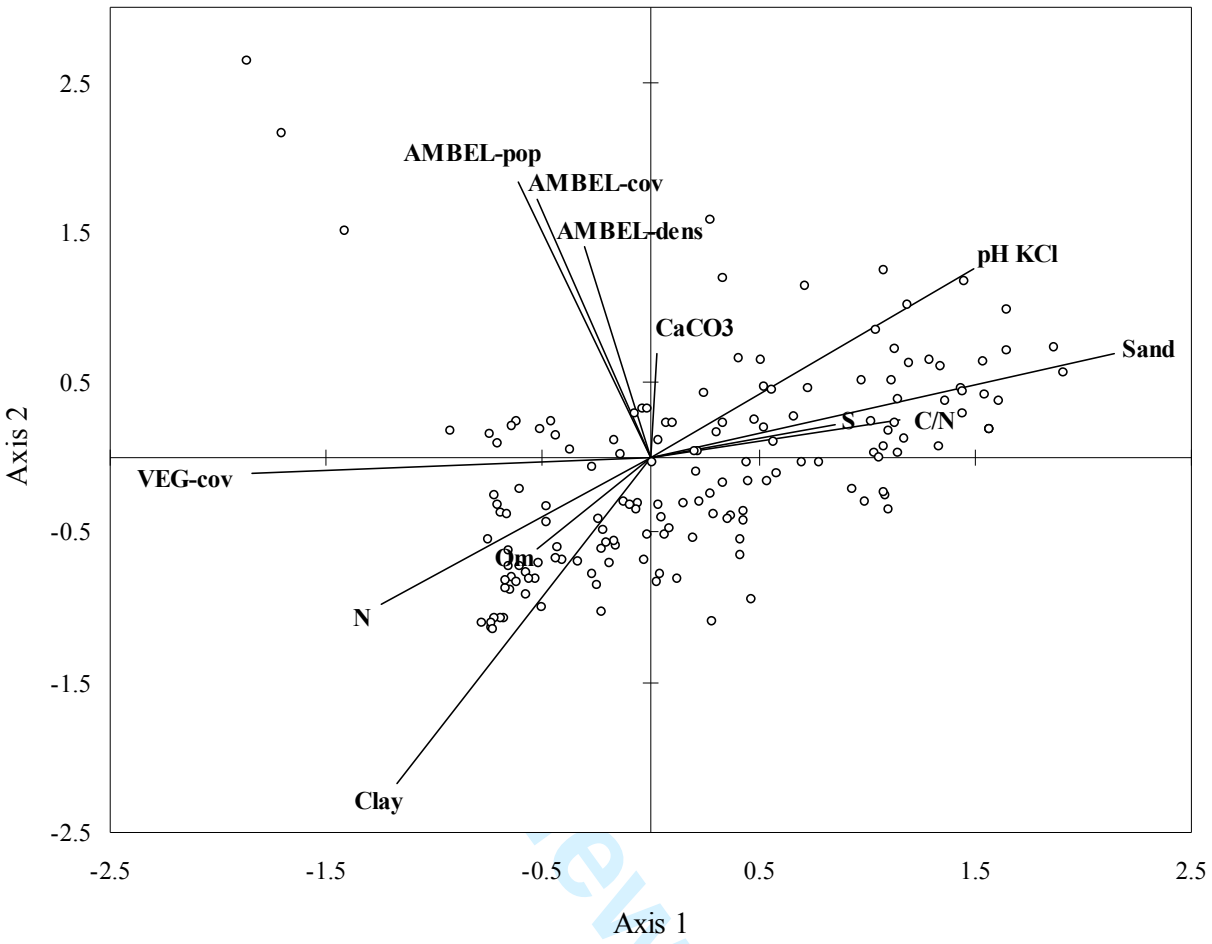


Fig. 6

For Review Copy

Appendix A

Site	Location	Longitude (E)	Latitude (N)	Invasive position	Habitat	Population size
1	Beaune	04° 50' 49"	47° 00' 24"	North	Wasteland	500
2	Nolay	04° 36' 52"	46° 57' 10"	North	Roadside	10000
3	Coeffand	04° 33' 21"	47° 01' 53"	North	Field-crop	500
4	Magnien	04° 26' 19"	47° 06' 37"	North	Wasteland	100
5	Trouhans	05° 16' 12"	47° 08' 29"	North	Wasteland	5000
6	Tart-l'Abbaye	05° 14' 34"	47° 11' 02"	North	Wasteland	3000
7	Pagny-la-ville	05° 09' 44"	47° 03' 04"	North	Field-crop	2000
8	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	North	Field-crop	5000
9	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	North	Wasteland	2000
10	Beire-le-Fort	05° 15' 24"	47° 14' 17"	North	Field-crop	2500
11	Collias	04° 29' 00"	43° 57' 11"	South	Wasteland	750
12	Collias	04° 29' 00"	43° 57' 11"	South	Riverbank	2500
13	Alès	04° 05' 52"	44° 06' 17"	South	Riverbank	1000
14	Salindres	04° 12' 39"	44° 11' 48"	South	Field-crop	10000
15	Salindres	04° 12' 39"	44° 11' 48"	South	Field-crop	2500
16	Les Mages	04° 10' 07"	44° 14' 13"	South	Roadside	750
17	Allègre-les-Fumades	04° 14' 59"	44° 12' 22"	South	Riverbank	1000
18	Rivières	04° 16' 38"	44° 13' 46"	South	Field-crop	500
19	Rochegude	04° 18' 06"	44° 14' 34"	South	Roadside	1000
20	Pont-saint-Esprit	04° 39' 10"	44° 15' 18"	South	Riverbank	2500
21	Alex	04° 56' 39"	44° 44' 26"	Centre	Riverbank	10000
22	Alex	04° 56' 11"	44° 44' 20"	Centre	Field-crop	1000
23	Grane	04° 56' 01"	44° 43' 47"	Centre	Roadside	1000
24	Loriol-sur-Drôme	04° 49' 15"	44° 45' 23"	Centre	Field-crop	10000
25	Romans-sur-Isère	05° 00' 04"	45° 03' 13"	Centre	Wasteland	2500
26	Romans-sur-Isère	05° 00' 05"	45° 03' 11"	Centre	Field-crop	1000
27	Granges-les-Beaumont	04° 55' 57"	45° 02' 20"	Centre	Roadside	1000
28	Granges-les-Beaumont	04° 55' 58"	45° 02' 40"	Centre	Field-crop	7500
29	Granges-les-Beaumont	04° 55' 56"	45° 02' 47"	Centre	Field-crop	1000
30	Saint-Jean-de-Muzols	04° 48' 57"	45° 04' 27"	Centre	Riverbank	10000
31	Meyzieu	05° 04' 26"	45° 43' 04"	Centre	Wasteland	10000
32	Meyzieu	05° 04' 28"	45° 44' 05"	Centre	Field-crop	7500
33	Pussignan	05° 03' 56"	45° 44' 39"	Centre	Wasteland	5000
34	Meyzieu	05° 04' 51"	45° 44' 44"	Centre	Roadside	5000
35	La Boisse	05° 01' 48"	45° 49' 42"	Centre	Wasteland	10000
36	Nievroz	05° 03' 59"	45° 48' 38"	Centre	Riverbank	1000
37	Meyzieu	05° 04' 28"	45° 44' 04"	Centre	Field-crop	7500
38	Vernaison	04° 49' 12"	45° 38' 51"	Centre	Riverbank	2500
39	Montagny	04° 45' 58"	45° 37' 06"	Centre	Wasteland	10000
40	Montagny	04° 46' 80"	45° 37' 01"	Centre	Field-crop	5000
41	Messimy	04° 39' 14"	45° 42' 35"	Centre	Roadside	500
42	Béon	03° 19' 36"	47° 57' 25"	North	Field-crop	1000
43	Béon	03° 18' 20"	47° 57' 20"	North	Field-crop	500
44	Quetigny	03° 19' 09"	47° 57' 14"	North	Wasteland	500
45	Couternon	05° 07' 39"	47° 19' 26"	North	Field-crop	50
46	Béon	05° 08' 52"	47° 19' 09"	North	Roadside	500
47	Lux	05° 12' 56"	47° 27' 02"	North	Wasteland	10000
48	Longeault	05° 15' 32"	47° 13' 02"	North	Roadside	500

Review Copy

Appendix B

Site	Clay % (<2µm)	Silt % (2-50µm)	Sand % (50-2000µm)	Soil texture	N (g/kg)	C/N	pH KCl	Organic matter (g/kg)	CaCO3 (g/kg)
1	32.7	55.8	11.5	Silty clay loam	1.3	10.2	7.59	23.0	222.0
2	8.5	13.4	78.1	Sandy loam	3.3	14.4	7.61	82.9	168.0
3	7.2	12.5	80.3	Loamy sand	0.9	10.3	4.95	15.8	1.2
4	17.5	24.6	57.9	Sandy loam	1.3	9.8	4.61	21.2	0.5
5	18.2	40.7	41.1	Loam	3.0	16.6	7.62	85.2	162.0
6	12.6	22.2	65.2	Sandy loam	0.3	10.6	8.24	5.4	678.0
7	8.9	17.9	73.2	Sandy loam	0.9	10.1	7.76	15.9	36.4
8	31.3	36.1	32.6	Clay loam	4.3	9.1	7.49	66.7	286.0
9	27.8	31.3	40.9	Clay loam	3.5	9.7	7.44	62.2	385.0
10	19.8	64.0	16.2	Silt loam	1.1	9.4	7.53	17.5	6.3
11	4.8	15.9	79.3	Loamy sand	0.8	38.7	8.17	51.4	45.3
12	2.3	2.6	95.1	Sand	0.3	20.8	8.61	10.4	25.5
13	2.2	1.8	96.0	Sand	0.7	25.8	8.21	32.7	13.0
14	31.9	47.7	20.4	Clay loam	1.7	9.3	7.70	27.0	315.0
15	31.9	47.7	20.4	Clay loam	1.7	9.3	7.70	27.0	315.0
16	7.3	12.5	80.2	Loamy sand	1.5	31.0	7.96	79.5	482.0
17	5.8	10.8	83.4	Loamy sand	0.4	23.1	8.26	14.9	153.0
18	19.5	47.9	32.6	Loam	1.6	14.0	7.77	38.7	87.2
19	14.8	22.2	63.0	Sandy loam	5.4	22.2	7.52	209.0	106.0
20	3.0	3.7	93.3	Sand	0.2	8.9	8.64	3.3	94.1
21	4.6	13.6	81.8	Loamy sand	0.2	12.8	8.60	3.7	761.0
22	29.0	52.1	18.9	Silty clay loam	1.7	9.0	7.69	26.5	377.0
23	17.5	27.9	54.6	Sandy loam	1.3	12.0	7.81	27.8	241.0
24	25.3	53.3	21.4	Silt loam	1.5	10.8	7.78	27.1	309.0
25	13.4	23.0	63.4	Sandy loam	1.1	10.3	7.24	19.3	0.2
26	10.7	18.1	71.2	Sandy loam	0.7	8.9	6.15	10.3	0.5
27	6.9	10.0	83.1	Loamy sand	3.8	15.3	7.03	102.0	101.0
28	14.6	21.5	63.9	Sandy loam	2.5	10.8	7.15	47.0	9.5
29	34.0	37.4	28.6	Clay loam	1.8	8.1	7.64	25.1	22.8
30	1.8	0.8	97.4	Sand	0.1	9.0	8.60	1.7	3.1
31	17.0	29.1	53.9	Sandy loam	1.5	11.9	6.76	30.3	1.9
32	19.3	29.3	51.4	Loam	1.2	9.8	5.55	19.7	0.5
33	17.4	28.9	53.7	Sandy loam	1.7	12.6	7.12	37.0	16.3
34	11.6	26.7	61.7	Sandy loam	1.9	14.0	7.67	45.2	82.0
35	15.9	30.2	53.9	Sandy loam	1.6	12.2	6.85	33.2	1.7
36	5.3	12.3	82.4	Loamy sand	0.5	0.7	8.12	0.6	474.0
37	15.9	32.1	49.6	Loam	1.1	9.2	5.60	16.0	nd
38	2.7	1.5	95.8	Sand	0.1	19.5	8.55	5.0	191.0
39	11.2	9.9	78.9	Sandy loam	0.4	9.1	7.83	6.8	71.5
40	11.9	22.0	66.1	Sandy loam	0.7	10.9	4.09	14.1	0.5
41	10.9	13.0	76.1	Sandy loam	3.0	12.0	4.42	62.8	0.5
42	42.8	37.4	19.8	Clay	1.9	8.9	7.56	28.7	134.0
43	25.7	51.9	22.4	Silt loam	1.6	7.9	8.08	22.0	743.0
44	25.4	30.2	44.4	Loam	3.2	11.9	7.59	66.0	530.0
45	35.5	51.5	13.0	Silty clay loam	4.8	8.4	7.71	70.0	423.0
46	5.4	8.9	85.7	Loamy sand	2.0	36.1	7.86	12.5	113.0
47	30.2	40.8	29.0	Clay loam	1.2	10.1	7.57	20.6	40.9
48	7.8	16.4	75.8	Sandy loam	1.2	15.1	7.77	31.8	54.7

Review Copy

Article XI :

Fried G., Reboud X., 2007.

Au-delà du simple constat, comment analyser et prévoir les évolutions de la flore adventice ?

Vingtième conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007.

AFPP – VINGTIÈME CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 11 ET 12 DÉCEMBRE 2007

AU-DELA DU SIMPLE CONSTAT, COMMENT ANALYSER ET PREVOIR LES EVOLUTIONS DE LA FLORE ADVENTICE ?

G. FRIED [(1)], X. REBOUD [(2)]

UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, ENESAD, UB,
17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon
[(1)] gfried@dijon.inra.fr, [(2)] reboud@dijon.inra.fr

RÉSUMÉ

L'agriculture évolue à un rythme soutenu. L'extension ou la régression de certaines espèces adventices témoignent de l'importance de ces changements. Préparer les nouveaux challenges de contrôle des adventices nécessite de comprendre au-delà des évolutions constatées, quelles en sont les causes majeures. Deux exemples d'approches ayant aidé à cerner les règles sous-jacentes de l'évolution de la flore constatée sur le réseau Biovigilance Flore sont présentés. Dans le premier cas, l'analyse repose sur une classification des adventices sur une échelle de spécialisation à une pratique, une caractéristique pédoclimatique ou une culture. Dans le second cas, la position de l'espèce entre le centre et la marge de sa niche écologique permet de prévoir son abondance dans la parcelle cultivée. Ces outils adossés à un réseau d'observatoires conduisent à pouvoir mener quelques prédictions.

Mots-clés : niche écologique, abondance, généralistes/spécialistes.

SUMMARY

BEYOND SIMPLE DESCRIPTION, HOW CAN WE ANALYSE AND PREDICT CHANGES IN ARABLE WEED FLORA?

Agriculture and its associated land use and practices are evolving at a rapid pace. The spread or decline of arable weed species is a good indicator of the severity of these changes. Preparing the new challenges of weed control requires identifying the main causes underlying weed flora shift, beyond a simple description of observed trends. Two examples of effective approaches used to identify the rules governing changes in weed flora are presented here, based on the 'Biovigilance Flore' network data set. In the first case, the analysis relies upon a classification of arable weed along a specialization index to a cultural practice, an abiotic environmental factors or a particular crop type. In the second case, the position of the species between the centre and the margin of its ecological niche makes possible the prediction of its abundance in the arable fields. These tools associated with a large-scale weed survey result in the ability to carry out some predictions.

Keywords : niche breadth, abundance, generalist/specialist.

INTRODUCTION

La Malherbologie peut-être considérée comme une branche de l'Ecologie dont l'objet d'étude concerne les seules espèces végétales adventices inféodées à un environnement où les pratiques humaines déterminent fortement le devenir des espèces. Pourtant Malherbologie et Ecologie se sont développées comme des champs d'études distincts, affichant leur divergence. Les écologues étudient les fondements de l'interaction des espèces à leur milieu et privilégient souvent les habitats peu modifiés par l'homme tandis que les malherbologues se focalisent plutôt sur des applications concrètes touchant à l'optimisation des méthodes de lutte contre les adventices (Booth *et al*, 2003).
L'objectif de cet article est d'illustrer sur un exemple, comment en Malherbologie, l'appropriation des théories écologiques pourrait pourtant permettre de dépasser l'étape descriptive de suivi de l'impact des pratiques culturales sur l'évolution de la flore. Nous nous concentrerons sur le concept fondamental de la niche écologique et ses applications possibles.
La définition de la niche écologique a connu de nombreuses améliorations depuis sa première formulation par Grinnell (1913). Selon Hutchinson (1957), on peut définir la niche écologique comme l'espace possible (niche potentielle) ou occupé (niche réalisée) par une espèce au sein d'un hypervolume à n-dimensions où chaque dimension de l'espace décrit des conditions physico-chimiques et biologiques différentes. Logique, cette conception de la niche a été le déclic ouvrant la voie à la quantification de différentes caractéristiques de la niche : position relative entre espèces mais aussi taille et excentricité de la niche. Les deux exemples d'applications à l'agrosystème cultivé tirent profit (1) de la quantification de la taille respective de la niche écologique des espèces adventices et (2) de la capacité à situer chaque contexte agricole dans, en bordure ou à l'extérieur de la niche écologique de chaque espèce potentielle considérée.
Dans le cas (1) la comparaison de la taille de la niche des différentes espèces permet de distinguer les espèces généralistes présentes dans une gamme étendue de conditions et les espèces spécialistes qui excellent dans des conditions particulières. En se référant à la définition de la niche donnée ci-dessus, on imagine aisément qu'une espèce puisse être à la fois assez généraliste par exemple vis-à-vis des conditions de germination, et en même temps spécialiste vis-à-vis du pH du sol qui lui convient. C'est le cas par exemple *d'Ammi majus*, qui peut germer toute l'année mais qui montre une prédilection pour les sols calcaires. La notion de généraliste et spécialiste est donc complexe et dépendante des facteurs considérés comme importants. En Ecologie, on considère, qu'un milieu variable favorisera plutôt les espèces généralistes tandis qu'un milieu stable (donc prévisible) dans le temps et homogène dans l'espace sera progressivement colonisé par les espèces qui en sont les meilleurs spécialistes. Or, l'agrosystème cultivé présente la caractéristique assez particulière d'être à la fois variable au cours de la rotation et en même temps favorable à la colonisation de manière extrêmement prévisible chaque fois qu'une même culture revient dans la rotation. Quelles généralistes ou spécialistes peuvent alors en tirer profit fait donc débat.
(2) En biogéographie, une hypothèse très répandue soutient que les espèces sont plus abondantes au cœur de leur aire de répartition et sont uniformément moins abondantes sur les marges de leur aire (Wulff, 1950). Cette hypothèse dite du 'centre abondant' n'est cependant pas une règle générale (seules 39% des études la confirme) et des distributions alternatives de l'abondance sont possibles (Sagarin & Gaines, 2002). Une autre formulation de l'hypothèse du 'centre-abondant' suppose que la distribution de l'abondance des espèces est directement couplée à des gradients environnementaux. Ainsi, selon Brown (1984), l'abondance d'une espèce dans un site reflètera l'adéquation du site aux besoins de l'espèce. Autrement dit, selon cette hypothèse, plus une parcelle présentera l'ensemble des caractéristiques du centre (optimum) de la niche écologique d'une espèce plus elle pourra héberger de fortes infestations de la dite espèce. A l'inverse, elle ne pourra qu'être modérément profitable à toute espèce n'y trouvant pas les conditions favorables de

développement. Si elle est vérifiée ; l'application de cette hypothèse d'écologie à l'agrosystème doit non seulement permettre de préciser les espèces potentiellement présentes dans un contexte pédoclimatique et un système de culture donné (car leur niche recouvre la situation considérée) mais aussi clarifier au sein de cette liste lesquelles sont à même de poser le plus de problèmes de gestion (car le pédoclimat et le système de culture génèrent une situation centrale dans la niche écologique). En agronomie, la notion d'abondance des espèces est jugée capitale puisqu'elle va régir la nécessité de désherbage pour les agriculteurs. Comprendre et intégrer ce qui détermine l'abondance potentielle des espèces avant l'application des méthodes de lutte constitue donc une application pratique de tout premier ordre.
Dans la suite de cet article, on détaillera donc l'utilisation du concept d'espèces généralistes/spécialistes et on confrontera la théorie du 'centre abondant' au large jeu de données floristiques et écologiques issu du réseau Biovigilance Flore, qui couvre à la fois le territoire de la France métropolitaine et une grande diversité d'agrosystèmes cultivés.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

COLLECTE DES DONNEES

Les données combinent deux sources : d'une part 694 relevés du réseau Biovigilance Flore* couvrant l'ensemble de la France et, d'autre part, 315 relevés issus de parcelles réparties en Côte-d'Or**. Pour les détails concernant les protocoles de relevés de flore, se référer respectivement à Fried *et al* (2007, ce volume) et à Dessaint *et al* (2007, ce volume). Dans les deux cas, un coefficient d'abondance représentant le nombre d'individus au m² (d) est attribué à chaque espèce observée sur une aire de 2000 m^2 selon les intervalles proposés par G. Barralis (1976) : « 1 » = d < 1 m^{-2} ; « 2 » = 1 ≤ d < 3 m^{-2} ; « 3 » = 3 ≤ d < 20 m^{-2} ; « 4 » = 20 ≤ d < 50 m^{-2} ; « 5 » = d ≥ 50 m^{-2}. Dans le réseau Biovigilance Flore, une note supplémentaire « + » concerne les espèces rencontrées une seule fois sur l'aire d'observation.
Pour chacune des situations analysées, on dispose des caractéristiques des parcelles à travers les variables écologiques pH & texture du sol, CEC (**), et teneur en différents éléments : CaCO3 (**), NPK (**), Ca (**), Mg (**), des coordonnées géographiques auxquelles sont rattachées des grandeurs météorologiques altitude, température, précipitation, ETP et des pratiques culturales : culture, précédent et mode de travail du sol (*). On peut décider d'intégrer ou non la composante humaine de la niche écologique des espèces en considérant ou non les variables décrivant les pratiques culturales dans le calcul.

TEST DES HYPOTHESES ECOLOGIQUES

La niche écologique des 152 espèces observée sur au moins 10 parcelles du réseau Biovigilance Flore a été modélisée en utilisant la méthode multivariée OMI (Dolédec *et al*, 2000). Dans cette approche, la niche écologique d'une espèce correspond à l'enveloppe qu'occupe l'ensemble des parcelles où l'espèce est présente dans l'espace multivarié (Figure 1). La méthode OMI fournit plusieurs indices en particulier la marginalité (d), qui donne la distance de la niche par rapport aux conditions les plus communément rencontrées et la tolérance (t) qui donne l'amplitude de la niche. Plus l'enveloppe est large plus les parcelles où l'espèce est rencontrée sont variées et donc plus l'espèce est généraliste.

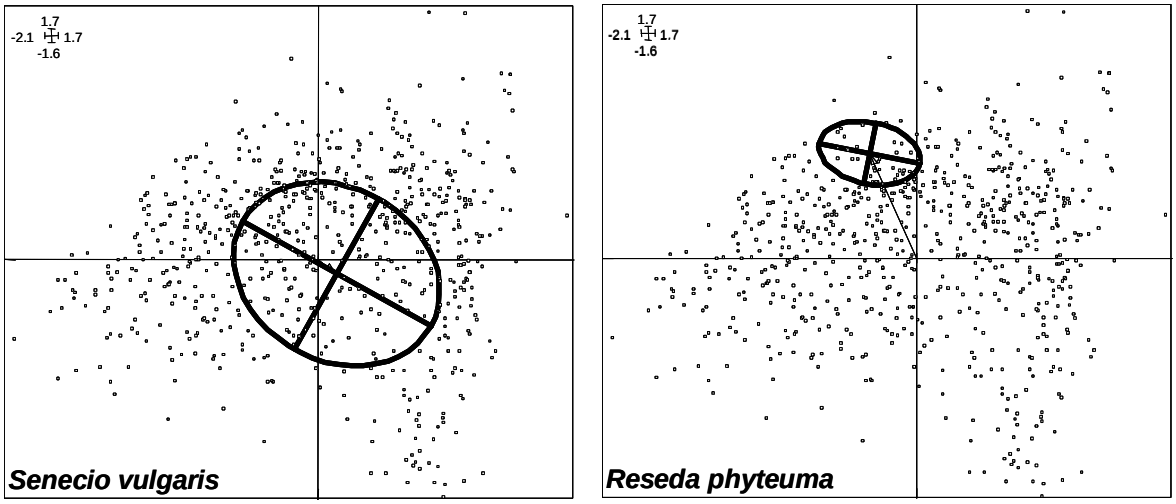
<u>Evolution du ratio généralistes/spécialistes dans les communautés</u>

Les espèces ont été classées le long d'un index quantitatif de la plus généraliste à la plus spécialiste selon l'indice de tolérance t de l'analyse OMI. Pour chaque relevé, un index d'amplitude (I_A) a alors été calculé à l'échelle de la communauté comme la moyenne de l'amplitude des espèces présentes dans le relevé. Plus l'indice I_A est élevé plus la communauté est composée d'espèces généralistes tandis que plus l'indice I_A est faible plus la communauté est composée d'espèces spécialistes.

Par ailleurs, le degré de spécialisation de 243 espèces vis-à-vis des cultures a été calculé selon une partition en 7 groupes (1-céréales d'hiver ; 2-colza ; 3-céréales de printemps ; 4-protéagineux ; 5-betteraves ; 6- tournesol/soja et 7- maïs/sorgho) à partir de 1554 relevés du réseau Biovigilance Flore (Fried & Reboud, 2007). A l'échelle d'un relevé de flore, il est alors possible de développer un indice moyen de spécialisation à une culture, reflet du nombre plus ou moins important d'espèces de la communauté spécialistes de cette culture.

L'évolution de l'indice global I_A et de l'indice de spécialisation au colza a été analysée sur un jeu de données indépendant collectées entre 1968 et 2006 sur un ensemble de 158 parcelles agricoles de Côte-d'Or (Dessaint *et al*, 2007, ce volume).

Figure 1: représentation de la niche écologique d'une espèce généraliste (*Senecio vulgaris*) et d'une espèce spécialiste (*Reseda phyteuma*). Chaque point représente la place relative d'une parcelle cultivée selon ses caractéristiques pédo-climatiques. L'ellipse représente la niche écologique dans le plan 1-2 de l'analyse OMI.
Figure 1*: representation of the ecological niche of a generalist (Senecio vulgaris) and of a specialist (Reseda phyteuma) weed species. Each point represents the relative position of a field according to its climate and soil characteristics. The ellipse shows the ecological niche for a given species within the 2 first axes of the OMI analysis.*



Les espèces sont-elles plus abondantes au cœur de leur niche écologique ?

La niche écologique de chacune des 152 espèces détectées au moins 10 fois dans le réseau Biovigilance Flore a été découpée en cinq volumes concentriques du centre jusqu'à la marge. Ainsi, chaque parcelle peut être positionnée entre le cœur et la marge de la niche écologique des espèces qu'elle contient. L'ensemble des espèces a été considéré simultanément afin de savoir si, globalement, les mauvaises herbes étaient plus abondantes au centre de leur niche. L'hétérogénéité de la distribution des coefficients d'abondance des 152 espèces dans les cinq volumes concentriques est testée au moyen d'un Khi^2 sur tableau de contingence.

La stabilité des espèces adventices est-elle plus importante lorsque les conditions du milieu physique sont proches du centre de leur niche ?

Sur la période 1968-1976 du réseau de parcelles couvrant la Côte-d'Or, 4 à 6 relevés par parcelle ont pu être effectués sur trois années consécutives permettant de mesurer la stabilité interannuelle des espèces. Pour chacune des 245 parcelles disponibles, un indice de variabilité interannuelle (Vi) a été défini pour chaque espèce comme le nombre de relevés où l'espèce est présente par rapport au nombre total de relevés successifs réalisés. L'indice quantitatif de variabilité a ensuite été comparé en fonction de la position de la parcelle entre le centre et la marge de la niche de l'espèce considérée.

Enfin, pour les 70 espèces détectées au moins dans cinq parcelles au cours des deux périodes 1968-76 et 2005-06 (voir Dessaint *et al*, 2007, ce volume), nous avons aussi comparé la position des parcelles i) où les espèces se sont maintenues et ii) où elles n'ont pas été retrouvées, sur le gradient centre-marge de la niche.

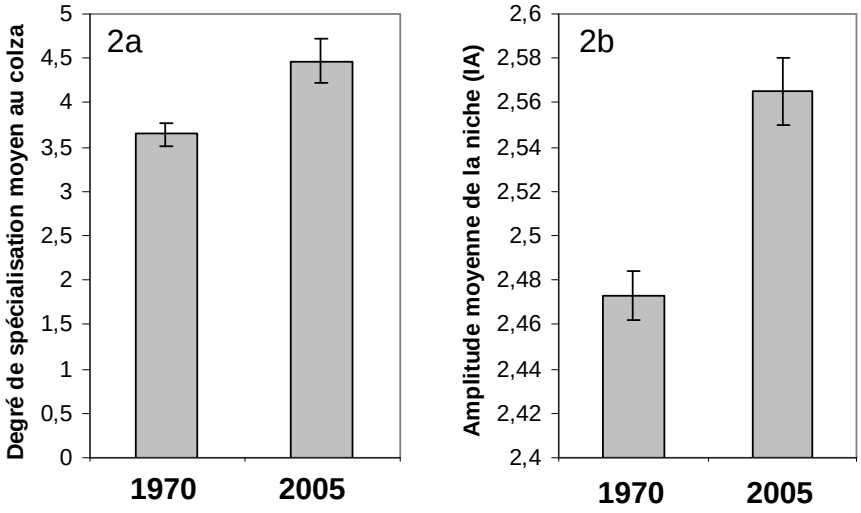
Dans ces deux dernières analyses, la niche écologique n'a bien sûr été caractérisée qu'à travers les seules variables physico-chimiques afin de s'affranchir de la diversité des moyens de lutte mis en place et de n'analyser, ici, le comportement démographique des mauvaises herbes qu'en fonction des seules conditions potentielles offertes par un milieu plus ou moins optimal.

RÉSULTATS

EVOLUTION DU RATIO GENERALISTES/SPECIALISTES EN 30 ANS

A l'échelle de la France, la flore adventice a fortement évolué en 30 ans (voir les listes dans Fried et al, 2007, ce volume). Toutes cultures confondues, cette évolution se reflète à travers les changements observés sur l'échantillon de 158 parcelles étudiées en Côte d'Or (Dessaint et al, 2007, ce volume). Cette étude montre une perte moyenne de 40% d'espèces par parcelle. Beaucoup d'espèces sont en régression même les plus communes (*Galium aparine*, *Papaver rhoeas*) ou sont stables (*Capsella bursa-pastoris*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*) et seules quelques 10% des espèces sont en progression (*Geranium dissectum*, *Lactuca serriola*, *Sysimbrium officinale*). Comment cela se traduit-il en terme d'amplitude d'habitat ?

Figure 2 : Evolution des caractéristiques des communautés adventices rencontrées entre 1970 et 2005. En 2a : l'accroissement du degré moyen de spécialisation de la flore vis-à-vis du Colza ;en 2b : l'amplitude écologique moyenne des espèces présentes.
Figure 2*: Evolution of two characteristics describing weed species community in 1970 and 2005. 2a illustrates the increase of community specialisation toward oilseed rape; 2b shows the increase of the mean ecological tolerance of the weed species observed in 1970 and 2005.*



L'amplitude moyenne des espèces à l'échelle des communautés adventices (I_A) est passée de 2.47 à 2.56 (+ 3.6%, Test-T de Student, P<0.001). Quand on détaille plus avant l'indice de spécialisation vis-à-vis des cultures, on observe toutefois un comportement opposé de l'indice de spécialisation qui augmente significativement vis-à-vis du colza (Figure 2a). Ainsi, pour être précis, les communautés adventices de Côte d'Or se sont enrichies d'espèces plutôt généralistes vis à vis de l'ensemble des conditions du milieu mais aussi d'espèces spécialistes du colza au détriment d'espèces spécialistes de toute autre culture, en particulier des céréales de printemps (*Polygonum aviculare*, *Fallopia convolvulus*, *Euphorbia exigua*, etc.).

RELATION ENTRE L'ABONDANCE DES ESPECES ET LA POSITION DU MILIEU AU SEIN DE LA NICHE ECOLOGIQUE.

Comme on dispose à la fois de relevés chronologiques et d'une caractérisation du milieu où ont été effectués les suivis, on peut tester comment les caractéristiques du milieu influent sur l'état et le devenir des populations. Concernant l'état des populations tel qu'on peut le caractériser via le niveau d'infestation observé, le tableau de contingence (Tableau I) met clairement en évidence un excès très significatif de densités élevées (notes 2 à 4) au cœur de la niche, ainsi qu'un déficit de densités faibles (notes + et 1). Inversement, la marge de la niche (>2) est caractérisée par un excès de notes faibles (+) et un déficit de notes moyennes (2-3). C'est par exemple le cas d'*Euphorbia exigua*, qui est plus abondante dans les cultures de printemps (céréales, betteraves) dont la date de semis coïncide bien avec le principal pic de levée de l'espèce même si celle-ci est aussi présente en céréales d'hiver ou en cultures estivales mais avec des densités plus faibles ; de même *E. exigua* est plus abondante sur les sols argilo-calcaires que sur tout autre type de sol. Ainsi, malgré les actions de lutte mises en place (i.e. les herbicides non pris en compte dans la caractérisation de la niche), les espèces réussissent à atteindre des densités significativement plus élevées quand elles occupent un milieu qui présente les caractéristiques centrales de leur niche. Les abondances très élevées (note 5) constituent une catégorie peu fréquente (587/17842 = 3.5%) mais toutefois distribuée de manière homogène et indépendante de la position de la niche des espèces considérées. Sur le jeu de données utilisé, les fortes infestations présentent donc un comportement différent des autres niveaux. Ainsi, à l'exception des infestations massives qui ne suivent pas la règle, les espèces sont plus abondantes quand elles occupent un milieu au cœur de leur niche écologique.

Tableau I : Distribution des coefficients d'abondance en fonction de la position de l'espèce dans la niche écologique. Les cases hachurées indiquent un défaut et les cases grisées indiquent un excès.
Table 1*: Abundance score distribution according to species position in the ecological niche. Hatched boxes indicate a deficit while grayed boxes indicates an excess*.

Position dans la niche	Coefficients d'abondance						
	+	1	2	3	4	5	Total
Coeur d [0-0,5]	253	546	389	419	130	55	**1792**
d]0,5-1]	696	1702	1031	1028	268	153	**4878**
d]1-1,5]	838	1962	1100	1255	269	179	**5603**
d]1,5-2]	561	1198	640	690	169	115	**3373**
Marge d >2	427	753	383	430	118	85	**2196**
Total	**2775**	**6161**	**3543**	**3822**	**954**	**587**	**17842**
Khi2 = 88,210 ; p<0,001							

LA STABILITE DES ESPECES ADVENTICES EST ACCRUE QUAND LES CONDITIONS DU MILIEU PHYSIQUE SONT OPTIMALES

Stabilité interannuelle

Au centre de leur niche, les adventices sont moins sensibles aux variations interannuelles des techniques culturales. En effet, la stabilité interannuelle des espèces décroît du centre vers la marge de la niche (Figure 3). Au-delà d'une distance de 2 écart-types du centre de la niche, les populations sont significativement plus instables (ANOVA, p=0.002). Par exemple, *Scleranthus annuus*, une espèce calcifuge et sensible à la compétition, est présente une fois sur deux (0.533) dans les relevés effectués sur les sols les plus pauvre en azote et en calcaire mais seulement une fois sur cinq (0.245) dans les relevés effectuées dans des conditions plus riches.

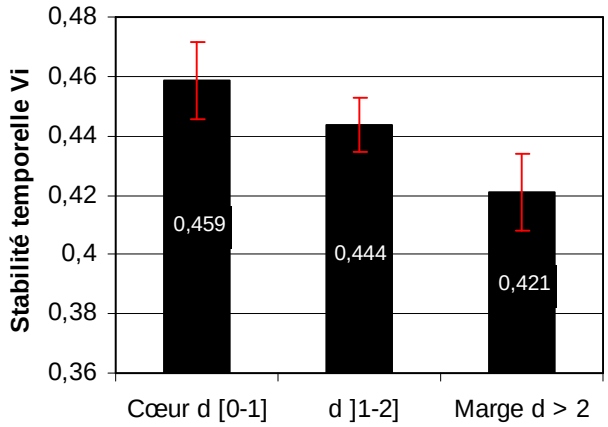


Figure 3 : Stabilité interannuelle des adventices en fonction de la position au sein de la niche.
Figure 3*: interannual variation of weed species according to the position within the field.*

Taux ‘‘d’extinction’’ en 30 ans

Plus les espèces occupent un milieu au cœur de leur niche, plus la population semble perdurer en dépit de toutes les modifications culturales depuis 30 ans. Ainsi, sur notre jeu de données, on observe proportionnellement un meilleur maintien des populations quand le milieu présente des caractéristiques en cœur de niche plutôt qu’en marge. Autrement dit, si le milieu convient à une espèce donnée, il sera plus difficile de l’éliminer.

Tableau II : Distribution des populations éteintes et maintenues en fonction de la position dans la niche. Les cases hachurées indiquent un défaut et les cases grisées indiquent un excès.
Table II*: Extinct and stable population distribution according to the position within the niche. Hatched boxes indicate a deficit while grayed boxes indicates an excess.*

Position dans la niche		Extinction	Maintien	Total
Cœur	**d [0-0,5]**	55	43	**98**
Volume 2 à 4	**d]0,5-2]**	1515	737	**2252**
Marge	**d >2**	483	210	**693**
	Total	**2053**	**990**	**3043**
Khi2 = 7,355 p=0,025				

DISCUSSION

EVOLUTION DIFFERENCIEE DES GENERALISTES ET SPECIALISTES AU SEIN DES FLORES

Le concept de généraliste/spécialiste peut facilement être appliqué au cas des espèces adventices. Il met en évidence une large gamme de comportements des espèces les plus indifférentes (*Stellaria media*, *Senecio vulgaris*, *Veronica persica*) aux plus particulières (*Ammi majus* sur des sols argileux à pH basique, en région plutôt chaudes et sèches, *Phytolacca americana* en monoculture de maïs surtout sur sol sableux, *Rumex acetosella* sur des sols très acides, etc.).
Comme nous le supposions, deux phénomènes aux conséquences opposées et qui couvrent des pas de temps et d’espace différents peuvent s’emboîter: D’une part, les changements récurrents de techniques culturales et d’autre part, le développement d’une nouvelle culture sur de vastes surfaces (le colza dans le cas présent). (1) Nos résultats montrent que l’intégration récurrente d’innovations techniques dans les pratiques n’est facilement acceptable que par les espèces les plus indifférentes. Au cours des 30 dernières années, ces changements ont été caractérisés entre autres par une intensification croissante et ont conduit à une diminution de la fréquence de la plupart des adventices (Dessaint et al, 2007). Ainsi, les espèces généralistes n’ont pas forcément accru leur fréquence. En revanche, les espèces spécialistes ont été plus fortement touchées. Globalement, le ratio généralistes/spécialistes a donc augmenté dans les communautés. (2) Dans le même temps, la mise en place et le retour

fréquent de conditions particulières peut être favorable aux espèces qui savent en tirer profit (spécialistes). Les flores traduiraient alors par ajustement plus ou moins rapide l'état de l'assolement. Ainsi, en Côte d'Or, on constate la spécialisation croissante de la flore vis-à-vis du colza. En trente ans cette culture a fait plus que multiplier par cinq sa surface à l'échelle nationale et la Bourgogne est une des régions importantes de production de cette culture (Agreste, 2007).
Des deux processus, le premier l'emporte. Ainsi, la décroissance moyenne de 4% du degré de spécialisation des communautés observé à l'échelle de l'ensemble des 158 relevés conduits en Côte d'Or s'explique par le fait que les espèces spécialistes (en particulier, des spécialistes de conditions du milieu physique) ont été globalement plus souvent perdues que favorisées au cours des dernières décennies. Cette observation est à mettre en regard des évolutions de l'agriculture. Au cours des 3 dernières décennies, la surface dévolue au colza a augmenté de 500 % en France (Agreste, 2007). Les agriculteurs ont aussi plus systématiquement chaulé, drainé et amendé les sols effaçant progressivement les situations extrêmes peu propices aux cultures mais occupées jusqu'alors par un panel d'espèces adventices bien adaptées à ces situations (*Gnaphalium uliginosum*, *Veronica triphyllos*, etc.). Cette situation traduit donc bien un appauvrissement général de la flore même si quelques zones restent propices à telle ou telle espèce spécialiste.
Si on tente l'exercice risqué de faire des prévisions, *Lolium* spp. *Poa annua*, *Senecio vulgaris ou Sonchus asper* ressortent comme pouvant encore rester des adventices majeures tant elles sont à la fois adaptées à une large gamme de cultures et tolérantes à de nombreuses conditions du milieu physique. L'avenir des spécialistes du colza est plus incertain. Hormis les espèces à la fois spécialistes du colza et généralistes (*Capsella bursa-pastoris*), des espèces comme *Calepina irregularis* ou *Scandix pecten-veneris* auraient pu rapidement décliner en cas de décroissance des surfaces cultivées en colza comme en témoigne leur rareté en dehors des régions où est cultivé du colza, en revanche les progrès actuels de la culture leur sont favorables. On peut donc assez facilement gérer des espèces strictement spécialistes d'une culture en modifiant la rotation. En revanche la gestion des espèces généralistes apparaît par définition plus compliquée.
Au-delà de ces applications concrètes en terme de gestion des adventices, l'analyse généraliste/spécialiste peut avoir valeur d'exemple et illustrer les particularités de l'agrosystème en comparaison à d'autres écosystèmes. En premier lieu, nous validons l'hypothèse selon laquelle les espèces généralistes sont plus à même de supporter l'hétérogénéité des conditions du milieu (ici temporelle). Par ailleurs, une avancée méthodologique apportée par ce travail est de montrer comment la prise en compte d'un axe (ici la tolérance aux conditions de culture du colza) ou de l'ensemble des axes de la niche écologique peut modifier la conclusion (voir aussi Williams, 2004).
En replaçant ce travail dans le contexte plus général des règles d'assemblage des espèces (Weiher & Keddy, 1999), nos résultats indiquent la nécessité pour une espèce adventice d'être capable de passer tous les filtres sans forcément y exceller (i.e. être généraliste sur l'ensemble ou une partie des axes de la niche) plutôt que d'être spécialiste d'un seul filtre mais mal adapté à l'un des autres filtres. Il faut bien sûr tenir compte du fait que les filtres sont ordonnés. Pour réussir, les espèces adventices, doivent successivement 1) appartenir au pool d'espèce régional, 2) être adaptées aux conditions écologiques de la parcelle et 3) être adaptées aux pratiques spécifiques au colza.
Ainsi l'agrosystème cultivé est particulièrement intéressant pour tester les règles selon lesquelles les espèces s'assemblent en communautés puisque contrairement à des écosystèmes naturels parfois complexes, dans les champs cultivés les principales contraintes du milieu sont connues et modifiables (Booth & Swanton, 2002).

INTEGRATION DE L'ABONDANCE

Même si cela peut sembler logique que les espèces réussissent mieux dans un environnement qui leur convient, peu d'études avaient tenté de vérifier concrètement ce que cela pouvait

signifier en terme de niveau d'infestation, probabilité de présence d'une année sur l'autre dans la rotation ou présence des mêmes espèces dans une même parcelle sur des pas de temps longs. En appliquant ces différentes analyses sur deux jeux de données afin de disposer d'informations indépendantes, nous avons pu définir et caractériser les niches réalisées des différentes espèces adventices les plus communes. Nous avons alors pu évaluer pour chaque parcelle si les espèces rencontrées y occupaient une position centrale ou marginale de leur niche, ouvrant la possibilité de quantifier les effets recherchés. Tous les éléments convergent.
Nous montrons qu'une espèce peut atteindre plus facilement des densités élevées quand le milieu lui convient. Ceci n'était somme toute pas une évidence. On pouvait en effet penser que les moyens de lutte mis en œuvre sur une espèce présentant des densité élevées seraient à même de contrecarrer le développement démographique de la population considérée, gommant du même coup toute possibilité de corrélation entre caractéristique du milieu et densité. Cela signifie donc qu'une espèce sera donc d'autant plus difficile à contenir que le milieu lui est propice. En corollaire cela suggère que dans les parcelles où le milieu convient le mieux aux adventices, quelques plantes réussissent probablement à échapper aux moyens de lutte mis en œuvre, boucler leur cycle et réalimenter le stock, ou que ce type de parcelle est plus sujette à des contaminations récurrentes depuis des foyers extérieurs.
En ne suivant pas la règle, le cas des fortes infestations (note 5) pose toutefois un problème qu'il faudra approfondir. Deux hypothèses non exclusives sont possibles pour expliquer l'absence de relation entre fortes infestations et position dans la niche : soit l'infestation résulte d'une inefficacité totale des moyens de lutte (traitement inadapté ou population résistante) et biaise donc l'échantillon de situation par rapport aux autres parcelles considérées, soit quelques espèces particulières seulement peuvent atteindre cette catégorie. D'autres analyses devront être conduites pour clarifier cette particularité.
Nous montrons qu'une espèce peut émerger plus fréquemment au cours de la rotation quand elle occupe une parcelle présentant des conditions qui lui sont favorables. Cela signifie que des germinations du stock doivent avoir lieu très régulièrement et donner d'autant plus facilement lieu à des plantules installées que le milieu est favorable. En conséquence, cela suggère aussi que la diversification des cultures au cours de la rotation peut effectivement contribuer à éliminer une partie du stock des espèces présentes sans toutefois les faire totalement disparaître.
Enfin, nous montrons qu'une espèce semble pouvoir se maintenir sur des pas de temps longs d'autant mieux qu'elle occupe une parcelle qui lui est favorable. Il faut toutefois rappeler que nous ne disposions que de deux points dans le temps séparés de 29 à 37 ans et que notre approche ne permet pas de dire ce qui s'est passé entre temps. Par symétrie, notre étude dans l'agrosystème vient étayer des principes d'écologie. Il confirme notamment pour les espèces adventices que le cœur de la niche décrit donc bien un milieu écologiquement favorable.

CONCLUSION

De nouvelles contraintes sur la conduite de la production agricole viennent bouleverser la donne et l'intégration d'une notion de risque d'infestation semble devoir s'imposer de plus en plus. Différant de la notion de seuil de nuisibilité défini sur la base d'un calcul économique privilégiant le court terme, la notion de stabilité écologique recouvre non seulement la probabilité que l'espèce soit encore présente après plusieurs années mais aussi qu'elle ait vu sa taille de population se réduire, se maintenir stable ou à l'extrême s'accroître considérablement. Dans une situation théorique idéale, seules les espèces posant le plus de problème ou à même d'accroître leur densité et leur stock pourraient faire l'objet d'un contrôle et/ou d'une surveillance particulière. Aussi faut il non seulement continuer à développer les approches à même de préciser quelles espèces (dont régulièrement des nouvelles venues) peuvent se retrouver en tel ou tel point du territoire (réseau Biovigilance Flore) mais, mieux, y associer une échelle de risque de développement des populations (au départ indépendamment des pratiques qui y seront conduite puis en intégrant différentes options,

chacune devenant un levier de gestion possible pour l'agriculteur). Parce que nous disposons de jeux de données chronologiques, nous avons la possibilité de tester le pouvoir prédictif de concepts initialement développés par les écologues. La richesse des situations couvertes par les réseaux d'observatoire est le meilleur gage que les interprétations faites présentent une grande robustesse vis-à-vis de particularités locales ou d'années climatiques exceptionnelles.

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'ensemble des acteurs du réseau Biovigilance Flore, en particulier les agents des SRPV et FREDON et les agriculteurs membres du réseau.

BIBLIOGRAPHIE

Agreste : http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/. Consulté en 2007.

Barralis G., 1976 – Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. *In* : *V*è *Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes*, 1, Dijon, France : 59-68.

Booth, B.D., Swanton, C.J. 2002 - Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science*, 50, 2-13.

Brown J. H., 1984 - On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.

Dessaint F., Fried G., Barralis G., 2007 - Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ? AFPP – 20ème conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007.

Dolédec S., Chessel D., Gimaret-Carpentier C., 2000 - Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81, 2914-2927.

Fried G. & Reboud X., 2007 – Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *OCL*, 14, 130-138.

Fried G., Reboud X., Gasquez J. Delos M., 2007 - Le réseau « Biovigilance Flore » : Présentation du dispositif et synthèse des premiers résultats. AFPP – Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

Grinnell, J. 1914 – *An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented*. University of Colorado Publication in Zoology, 12, 51-294.

Hutchinson G.E., 1957 - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia On Quantitative Biology*, 22, 415-427.

Sagarin R.D., Gaines S.D., 2002 – The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5, 137-147.

Weiher E., Keddy P.A., 1999. *Ecological Assembly Rules: perspectives, Advances, Retreats.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Williams P., 2004 - Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson et al. *Biological Conservation*, 122, 33–43.

Wulff, E.V., 1950 – *An introduction to Historical Plant Geography*. Chronica Botanica Company, Waltham.

Article XII :

Dessaint, F., Fried, G., Barralis, G., 2007

Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ?

Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

AFPP – VINGTIÈME CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 11 ET 12 DÉCEMBRE 2007

DECLIN ET CHANGEMENTS AU SEIN DE LA FLORE ADVENTICE : QUELLE EVOLUTION EN 30 ANS ?

F. DESSAINT, G. FRIED, G. BARRALIS

INRA UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, ENESAD, UB,
17, rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon

RÉSUMÉ
Durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle, les systèmes de culture ont été fortement modifiés. Ces évolutions de pratiques agricoles ont induit des changements au sein de la flore adventice qu'il s'agit désormais de quantifier. L'analyse repose sur la comparaison de deux campagnes de relevés effectués en Côte-d'Or sur les mêmes 158 parcelles en 1968/76 puis en 2005/2006. Au cours de ces 30 dernières années, la composition de la flore a été profondément modifiée et seule la moitié des espèces observées sont communes aux deux campagnes. Pour la majorité de ces espèces communes, on note une baisse importante de leur fréquence d'occurrence (présence) ainsi que leur densité moyenne ; seules quelques espèces, liées principalement aux cultures de colza, sont en augmentation. Les espèces déjà rares ont poursuivi leur déclin.

Mots-clés : mauvaises herbes ; diversité floristique; changement de composition ; messicole ; abondance ; Côte-d'Or ; relevés ; étude diachronique.

SUMMARY
WEED FLORA : WHAT CHANGES DURING THE LAST 30 YEARS?
Farming systems have been strongly modified during the second part of the XXth century. These evolutions of husbandries have induced changes of the arable flora which need to be quantified. This paper analyses changes in the weed flora in 158 fields that were surveyed in 1968/76 and 2005/2006. Results show that during the 30 last years, the composition of the weed flora has been strongly modified with only half of the species observed common to both surveys. In addition, the frequency of occurrence and average density of species that were common to both surveys has declined drastically. One exception is the increase of species mostly related to rapeseed crops. Species that were already rare 30 years ago have continued to decline.

Key words: weeds; biodiversity; arable flora; temporal evolution.

INTRODUCTION

Durant les dernières décennies, l'agriculture a connu une intensification croissante en Europe, marquant un changement brutal au niveau des pratiques culturales par rapport à celles de l'avant guerre. Ces modifications se sont traduites par une utilisation plus importante et systématique d'engrais chimiques et de traitements phytopharmaceutiques avec des familles d'herbicides modifiées tous les 10 ans (Robinson & Sutherland, 2002). Ces évolution ont été accompagnées de changements de rotation avec le développement de nouvelles cultures dont le maïs, les oléagineux et protéagineux ou la régression de cultures traditionnelles, luzerne, trèfle, avoine… L'avancée des dates de semis pour les cultures d'hiver, afin d'atteindre une production agricole maximale, a accompagné l'ensemble des évolutions L'abondance et la fréquence des apports exogènes aux cultures semblent avoir modifié de façon drastique et durable le fonctionnement écologique de l'agrosystème. La manifestation la plus perceptible de ces changements porte sur la baisse de diversité biologique (floristique et faunistique) des milieux cultivés (Stoate *et al.*, 2001).

La flore adventice des cultures annuelles a été particulièrement sensible aux modifications environnementales en raison des fortes pressions compétitives, pour l'espace et pour les ressources, exercées par les plantes cultivées. Certaines adventices spécifiques des cultures céréalières - les espèces dites messicoles - sont devenues rares (Sutcliffe & Kay, 2000 ; Jauzein, 2001 ; Baessler & Klotz, 2006), voire quasiment disparues pour certaines d'entre elles (*Adonis* spp., *Agrostemma githago, Nigella arvensis*). La volonté d'éradication systématique des adventices a conduit en quelques années à un effondrement de la banque de graines du sol (Roberts, 1968).

Ces modifications profondes de la flore adventice ont entrainé des changements en chaîne chez les autres taxa interagissant avec la flore adventice. En effet, les plantes sont l'une des sources de nourriture (directe ou indirecte) ou d'habitat pour de nombreux animaux, notamment par le pollen, le nectar, les graines ou la biomasse végétale qu'elles procurent (Holland *et al.*, 2006). La participation des adventices des cultures au réseau trophique de l'agrosystème est devenue d'autant plus forte que l'intensification agricole a conduit à l'augmentation de la taille des exploitations agricoles, au regroupement des terres, à leur spécialisation ainsi qu'à la régression des haies, des lisières, des îlots incultes, des tertres d'épierrement, provoquant, à l'échelle du paysage une large uniformisation du milieu avec une diminution importante de l'hétérogénéité spatiale.

Toutes les espèces n'ont cependant pas été touchées de la même manière par le processus d'intensification des pratiques agricoles. L'utilisation massive et répétée du désherbage chimique a aussi favorisé certaines espèces plus tolérantes avec une évolution de ces dernières à l'occasion des grands changements des familles d'herbicides ou certaines populations résistantes aux herbicides (Haas & Streibig, 1982). Un cas d'école est le remplacement progressif des dicotylédones par certaines graminées suite à l'utilisation intensive des premières phytohormones (MCPA, 2,4-D). L'adoption plus récente des techniques culturales simplifiées (T.C.S.) a aussi favorisé les espèces avantagées par un travail du sol superficiel : espèces vivaces, espèces à stock de semences transitoires ou dispersées par le vent, graminées, repousses de cultures, etc. (Derksen *et al*., 1993). Face à ces dires d'experts, relativement peu de données chiffrées viennent étayer l'évolution de la flore adventice à l'échelle d'une trentaine d'années, ou aider à hiérarchiser le poids des différents facteurs ayant pu contribuer à ces changements.

L'objectif de cette étude est de décrire les changements de la composition et de la diversité des communautés adventices des grandes cultures à l'échelle du département de la Côte-d'Or entre les périodes 1968-1976 et 2005-2006. Y-a-t'il aujourd'hui de nouvelles adventices dans les cultures ? Quelles espèces sont en extension (hausse de la fréquence d'occurrence) et/ou à un niveau de densité moyenne plus élevé ? A l'inverse quelles espèces sont en régression et lesquelles ont disparues ? Comment a évolué la végétation des cultures en terme de richesse spécifique (nombre d'espèces par parcelle) et en terme de densité moyenne (nombre total d'individu au m² par parcelle) ? Peut-on déterminer *a posteriori* quels sont les facteurs qui ont vraisemblablement le plus influencé les changements de flore ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

La zone d'étude de 90 km Est-Ouest sur environ 120 km Nord-Sud est située dans la partie Est de la France et plus précisément sur le département de la Côte-d'Or. Sa superficie totale est de 880 338 ha dont 477 000 sont cultivables et 318 000 couverts de forêts. Le climat général de la zone est de type océanique avec des influences continentales (Marceaux et Taboulot, 1994) mais il existe aussi une grande variété de conditions climatiques à travers cette zone.
Globalement, la hauteur d'eau annuelle moyenne sur toute la surface du département est de 840 mm avec des valeurs qui varient entre 700 mm et 1300 mm selon les zones du département (Marceaux et Taboulot, 1994). L'influence du relief sur la valeur moyenne de précipitation est importante et entraîne la constitution de 2 axes relativement secs (<800 mm/an) : celui de la Plaine de la Saône et celui de l'Auxois et de 3 zones excédentaires (>1000 mm/an) avec le relief des Hautes-Côtes, le Plateau de Langres et le Morvan. Les précipitations sont relativement bien réparties tout au long de l'année, avec un niveau moyen de 200 à 220 mm en 3 mois.
Les hivers sont assez froids et longs avec des périodes de gelées assez étendues et avec 20 à 30 jours de neige. Les températures minimales moyennes du mois de janvier calculées sur une période de 30 ans varient entre -2 et 0°C. Le c hangement de saison est assez rapide avec des évolutions thermiques importantes. L'été est plutôt chaud avec de nombreux épisodes orageux. Les températures maximales moyennes de juillet oscillent entre 22 et 27°C.

COLLECTE DES DONNEES

De 1968 à 1976, les communautés adventices ont été étudiées sur 245 parcelles régulièrement travaillées et réparties sur l'ensemble du département de la Côte d'Or (campagne 1). Cent cinquante huit parcelles, représentant un transect de Beaune à Châtillon-sur-Seine (excluant l'Auxois et le Morvan) ont été ré-échantillonnées en 2005 et en 2006 (campagne 2). Sur chaque parcelle, une station a été observée. Les stations d'observation correspondent à des surfaces d'environ 1000 à 2000 m^2.
Lors de la première campagne, elles ont été étudiées sur 3 années successives de façon à échantillonner au moins une culture d'hiver et une culture de printemps. Chaque station a fait l'objet de 1 à 2 notations visuelles durant la saison de culture: l'une en début de cycle (avant les traitements de post levée, les traitements en pré levée étant l'exception à cette époque) et l'autre après la floraison, lorsque lèvent à nouveau quelques espèces (Dessaint *et al.*, 2001).
Pour la seconde campagne (2005/2006), un seul relevé par station a été effectué chaque année : entre fin mars et mi-avril pour les cultures d'hiver, de manière à couvrir les espèces hivernales et printanières, début mai pour les céréales de printemps et début juin pour les cultures estivales.
Chaque station a été caractérisée par (1) la liste de toutes les espèces présentes et (2) une notation selon une échelle d'abondance à 5 niveaux (Barralis, 1976) : 1 (moins de 1 individu par m^2); 2 (de 1 à 2 individus par m^2); 3 (de 3 à 20 individus par m^2); 4 (de 21 à 50 individus par m^2) et 5 (plus de 50 individus par m^2). Certains taxons difficiles à reconnaître aux stades plantules ont été regroupés au niveau du genre. Il s'agit des espèces des genres : *Valerianella* spp., *Lolium* spp., *Vicia* spp., *Bromus* spp., *Cerastium* spp., *Rubus* spp., *Crepis* spp., *Allium* spp., *Adonis* spp., *Carex* spp., *Sedum* spp., *Verbascum* spp. La nomenclature botanique utilisée suit la base de données nomenclaturale de la flore française (Tela-Botanica, 2007) et utilise les codes Bayer/EPPO dans les figures.

ANALYSE DES DONNEES

Pour chaque période et chacune des 158 parcelles communes aux deux campagnes, une richesse moyenne et une note d'abondance moyenne ont été calculées. La richesse moyenne correspond à la moyenne du nombre d'espèces observées dans les différents relevés effectués sur la parcelle considérée. De la même façon, une note d'abondance moyenne a été calculée à l'échelle de chaque parcelle. Cette note correspond à la moyenne des notes d'abondances des différentes espèces présentes dans les différents relevés effectués sur la parcelle considérée. Les parcelles n'ont pas été suivies de la même façon lors des deux campagnes : de 4 à 6 relevés par parcelle pour l'ensemble de la campagne 1968/76 et deux relevés par parcelle pour la campagne 2005/2006. Pour suivre l'évolution de la fréquence d'occurrence des différentes espèces entre les deux campagnes, nous avons simulé des échantillons de 158 relevés en tirant de façon aléatoire un relevé par parcelle parmi les relevés disponibles de la campagne 1968/76. Cette opération a été réalisée 100 fois et nous a permis de construire pour chaque espèce, une distribution de la fréquence d'occurrence sur la base d'un relevé par parcelle. Autrement dit, l'occurrence des espèces en 2005 et en 2006 est comparée à celle de la période 1968/76 à partir d'une intensité d'échantillonnage identique (1 relevé).

RÉSULTATS

RICHESSE ET MODIFICATION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE

Richesse totale et turn-over à l'échelle de la Côte-d'Or

Deux cent vingt deux espèces ont été observées sur l'ensemble des deux campagnes avec 188 espèces sur les 757 relevés de la première campagne (1968/1976) et 155 espèces sur les 315 relevés de la seconde campagne (2005/2006). Les espèces communes aux deux campagnes représentent un peu plus de la moitié des espèces observées (54%, 121 espèces). A l'inverse, 67 des 188 espèces (environ 36%) recensées lors de la campagne 1968/1976 ne sont plus présentes en 2005/2006 et 34 nouvelles espèces (environ 22%) font leur apparition. Pour la majorité, les espèces ayant disparu n'avaient été observées que dans un ou deux relevés à l'exception de la gesse tubéreuse (*Lathyrus tuberosus*, LTHTU) qui était présente dans 27% des relevés et dans une moindre mesure du céraiste des champs (*Cerastium arvense*, CERAR), du muscari chevelu (*Muscari comosum*, MUSCO), et de la silène vulgaire (*Silene vulgaris*, SILVU) présentes dans environ 4% des relevés.

De même, les nouvelles espèces n'apparaissent que dans 1 ou 2 relevés sauf l'herbe aux chantres (*Sisymbrium officinale*, SSYOF) présente dans 5,6% des relevés, le chardon vulgaire (*Cirsium vulgare*, CIRVU) observé dans 4,1% des parcelles et l'anthrisque commun (*Anthriscus caucalis* ANRCA), détectée dans 3,5% des champs échantillonnés.

La comparaison de la richesse spécifique entre les deux campagnes n'est pas directement possible (nombre différent de relevés entre les deux campagnes : 2,5 fois plus de relevés en 1968/76). On peut néanmoins, obtenir la richesse théorique pour un nombre quelconque de relevés par raréfaction de la courbe d'accumulation des espèces pour la campagne 1968/76. Pour un nombre de relevés équivalent (315 relevés), la richesse théorique de la campagne 1968/76 est de 165, soit un excès de 10 espèces (6%) par rapport à ce qui est observé lors de la campagne 2005/2006.

Evolution de la richesse spécifique moyenne et de l'abondance par parcelle

En 30 ans, le nombre moyen d'espèces par parcelle est passé de 16,5 (min : 6 ; max : 40) à 9,3 (min : 1 ; max : 37) soit une perte de 7,2 espèces par parcelles (Figure 1).

La somme des notes d'abondance (cumul des notes d'abondance de toutes les espèces présentes dans le relevé) a également chuté de manière importante passant en moyenne de 25,4 à 11,8.

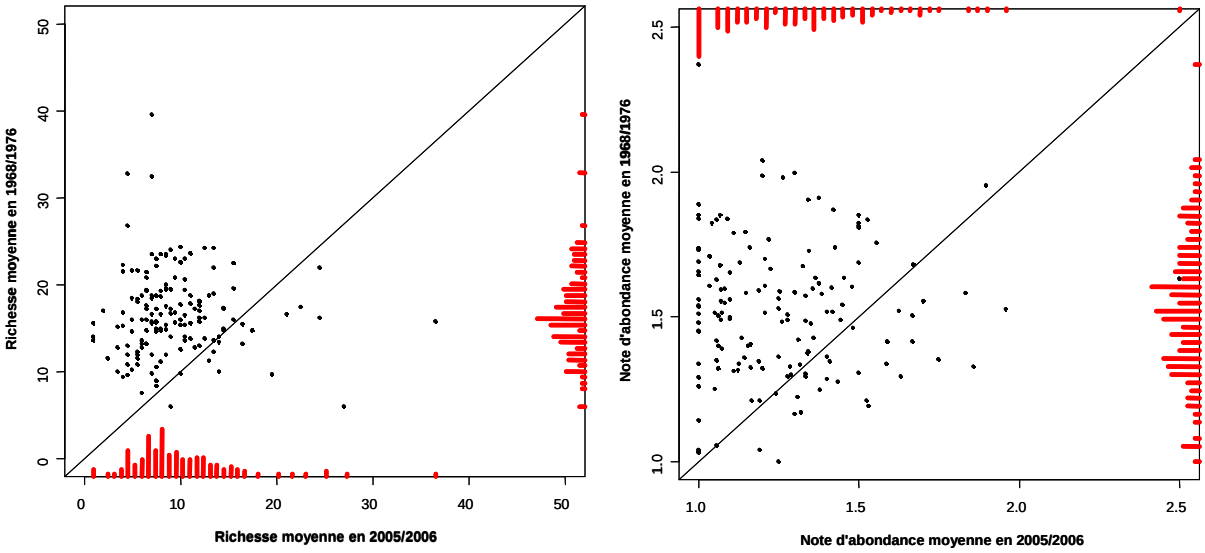


Figure 1 : Evolution entre les deux campagnes 1968/1976 et 2005/2006 de (a) la richesse moyenne parcellaire et (b) la note moyenne parcellaire. Les histogrammes sont donnés sur les cotés des graphes.
Figure 1*: Evolution between two surveys (1968/1976 and 2005/2006) of (a) the average field richness and (b) the average field note. The histograms are given on the axes.*

La note d'abondance moyenne par parcelle est passée de 1,53 à 1,26 (Figure 1). Les notes d'abondance les plus élevées (de 2 à 5, soit de 1 à 50 individus au m²) ont été deux fois moins utilisées au cours de la seconde campagne, tandis que la note d'abondance la plus faible (1, soit moins de 1 individu au m², ce qui correspond souvent à quelques individus très dispersés dans la parcelle) a été utilisé environ 0,25 fois plus.

EVOLUTION DU STATUT DES ESPECES

Espèces en régression

Pour la majorité des espèces les plus fréquentes en 1968/76, on note une diminution de leur présence dans les relevés actuels (2005/06) (Figure 2). Seules 7 espèces : la pensée des champs (*Viola arvensis*, VIOAR), le vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides*, ALOMY), l'éthuse ciguë (*Aethusa cynapium*, AETCY), la capselle bourse-à-pasteur (*Capsella bursa-pastoris*, CAPBP), la véronique à feuille de lierre (*Veronica hederifolia*, VERHE), le pissenlit (*Taraxacum officinale*, TAROF) et l'alchémille des champs (*Aphanes arvensis*, APHAR) ont des valeurs en 2005 et/ou en 2006 qui sont comparables à ce que l'on aurait pu observer en 1968/76.

Pour les autres espèces, les fréquences sont plus faibles voire nettement plus faibles que celles observées lors de la première campagne. Dans le premier cas de figure, on trouve des espèces comme le bleuet (*Centaurea cyanus*, CENCY) ou le chardon des champs (*Cirsium arvense*, CIRAR), dont l'occurrence actuelle est à peine plus faible que celle des années 1970 (voir Fig. 2). Dans le second cas, les différences peuvent être très importantes : le liseron des champs (*Convolvulus arvensis*, CONAR), l'euphorbe exiguë (*Euphorbia exigua*, EPHEX) ou encore le chiendent rampant (*Elytrigia repens*, AGGRE) présentent toutes trois une régression supérieure à 75%. Certaines espèces messicoles autrefois assez communes : le grémil des champs (*Lithospermum arvense*, LITAR), le miroir-de-Vénus (*Legousia speculum-veneris*, LEGSV), le pied-d'Alouette (*Consolida regalis*,

CNSRE) ou la renoncule des champs (*Ranunculus arvensis*, RANAR) ne subsistent aujourd'hui que dans quelques parcelles (Figure 3).

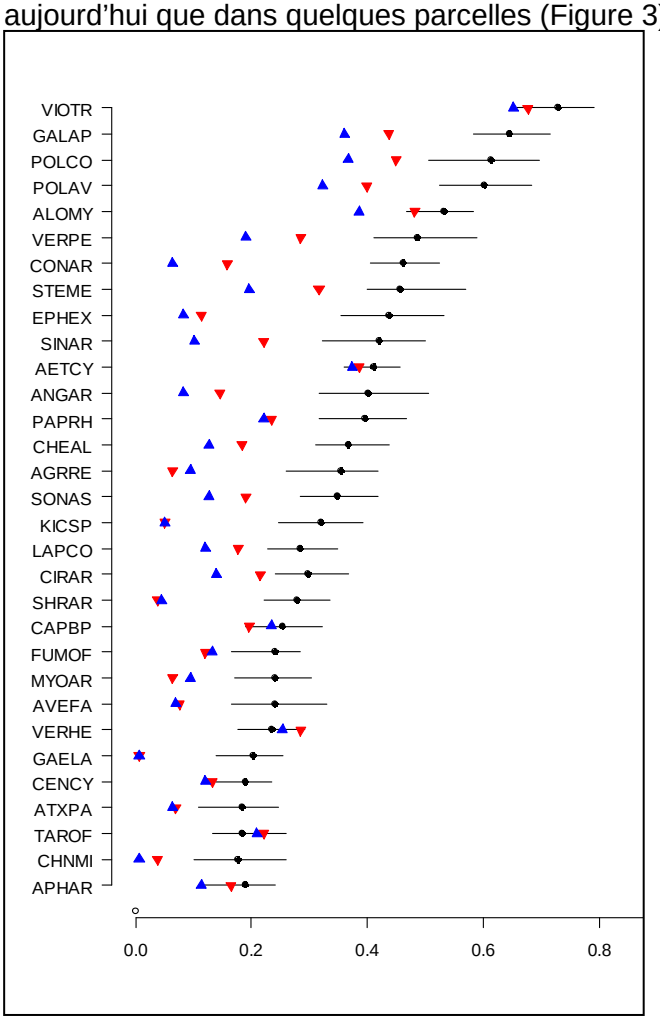


Figure 2 : Evolution temporelle de la fréquence d'occurrence des espèces les plus communes de la campagne 1968/76. En noir, la plage de variation des fréquences d'occurrence pour la période 1968/76. La fréquence d'occurrence pour ▼ les relevés 2005 et ▲ pour les relevés 2006. Les espèces sont représentées par leur code Bayer/EPPO

***Figure 2**: Temporal evolution of the frequency of occurrence of the most common species of 1968/76 surveys. In black, the range of variation of the frequencies of occurrence over the period 1968/76. The frequency of occurrence for ▼ 2005 plots and ▲ for the 2006 plots. The species are represented by their Bayer/EPPO code*

Espèces en progression

Quatorze espèces ont une fréquence d'occurrence supérieure en 2005 et/ou en 2006 par rapport à la campagne des années 1968-76 (Figure 3). L'ensemble de ces espèces était des adventices mineures lors de la première campagne, occupant des positions supérieures au rang 60 dans le classement des espèces rangées par ordre de fréquence d'occurrence décroissante. La progression de certaines espèces est très nette : le géranium disséqué (*Geranium dissectum*, GERDI) est devenu une adventice importante (rang 14 et 8 respectivement en 2005 et en 2006) tout comme les bromes (*Bromus* spp., BROSS), la matricaire inodore (*Matricaria perforata*, MATIN) ou encore la laitue scariole (*Lactuca serriola*, LACSE), qui était quasi-inexistante dans les parcelles il y a 30 ans. La progression d'autres espèces est moins nette (supérieure seulement en 2005 ou en 2006) : la morelle noire (*Solanum nigrum*, SOLNI), la picride fausse épervière (*Picris hieracioides*, PICHI), l'épilobe à quatre angles (*Epilobium tetragonum*, EPIAD) ou encore les crépis (*Crepis* spp., CVPSS) restent des espèces mineures.

On peut noter une certaine variation dans les fréquences observées entre les relevés 2005 et 2006 avec des écarts, pour certaines espèces, qui sont du même ordre de grandeur que la plage de variation observées lors de la première campagne. Pour une majorité des espèces, l'occurrence est plus importante en 2005 qu'en 2006 avec quelques exceptions (*Lactuca serriola*, *Geranium dissectum*, *Capsella bursa-pastoris*).

En revanche, l'importance (relative) des espèces les unes par rapport aux autres est restée assez stable entre 1968 et 2006 (test de Spearman sur les rangs des 122 espèces communes aux deux campagnes, $rs=0.722$, $p<0.01$). Sur les 30 espèces majeures, 21

restent identiques. Les cinq espèces majeures restent *Viola arvensis*, *Galium aparine*, *Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare* et *Alopecurus myosuroides*, toutes encore présentes dans au moins 40% des parcelles.

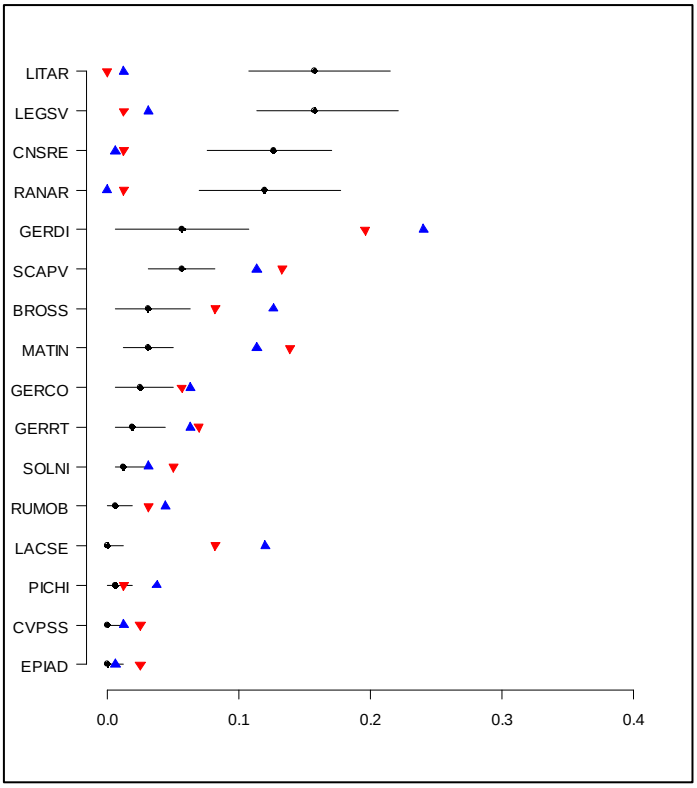


Figure 3 : Evolution temporelle de la fréquence d'occurrence de quelques espèces remarquables. En noir, la plage de variation des fréquences d'occurrence pour la période 1968/1975. La fréquence d'occurrence pour ▼ les relevés 2005 : et ▲ pour les relevés 2006. Les espèces sont représentées par leur code Bayer/EPPO

***Figure 3**: Temporal evolution of the frequency of occurrence of some species. In black, the range of variation of the frequencies of occurrence over the period 1968/76. The frequency of occurrence for ▼ 2005 plots and ▲ for the 2006 plots. The species are represented by their Bayer/EPPO code*

DISCUSSION

PROBLEMES LIES A L'ECHANTILLONNAGE

Une difficulté générale rencontrée par les analyses diachroniques sur des pas de temps élevés est de pouvoir certifier que les différences observées sont réelles et pas le résultat d'un changement de méthodes. Aussi, l'exploitation des résultats de cette étude nécessite quelques précautions. En effet, au cours de la période située entre les deux campagnes, de nombreuses modifications sont apparues dans la manière de gérer les adventices et plus généralement dans les pratiques culturales. De même, le recueil des données, bien que similaire dans la méthodologie des notations, ne concerne toutefois pas la même durée (trois années pour chaque parcelle, et neuf années, de 1968 à 1976, pour l'ensemble de la campagne 1 contre deux ans par parcelle et pour l'ensemble de la campagne 2) ni la même intensité d'échantillonnage (757 relevés en 1968/76 contre 315 en 2005/06). Or un maximum d'année permet de tamponner les variations interannuelles (d'ordre météorologique ou culturale) qui peuvent être importantes comme le montre les différences entre les relevés de 2005 et de 2006 (Figures 2 et 3). Les dates des relevés effectués sur les parcelles ont également pu varier entre les deux campagnes, en particulier du fait des changements de la nature des cultures par parcelles (cultures d'hiver *versus* cultures de printemps). Ainsi, pour de nombreuses parcelles, chacun des deux relevés disponibles pour la campagne de 2005/2006 ont été effectués en sortie d'hiver (entre fin mars et début avril) alors que pour ces mêmes parcelles, un ou plusieurs relevés avaient également été effectués début mai (dans une culture de printemps) lors de la campagne de 1968/1976. Enfin, il faut garder à l'esprit que des problèmes liés à l'identification des espèces au stade plantule sont quasiment inévitables, même si, pour limiter ce type de biais, les principaux taxons pour lesquels des risques de confusion important existent ont été regroupés au niveau du genre, dès lors que les

observateurs bien que parfaitement formés n'étaient pas malherbologues. Une fois toutes ces réserves énoncées, on peut néanmoins avancer plusieurs conclusions sur les changements intervenus en 30 ans au sein de la végétation des cultures annuelles de la Côte-d'Or et plus généralement des régions ayant un climat similaire et des systèmes de cultures ayant connu une évolution comparable.

MODIFICATION DE LA COMPOSITION ET DE LA RICHESSE FLORISTIQUE

Globalement la richesse spécifique, observée sur l'ensemble des parcelles échantillonnées est restée relativement stable puisque l'on passe d'une richesse estimée de 165 espèces (par la méthode de raréfaction, pour 315 relevés) pour la campagne 1968/76 à une richesse observée de 155 espèces en 2005/06.
Cette légère baisse de la richesse globale est cependant accompagnée d'une profonde recomposition de la flore adventice. En l'espace de 30 ans, près de la moitié de la flore globale a changé. Environ 1/3 de la flore des années 1970 n'a pas été retrouvée dans les relevés 2005/06 et à peu près 1/4 de la flore 2005/06 est nouvelle et n'était pas présente lors de la première campagne. Si la régression du nombre d'espèces peut en partie s'expliquer par la plus faible intensité de l'échantillonnage en 2005/06 (les espèces peu fréquentes ou disparues étant par définition difficiles à observer), celles qui sont apparues n'existaient pas dans les parcelles cultivées de la région ou sont spécifiques de cultures récemment introduites.
Conjointement à cette baisse de la richesse globale, on note une baisse de la richesse moyenne par parcelle qui s'accompagne d'une baisse plus légère de la note d'abondance moyenne de parcelle. Autrement dit, on observe, à l'échelle de la parcelle, non seulement moins d'espèces mais aussi une densité moyenne plus faible. Une baisse similaire de ces deux composantes a été observée dans les cultures d'Allemagne de l'Est (Saxe-Anhalt) entre 1957 et 2000 (Baessler & Klotz, 2006).

EVOLUTION DU STATUT DES ESPECES ET POSSIBLES RAISONS SOUS-JACENTES A CES CHANGEMENTS

Espèces en régression

Comme Andreasen *et al*. (1996) l'ont observé au Danemark, même les adventices les plus communes comme le gaillet gratteron (*Galium aparine*), la stellaire (*Stellaria media*) ou le chiendent rampant (*Elytrigia repens*) sont en régression en fréquence et en densité. La même tendance a été observé pour les oiseaux communs des agrosystèmes (Julliard et *al.*, 2004).
Cette étude confirme également la poursuite de l'effondrement des populations d'espèces messicoles. Les espèces déjà rares en 1970 ont disparu (*Agrostemma githago*, *Neslia paniculata* subsp. *thracica*, *Nigella arvensis*, etc.) ou ne se maintiennent plus que dans les bords de champs (*Bunium bulbocastanum*, *Caucalis platycarpos*) tandis que certaines espèces qui étaient assez communes il y a 30 ans sont devenues rares (*Legousia speculum-veneris*, *Lithospermum arvense*) avec des taux de régression très importants (respectivement de 90% et 97%).
Suivant les cas, on peut penser que l'origine de ces régressions est de nature différente. Pour certaines espèces, ces baisses sont liées à la régression des cultures qui leur étaient favorables: par exemple, la diminution de la fréquence d'espèces à levée printanière comme *Euphorbia exigua*, *Anagallis arvensis* ou *Kickxia spuria*, pourrait être liée à la diminution des céréales de printemps dans les rotations (133 des parcelles entre 1968 et 1976 contre 41 parcelles en 2005/2006). Toutefois, pour ces espèces et l'ensemble des adventices à levée printanière, du fait des changements d'échantillonnages mentionnées plus haut, les cas de régression réelle restent difficiles à différencier des cas de régression « artificielle » simplement liés à des dates de relevés différentes entre les deux périodes.
D'après la littérature, de nombreux facteurs semblent impliqués dans la régression des espèces messicoles : augmentation de l'utilisation des herbicides, semis plus précoce

entraînant un volume de végétation plus important au printemps,, labour plus profond et déchaumage précoce après la récolte, etc. (Jauzein, 2001). Cette intensification du travail du sol combinée à une gestion chimique de l'interculture (glyphosate) pourrait également avoir entraîné la régression ou la disparition de nombreuses adventices vivaces reléguées dans les bordures (*Lathyrus tuberosus*, *Elytrigia repens*, *Knautia arvensis*, *Rumex crispus*, etc.). Ainsi, à l'échelle de la communauté, la proportion d'espèces vivaces a diminué : alors qu'elles représentaient 19.7% des espèces observées dans un relevé entre 1968 et 1976, elles ne totalisent plus que 12% du total des espèces par relevés en 2005/2006..

Espèces en progression

Plusieurs espèces en progression en Côte-d'Or ont également été notées en hausse dans une étude anglaise (Sutcliffe & Kay, 2000) conduite dans l'Oxfordshire sur une période comparable (1960-1997) : *Bromus* spp. (incluant principalement *Bromus sterilis*), *Anthriscus sylvestris*, *Cirsium vulgare*, *Geranium dissectum*, *Lactuca serriola*, *Scandix pecten-veneris*, *Sisymbrium officinale*. Cette concordance entre des études espacées d'environ 1000 km pourrait traduire une tendance générale dans les résultats obtenus à l'échelle de l'Europe occidentale.
Plusieurs explications peuvent être avancées pour expliquer la progression de ces espèces. Ainsi, 5 des 14 espèces en progression (*Geranium dissectum*, *Scandix pecten-veneris*, *Bromus sterilis*, *Geranium rotundifolium*, *Thlaspi arvense*) sont des espèces significativement associées à la culture du colza à l'échelle de la France (Fried & Reboud, 2007). Deux espèces de cette liste (*Calepina irregularis* et *Barbarea vulgaris*), absentes de la campagne de 1970, mais observées dans une parcelle et plusieurs bords de champs durant la campagne 2005/06 pourraient aussi avoir pénétré à l'intérieur des parcelles grâce au développement de la culture du colza. Ces espèces présentent pour la plupart une tolérance importante aux herbicides du colza (Mamarot & Rodriguez, 2003). On peut également penser que la date de semis précoce de cette culture (août) a favorisé les espèces ayant un pic de germination à cette période (cas de *Scandix pecten-veneris*). Or cette culture a fortement progressé en France au cours des 30 dernières années - passant à titre d'exemple de 38 à 66 parcelles où elles étaient observé sur les 158 étudiées dans notre échantillonnage - mais aussi dans d'autres pays européens dont l'Angleterre (Sutcliffe & Kay, 2000). Ceci peut expliquer une partie des similarités observées entre les deux études. Ainsi, le développement de la surface d'une culture et son retour plus fréquent dans la rotation à la faveur des aides européennes peut entraîner une modification importante de la flore adventice. L'introduction du colza dans la rotation a aussi eu des répercussions sur la flore des cultures suivantes (*Geranium dissectum* a aussi augmenté dans les céréales d'hiver).
Au vu de ces résultats, on peut s'interroger sur l'impact que pourraient avoir les évolutions des pratiques actuelles et à venir de l'agriculture sur la flore. Entre autres changements qui pourraient avoir une influence, citons (1) la modification des pratiques herbicides, avec le retrait de l'atrazine depuis 2003 (dont les conséquences ont déjà en partie été observées ; Fried et al., 2006), la diminution des doses d'urées substituées ou leur remise en cause qui rend plus difficiles le contrôle des graminées, ou encore les restrictions à l'utilisation de deux sulfonylurées au cours d'une campagne dans une même parcelle et (2) à une autre échelle, l'introduction de nouvelles cultures destinées à la production de biocarburants : cultures pérennes récoltées annuellement (miscanthus, panic érigé), taillis à courte rotation (peupliers, eucalyptus) ou de nouvelles variétés génétiquement modifiées tolérantes aux herbicides totaux qui changeront en profondeur l'ensemble du système de culture.

REMERCIEMENTS
Les auteurs tiennent à remercier chaleureusement toutes les personnes ayant apporté leurs aides lors des relevés floristiques et/ou pédologiques : Louis Assémat, Emilie Cadet, Bruno Chauvel, Arnaud Coffin, Jacques Gasquez, Christian Gauvrit, Christophe Girod, Sylvie

Granger, Bertrand Jacquemin, Gilles Louviot, Damien Marage, Helmut Meiss, Xavier Reboud, Maurice Trémoy ainsi que de nombreux stagiaires lors des campagnes de relevés des années 1968 à 1976. Merci également aux agriculteurs de la zone d'étude pour leur accueil sur les parcelles. En mémoire de René Chadoeuf qui avait fortement contribué à la première campagne de relevés.

BIBLIOGRAPHIE

Andreasen C., Stryhn H., Streibig J.C., 1996 – Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology*, 33, 619-626.

Barralis G., 1976 – Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. *In* : *V*è *Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes*, 1, Dijon, France : 59-68.

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.

Derksen D.A., Lafond G.P., Thomas A.G., Loeppky H.A., Swanton C.I., 1993 - Impact of Agronomic Practices on Weed Communities: Tillage Systems. Weed Science, 41, 409-417.

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

Fried G., Reboud X., Bibard V., Delos M., Bombarde M., 2006 - Mauvaises herbes du maïs: 25 ans d'évolution dans les grandes régions de production. *Perspectives Agricoles,* 320, 68-74.

Fried G. & Reboud X., 2007 – Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *OCL,* 14, 1-14.

Haas H., Streibig J.C., 1982 - Changing Patterns of Weed Distribution as a Result of Herbicide Use And Other Agronomic Factors. *In* : Herbicide resistance in Plants : 57-79.

Holland J. M., Hutchison M.A.S., Smith B. & Aebischer N. J., 2006 – A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Annals of Applied Biology*, 148, 49-71.

Jauzein P., 2001 – L'appauvrissement floristique des champs cultivés. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21, 65-78.

Julliard R., Jiguet F. et Couvet D., 2004 - Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*,10, 148–154.

Mamarot J., Rodriguez A., 2003 - Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures (1ère ed.). Paris: ACTA.

Marceaux J. & Taboulot S., 1994 – Atlas climatique de la Côte d'Or. Dijon : Météo France, 127p.

Roberts H.A., 1968. The Changing Population of Viable Weed Seeds in an Arable Soil. *Weed Research*, 8, 253-256.

Robinson R. A., Sutherland W. J., 2002 – Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39,157-176.

Stoate C., Boatman N. D., Borralho R. J., Rio Carvalho C., de Snoo G. R. et Eden P., 2001 – Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63, 337-365.

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.

Tela-Botanica, 2007. http://www.tela-botanica.org/ Consulté en 2007.¶

Article XIII :

Fried G., Dessaint F., Reboud X.

Long term trends in the weed flora of arable fields and crop edges in north eastern France.

En préparation.

Long term trends in the weed flora of arable fields and crop edges in north eastern France

Guillaume FRIED, Fabrice DESSAINT & Xavier REBOUD

UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, ENESAD, Université of Bourgogne, 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon, France.

gfried@dijon.inra.fr ; dessaint@dijon.inra.fr ; reboud@dijon.inra.fr

* *Corresponding author*: F. Dessaint, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France.Tel : (+33) 3 80 69 31 83; Fax : (+33) 3 80 69 32 22 ; E-mail fabrice.dessaint@dijon.inra.fr

Abstract. Between 1968 and 1976, 245 arable fields distributed across the French region of Côte-d'Or were surveyed. A second survey of 158 out of these 245 fields was carried out in 2005 and 2006. The objective was threefold : (1) to assess the change in the status of arable weeds over the past three decades, (2) to document the change in species richness at regional and field level and (3) to evaluate the relative importance of crop edges as a refuge for threatened arable weeds. A total of 222 species were recorded over the two surveys, 67 species were no more found in the 2000s survey. 38% of the species present in both surveys were decreasing ranging from common to already rare species. 50 % maintained same occurrence while only 12% conversely experienced an increasing tendency. At the field scale, species richness decreased by average from 16.5 to 9.3 (44%). Mean cover abundance also experienced a significant 67% decline. As between field differences increased, the outcome at the regional scale is a loss of only 10 species from 165 to 155 (6%) Many species of the Arable Weed National Red List have disappeared or seriously decreased from the field center but still persist in the crop edge. Conservation of arable flora is questioned in regard of these results.

Keywords: arable weeds, species richness, weed density, crop edges, conservation.

Introduction

Arable weed species have been recognized to play an important role in supporting biological diversity, in particular as food resources of primary importance for birds and insects inhabiting farmland environment (Marshall et al., 2003; Holland et al., 2006 ; Storkey, 2006). Since the early 1960s, botanists (Aymonin, 1962) have however reported a drastic regression of abundance and distribution of arable weeds in France. Nowadays, arable weeds represent often a large part of red lists of rare or threatened plant species. For example, in Alsace, a region north-eastern France, species of arable habitats account for 10% of all threatened vascular plants and almost one third of the taxa considered as probably extinct (SBA, 2003). The rarefaction of arable weeds has also been reported in other countries in Europe: e.g. in Finland (Erviö and Salonen, 1987), Germany (Albrecht, 1995), the UK (Sutcliffe and Kay, 2000) and Denmark (Andreasen et al., 1996). The decline of the weed flora found in arable fields has been so marked that several species that used to be common and widespread in the early XXth century are now on the brink of extinction, e.g. *Agrostemma githago* L. or *Lolium temulentum* L. are extinct over vast regions of France and persist in only a small number of sites. It is likely that this trend is the result of a combination of changes in agriculture practices since the end of the second world war and that have been reported to have occurred widely in Europe (Stoate et al., 2001 ; Robinson & Sutherland, 2002): herbicides have replaced other weed control methods, fertilizer applications have doubled, new crop varieties have been grown at higher densities, stubble is now ploughed early after harvest.

Among weeds, this decline is particularly striking for archeophyt species, i.e. weed species that were introduced with cereals in Western Europe during pre- or early history (Jauzein, 2001). The conservation of weed species is somehow problematic as their habitat, arable fields, are primarily devoted to crop production. Consequently, the legal status of protection do not apply as the texts explicitly exclude the fields that are regularly cultivated from the sphere of application of the law in France (J.O. 13/05/1982) as well as in other European countries (De Klemm, 1990). In order to address this issue, and

following the Rio Convention on the Conservation of Biodiversity, the French Ministry of Environment has set up a specific conservation program for rare arable weed species (Aboucaya *et al*., 2000 As a first step, a list of 101 archeophyt taxa that require attention was established based on published information and botanists expert knowledge. The taxa were classified in three categories according to their degree of rarefaction: 1-species in real danger (referred in the text as List 1), 2-species that experienced significant regression but are nevertheless still common in some regions (referred as List 2) and 3-species that are at best stable in at least some regions (referred as List 3). This list is refered in the following text as the *Archeophyt Weed National Red List* (AWNRL).

This compilation revealed the lack of data available for a quantitative assessment of long term trends in the French arable wed flora. The first aim of this study is to quantify species decline covering common to rare weed species with both their frequency and their abundance over a 30 year period in the Côte-d'Or region.

A second question adressed by this study was to estimate the relative contribution of the field core and the field edge to the maintenance of endangered weed species. The modern distribution patterns of arable weed in agricultural landscape reported by Marshall (1989) and Wilson and Aebischer (1995) indicated that most (endangered) weed species would have their optimum in the crop edges. In addition to the less intense chemical or mechanical perturbations in the crop edges, Kleinj and van der Voot (1997) showed that endangered arable weeds could take benefit of the higher light penetration prevailing in this area. They also noted that fertilized crop edges, through the indirect effect of higher competition with the crop reduced biomass production of endangered weeds. On the other hand, some characteristic weeds could be more strongly linked to the field core area either because they have mimetic seeds and are sown with the crop (e.g. *Agrostemma githago*, *Bromus secalinus*, etc.) or because they are unable to maintain in the margins where tall grasses could exert high competitive pressure. So the relative importance of crop edges compared to the field core area to act as a refuge for threatened species in the rarefaction process remains largely unknown. So, as a second objective, this study aims i) to evaluate the contribution of field margin to the persistence of both common and rare weeds in arable fields and ii) to position crop edges according to three fundamental ecological conditions for threatened arable weeds: the level of perturbation, the level of available nitrogen in the soil and the level of light penetration, respectively (Kleinj & van der Voot, 1997).

Here we resurveyed 158 fields 30 years after an initial survey in a region (Burgundy) that is representative of the large regions of cereal production in northern France. In a first part we assess the change in the status of weeds within arable fields over the past three decades and quantify the changes in species richness at three embedded scales (fields, crop and region). Secondly, we studied to what extent crop edges could act as a refuge for threatened arable weeds. Finally conservation of arable flora is discussed with particular attention to potential contribution of crop edges.

Materials and Methods

Vegetation surveys

Between 1968 and 1976, 158 arable fields distributed across the French region of Côte-d'Or were surveyed. A second survey, some 30-year later, was carried out in 2005 and 2006. In the 1970s, each field was sampled during three successive years (the first ones from 1968 to 1970, the last ones from 1974 to 1976) to account for the whole crop species of the rotation. Each

year, two relevés were performed before and after herbicide spraying. So three to seven vegetation *relevés plots* are available for the 1970s period.

In the 2000s period, all 158 fields were sampled each of the two years. Winter-sown crops were sampled from the end of March to the start of April, a period that make it possible to account for both winter and spring annual weeds, while spring- and summer-sown crops were respectively sampled at the start of May and June. Table 1 gives the number and proportion of *relevés* realized in each crop type within the two periods.

We cooperated with the author of the original *relevés*, G. Barralis, during the last recording to ensure homogeneity of the methods used to conduct the build up of the data collection. In both survey, a surface of approximately 2000 m^2, at least 20 m from field boundaries, was covered in each field. Surveys were performed by two or more trained persons who walked across the 2000 m^2 for at least 20 min, recording all species observed until no more new species were found.

The cover abundance of each species was estimated adapting Braun-Blanquet cover abundance method (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) to arable crop field (Barralis, 1976). It takes into account the number of indivuals/ m^2, with the following scale intervals: 1: less than 1 individual/m^2; 2: 1-2 individual/ m^2; 3: 3-20 individuals/m^2; 4: 21-50 individuals/m^2; 5: more than 50 individuals/m^2. In the 2005-2006 survey, a supplementary *relevé* was performed in the margins of each surveyed field, along a transect 50 m long and 1 m large in order to allow detection of species that could be absent from field centre.

Unidentified grasses and dicotyledons were excluded from the analyses and some taxa were grouped at the genus level when identification at seedling stage proved problematic i.e. *Valerianella* spp., *Lolium* spp., *Vicia* spp., *Bromus* spp., *Cerastium* spp., *Rubus* spp., *Crepis* spp., *Allium* spp., *Carex* spp., *Sedum* spp., *Verbascum* spp.

Data analysis

We compared changes between 1968 and 2006 in total regional species pool (γ-diversity) and field species richness α-diversity. γ-diversity could not be directly compared between the two periods, as 755 samples were available in the 1970s against 315 in the 2000s.
For the 1970s period, γ-diversity was estimated with rarefaction method adjusted to the smallest sample size of 315.

α-diversity was divided in two distinct measures: species richness (the number of species per field) and average weed abundance (the average value of the density classes of the species present). Changes in abundance were assessed by comparing in each period, the mean abundance density. To do so, the abundance score was replaced by the mean value of the respective density classes (Baessler and Klotz, 2006). The difference in average abundance among the two periods was then tested with a Wilcoxon-Test.

We listed the species included in the Archeophyt Weed Red National List (AWNRL, Aboucaya *et al.*, 2000). Out of the 101 threatened arable weed, 31 species were observed (listed in Table 2). To compute the number of threatened arable weed in each field and crop edge, we felt that the meaning of the indice would be conceptually clearer when excluding the most common (generalist) species that are not threatened in the region studied (*Alopecurus myosuroides*, *Galium aparine*, *Papaver rhoeas* and *Viola arvensis*).

To rebalance the sampling effort between the two periods 1 sample out of the 3 to 7 available for each field in the first period was taken at random 100 times. The minimal and maximal occurrences provided by the 100 resampling defined a distribution of species frequency for the 1970s period. Changes in species

frequency of occurrence were then based on comparisons between the 1970s distribution range and species occurrences for 2005 and 2006. Every species whose occurrences in 2005 and 2006 surveys fall outside this distribution would point to a significant change of status.

The composition of flora found in the crop edges was analyzed using Raunkier's life forms, Ellenberg-N and Ellenberg-L indicator values (Ellenberg et al., 1992). Based on these features, plant communities of the crop edges were compared to the communities found within the field in the 1970s and in the 2000s.

Results

Changes in composition species richness, and density in field core area since the 1970s

At the regional level, 222 species were recorded in the two surveys: 188 in the 1970s and 155 species in the 2000s. The total number of species (γ-diversity), estimated for 315 samples with a sample-rarefaction method was 166 in the 1970s survey. There has been a decrease of 11 species since the 1970s (Figure 1).

At the field level, there was a highly significant decrease (*P<0.01*, Wilcoxon-Test) of the average number of weed species per field (α-diversity) from 16.6 species in the 1970s (range: 6 to 39.6) to 9.3 species in the 2000s (range: 1 to 36.5). The median loss of species was about 7 species per field between the two periods (Figure 2a); Increases in α-diversity was observed in only 17 fields out of the 158 fields that were surveyed..

A comparable pattern was observed for changes in weed densities with a highly significant decrease (*P<0.01*, Wilcoxon-Test) of the mean abundance per field from 61.5 ind.m^{-2} (range: 4.2 to 298) to 20.2 (range: 0.5 to 105) in 2000s. The median loss of density was about 36 ind.m^{-2} (Figure 2b) and increases in density were observed in 24 of the 158 fields.

Changes in the frequency and abundance status of species found in both periods

Our results show that 121 out of 222 species were found in both surveys and among those 46 species significantly decreased since the first survey (Table 3), 63 were present with the same occurrence and 12 experienced an increase (Table 4, see Appendix A for the full list of species). The vast majority of species that were most commonly observed in the 1970s, i.e. species whose median frequency of occurrence was at least 20%, have decreased (in frequency. Only *Alopecurus myosuroides*, *Aethusa cynapium*, *Capsella bursa-pastoris* and *Veronica hederifolia* presented comparable frequencies in both surveys 2000s.

The same pattern occurred for density with 55 species that decreased, 59present with the same occurrence while only 7 experienced an increasing tendency (see Appendix B for details).

Our results show that 67 out of the 188 species recorded in the first survey were not recorded in the 2000s survey. If we add up those two categories, this means that about 60% of the species that were present 30 years ago have decreased or have possibly disappeared in the study area. Most of these species were already relatively rare in fields in the 1970s, with the exception of *Lathyrus tuberosus*, as species which used to be common in the fields 30 years ago and has not been recorded in the 2000s survey(Table 5).

Our data also show that 34 species out of the 155 recorded in the (2000s) survey were not recorded in the 1970s survey. So, about 30% of the currently observed species are rather increasing. Increasing species were however all minor species (presence in 3 to 5% of the surveyed fields) in the 1970s (see Table 5). The most spectacular increase concerned *Lactuca serriola* that spread from 3 to 30 fields and *Geranium dissectum* that spread from 42 to 69 fields.

The relative importance of species recorded in both surveys remained relatively stable in frequency (Spearman's rank correlation test, r_s=0.72, *P<0.01*) and density (r_s=0.71, *P<0.01*).Our data indicate that, 21 out of the 30 most widespread species in the 1970s remained at comparable levels and that *Viola arvensis*, *Galium aparine*, *Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare* and *Alopecurus myosuroides* remained the five major species present in more than 40% of the surveyed fields. This is illustrated by Table 5 that compares the correspondence of species frequency class between the two periods.

Species of AWNRL

Thirty one out of the 101 species listed in the Archeophyt Weed Red National List were observed in this study (Table 2). These 31 species are the most characteristic archeophyt arable weeds in the continental and oceanic climates of Western Europe. According to the floras written in the first part of the XXth (Coste, 1906; Fournier, 1936), they used to be widespread across the whole France while almost all the remaining 70 species, absent from this study, either were always very scarce or disappeared very early in the XXth century with the abandonment of cultivation of particular crops such as flax *Linum usitatissimum*, (*Camelina alyssum*, *Cephalaria syriaca*) or were restricted to the Mediterranean areas (*Adonis microcarpa*, *Bifora testiculata*).

Twenty-one species of the AWNRL were found in both surveys but nine species were not found in any fields it has occupied in the 1970s (Table 2). Ten of the 21 common species were observed with lower frequencies, ten species appeared to be stable while possible increases concerned only two species (Table 2). There was however no evidence for a greater number of declining species among AWNRL compared to any other weeds (Khi2=3.33; P=0.18).

Composition and characteristics of the flora found in the crop edges

Species diversity in the crop edges and within the fields could not be directly compared because the sampling areas differed with 50 m^2 and 2000 m^2 respectively. We can however note that, even if sampled over a much smaller area, the crop edges still harboured both higher α- and γ-diversity than field core areas. In the 2000s, a total of 197 species were found in the crop edges against 155 in the field core area. Species richness (mean: 12.20; range: 3.5 to 24) was significantly higher in crop edges when compared to the core area of the fields in the 2000s (Wilcoxon-test, *P<0.001*) but remained however lower when compared to the field core area in the 1970s (Wilcoxon-test, *P<0.001*). The same pattern was observed when considering the number of species of AWNRL: it was significantly higher in crop edges (mean: 0.984; range: 0 to 5) compared to the field centre in the 2000s (mean: 0.741; range: 0 to 5). However, the number of species of AWNRL was lower in the crop edges in the 2000s compmared to the field core area in the 1970s (mean: 2.083; range : 0 to7).

Species that appeared to be in decline when focusing on the central area of the field could be considered as stable when accounting for crop edges populations. Thus, 18 species that decreased within the field since the 1970s, i.e. 39.13% of the decreasing species, of whom four archeophyts species of the AWNRL (*Anthemis arvensis*, *Centaurea cyanus*, *Galium aparine*, *Papaver rhoeas*), were however present in an equivalent number of sites if we cumulate their presence over both the crop edges and the within fields areas in the 2000s survey (Table 2 and 3).

23 species that were present inside the fields in the 1970s and have disappeared from the within-field area in the 2000s were however still found in the crop edges (Table 5). This last category included two rare species of AWNRL:

Bunium bulbocastanum (List 2) present in 3 crop edges and *Caucalis platycarpos* (List 2) present in 4 crop edges (Table 2) and many other rare weeds that are not exclusive of arable habitats but whose presence in fields has a value, e.g. *Muscari comosum* (in 2 sites), *Veronica triphyllos* (in 1 site). A special case is *Lathyrus tuberosus* that used to be very common inside the fields (27.8%) where it totally disappeared but in parallel, remained rather common in the margins with 21 records (6.6%). On the other hand, this category of species also contained perennial species of secondary successions observed once and that could have been accidental within the fields in the 1970s (*Lamium album*, *Carduus nutans*). So at the level of the whole field including crop edges, only 43 species disappeared between the two periods (against 67 if excluding the crop edges).

The respective proportion of Raunkier's life forms significantly differed between the two periods and between crop edges and the within fields areas (One-way ANOVA, $P<0.001$). Crop edges harboured a greater proportion of both geophytes (9.8%) and hemicryptophytes species (17.5%) per *relevés* when compared to the within field areas. The proportion of perennials species declined between the 1970s (5.6% geophytes and 14.1% hemicryptophyts, respectively) and the 2000s (3.7% and 8.5%, respectively).

According to species light (Ellenberg-L) indicator values, there were no significant differences in term of light penetration between the crop edges and the field core area in the 2000s except in spring barley. Within fields, there were also no differences between the 1970s and the 2000s. Mean nitrogen indicator values (Ellenberg-N) per *relevés* showed that soil nutrient richness was higher in the crop edges than in the centre of the field, and lower in the 1970s when compared to the 2000s (Table 7).

Discussion

The main results of the study were that: (1) between 1970s and 2000s, the average weed species number per field and the average weed species cover decreased significantly by 43 and 67% respectively; while the total number of weed species at the regional scale remained relatively stable, (2) there was a general decline in the frequency and abundance of arable weeds between the two periods, both for rare archeophyt weeds and for the most common weeds, with only few "new" or increasing species, (3) the decline was less pronounced when the crop edges populations were taken into account, this area harbouring more species, and especially more rare arable weeds than the centre of the fields, probably because of lesser perturbations and higher light penetration in field margins.

Decline of arable flora

Studies focusing on arable weed flora decline are very scarce and quantitative data are generally lacking to estimate the loss of diversity and biomass produced. Our study provides a quantitative estimate of the decline of arable flora i.e. a 44% decline in the number of species per field and a 67% fall of mean species density per field between 1968 and 2006. Although different sampling methods were used in other studies, similar trends were observed with 40% less species found in Denmark between 1968 and 1990 (Andreasen et al., 1996), while a decrease of 30% in species richness and of 81% in mean cover abundance were found in East Germany between 1953 and 2000 (Baessler & Klotz, 2006).

Conservation effort usually focus on rare endemic (Schemske et al., 1994) or characteristic species (Bani et al., 2006). In this paper, we show that the drastic decline of the weed flora is not restricted to rare species but affects weed species that used to be very common in agricultural

landscapes. This should be of major concern because, as suggested by Gaston & Fuller (2007), it is difficult to conceive that abundant and widespread species do not affect ecosystem structure and functioning. Weeds are at the beginning of food chains in arable land providing green matter for herbivorous and seeds for granivorous species, ,. Indeed, many common weed species are of particular value for seed-eating birds (Marshall et al., 2003). *Chenopodium album*, *Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare*, *Polygonum persicaria*, *Stellaria media*, which are the most important species for farmland birds were all decreasing (Table 3). Seven out of the 11 most important species for invertebrate were also decreasing (Table 3). If we assume that green matter or seed production available in a field is proportional to the number of plant per m², based on the decreasing densities of the above cited species, we could estimate that food availability for birds has declined by roughly two thirds in the last 30 years. This would support theoften cited hypothesis that the loss of available resource is the main cause of farmland birds decline (Fuller et al., 1995; Chamberlain, 2000; Gregory et al., 2004; Newton, 2004).

Concerning species of AWNRL (Table 2), our data set globally made it possible to precise the knowledge-based classification in three groups. Species of List 1 (in danger) that were already scarce in the 1970s (*Agrostemma githago*, *Neslia paniculata*, *Nigella arvensis*) all disappeared except *Adonis flammea* and *Camelina microcarpa*, each found in one site. Five out of the 15 species of List 2 were not observed from any of the centre of surveyed fields: *Bunium bulbocastanum*, *Caucalis platycarpos*, *Gagea villosa*, *Legousia hybrida* and *Papaver argemone*. One species of List 3 (*Scleranthus annuus*) also disappeared. The common characteristics of these species were their tolerance to stress (Grime, 1979), in particular their adaptation to poor soil conditions, and in contrast, their poor ability of competition resulting in poor survival capacity in the higher nitrogen input situations (Kleinj & van der Voot, 1997) that characterized the evolution in agriculture practices (Table 7).

Other species that used to be rather common, i.e. occurring in roughly 15 % of the field in the 1970s, experienced a dramatic decline and only remained in 1 to 6 fields out of the 158 surveyed.This category includes several species of List 2 (*Consolida regalis*, *Legousia speculum-veneris*, *Ranunculus arvensis*) and one species of List 3 (*Lithospermum arvense*) as well as other species that also occurs in other habitats (*Galeopsis angustifolia* or *Teucrium botrys*). A third group of species were in decline but remained among the (thirty) major weeds of the region studied: *Centaurea cyanus* (List 2), *Avena fatua*, *Galium aparine*, *Papaver rhoeas* (List 3).

Only few archeophyt species (mainly of List 3) remained stable. Their status is however very contrasted with either common (*Alopecurus myosuroides*, *Aphanes arvensis* or *Viola tricolor*), intermediate (*Valerianella* spp.), or rare (*Apera spica-venti*, *Spergula arvensis*, *Thlaspi arvense*) species. *Scandix specten-veneris* (List 3) is the only species of the AWRNL that experienced a really significant increase from 5 to 11-13% of the surveyed fields. Species that did not follow the general tendencies of their respective List (i.e., that either maintained or increased), e.g. *Adonis flammea* and *Camelina microcarpa* for List 1, *Calepina irregularis*, *Centaurea cyanus*, *Thlaspi arvense* and *Valerianella* spp. for List 2 and *Scandix pecten-veneris* for List 3, could have taken benefit from the increase in the cultivation of oilseed rape since they all present a tolerance to the main herbicides commonly used in this crop species (Mamarot & Rodriguez, 2003). This crop is known by botanists of northern France to harbour more rare weeds especially in the margins as shown by Table 6: even if species richness per

field did not significantly differ from winter cereals, the number of rare arable weeds is higher, especially in crop edges.

Potential role of crop edges for the conservation of rare arable plants

In northern Europe, several agro-environmental schemes (AES) that aimed to provide a safe haven for endangered arable weeds have concentrated on the crop edges. The potential and limitations of conservation headlands have been evaluated in The Netherlands (de Snoo, 1995; Pancras, 1995; Kleijn & van der Woot, 1997), the UK (Boatman & Sotherton, 1988; Boatman & Wilson, 1988), Sweden (Chiverton, 1994) and Germany (Schumacher, 1987).

In our study conducted over 158 fields with no specific AES, we showed that crop edges maintained higher biodiversity values than the central area of the field. Crop edges harboured both a greater species richness and a greater number of rare arable weeds than the core area of the fields in the 2000s. These spatial patterns were already reported in other studies (Marshall, 1989; Wilson & Aebischer, 1995). In our study we can further estimate the relative importance of crop edges in the maintenance of weed species at the agricultural landscape scale. Crop edges became the last refuge for 23 species (about 10% of the regional pool of weeds) extinct from field core area at the regional scale (Table 5) of whom two are listed on the AWNRL (*Bunium bulbocastanum*, *Caucalis platycarpos*). Crop edges populations were particularly important for some archeophyt threatened species of the AWNRL as shown by the ratio between crop edges and total populations: *Anthemis arvensis* (85.71%), *Lithospermum arvense* (83.33%), *Legousia speculum-veneris* (64.71%) or *Ranunculus arvensis* (57.14%) (Calculated from Table 2).

Nevertheless, the levels of diversity (species richness, number of species of AWNRL) found in the crop edges are lower than those which were found within the field in the 1970s. The frequency of occurrence of many species in the crop edges is intermediary between those found within the fields in the 1970s and in the 2000s. If data on weed flora of the crop edges were available for the 1970s period, we could have tested the existence of a decline in the margins in parallel to the one observed in the field core area. Crop edges weed populations could have undergone a similar decline to that of field centre populations. Starting from higher initial densities, the differences could have been maintained since. Soil seed bank density is known to decrease from the crop edges to the centre of the field (Wilson & Aebischer, 1995 ; Devlaeminck et al., 2005). The gap between the expression of above ground vegetation and soil seed bank could potentially produce a pattern of lower decline in the crop edges. Thanks to greater proximities with population sources, crop edges populations of species with good dispersal ability may also stabilize. Finally, the existence of several gradients of ecological conditions may also explain residual differences between crop edges and field core area diversity.

First, according to the biological spectrum, crop edges were subjected to fewer perturbations and in this way were more similar to conditions found within the fields in the 1970s. Several species that disappeared in the field core area but remained in crop edges were perennial weed species adapted to slight mechanical soil perturbations with rhizomes (*Tussilago farfara*), tubercles (*Bunium bulbocastanum*) or bulbs (*Muscari comosum*) but unable to cope with intensification of agriculture with deep ploughing.

Second, in crop edges, soil compactions from farm machinery, poor seed-bed preparation, and damage to the growing crop (Marshall, 1989; Wilson & Aebischer, 1995) were expected i) to produce a pattern of higher light conditions that would favour many archeophyt species

of AWNRL that are native of open steppic arid environment in the Near East and are unable to cope with the densely-sown cereals of nowadays, and ii) in the end, result in less intense competition from the crop. Based on the weighted average values of Ellenberg indices for light, we found however few evidence (only in spring barley) that crop edges were characterized by a higher light penetration.

On the other hand, the effect of some farm operations conducted within the crop was obvious in the crop edges. The weighted average for Ellenberg-N indicated that the amount of nitrogen available in the soils was higher in the 2000s compared to the 1970s as it could be expected from the increasing N-supply observed at the national scale from 250 000 to 2 600 000 tons (Agreste, 2001). Less expected was the higher values found in crop edges compared to field core areas. Crop edges located down a sloping field may accumulate nutrients moving from the centre of the field. The presence of a structure such as a hedge can also increase the concentration of fertiliser granules at the field edge (Tsiouris & Marshall, 1998). So, the addition of nitrogen and phosphorous to field margins is likely to result in dominance by responsive competitive-ruderal species (*sensu* Grime, 1979). It could both explain the introduction of new nitrophilous weeds inside the field through crop edges (*Cirsium vulgare*, *Urtica dioica*) and the unability of the most oligotrophous species of AWNRL to maintain even in the crop edges (*Nigella arvensis*, *Legousia hybrida*).

Conclusion

There is a triple marginalisation of arable weed flora: at the regional scale, species are present in less sites in the region, at the field scale, species density decreased and populations are more and more restricted to the crop edges, and through time species appear only when favourable conditions occur (in the case of AWNRL species, when forage or oilseed rape crops are cultivated with their associated management practices).

Crop edges may not be adapted to the conservation of the whole arable weed flora. For the rarest species (List 1), populations seem already too scarce and other solutions may be temporary more efficient (*ex situ* conservation). For some species of List 2 and 3, crop edges populations are sometimes still important. Crop edges are also at higher proximity of sources populations: for example, the crop edges or the within field area of an extensively managed neighbour field.

Besides banning the use of herbicides, our results suggest that agri-environmental schemes concerning crop edges of 2 or 3 m wide should encourage the absence of any fertilization. High nitrogen concentrations observed in the crop edges would both prevent fragile threatened weed to maintain and facilitate the entrance into the field of the most nitrophilous of the near environment that are also the most competitive species.

References

Aboucaya, A., Jauzein, P., Vinciguerra, L., Virevaire, M., 2000. Plan National d'Action pour la conservation des plantes messicoles. Rapport final. Ed. Direction de la Nature et des Paysages, Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'environnement, 1-50 + annexes.

Albrecht, H., 1995. Changes in the arable weed flora of Germany during the last five decades. In: Proc. EWRS Sympos. Challenges for Weed Science in a Changing Europe (Budapest), pp. 41–48.

Agreste, 2001. Fertilisation azotée minérale : assagissement à la fin des années 80. *Agreste Cahiers* 2 : 3-10.

Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the flora in Danish

arable fields. Journal of Applied Ecology 33, 619–626.

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

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 & Environment 115, 43-50.

Bani, L., Massimino, D., Bottoni, L. and Massa, R. 2006: A multiscale method for selecting indicator species and priority conservation areas: a case study for broadleaved forests in Lombardy, Italy. Conservation Biology 20, 512–26.

Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: Proceedings 1976 Vème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes Dijon, France, 59-68.

Boatman, N. D. and Sotherton, N. W., 1988. The agronomic consequences and costs of managing field margins for game and wildlife conservation. Aspects Applied Biology 17, 47-56.

Boatman, N. D. and Wilson, P. J., 1988. Field edge management for game and wildlife conservation. Aspects Applied Biology 16, 53~51.

Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C., Shrubb, M., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. Journal of Applied Ecology 37, 771-788.

Chiverton, P. A., 1994. Large-scale field trials with conservation headlands in Sweden. In: Field margins: integrating agriculture and conservation, ed. N. Boatman. BCPC Monogr., No. 58, pp. 185-190.

Coste, H., 1906. *Flore descriptive et illustrée de la France*. Blanchard, Paris, France.

De Klemm, C., 1990. Wild plant conservation and the law. UICN, Cambridge, UK.

Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005. Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. Agriculture, Ecosystems and Environment 107 : 57–64

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. Scripta Geobotanica 18, 1-248.

Erviö, L.R., Salonen, J., 1987. Changes in the weed population of spring cereals in Finland. Annales Agriculturae Fenniae 26, 201–226.

Fournier, P., 1936. *Les quatre flores de la France*. Lechevalier, Paris, France.

Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R. & Carter, N., 1995. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9, 1425-1441.

Gaston, K.J., Fuller, R.A., 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. Progress in Physical Geography 31: 213-225.

Gregory, R.D., Noble, D.G., Custance, J., 2004. The state of play of farmland birds: population trends and conservation status of lowland farmland birds in the United Kingdom. Ibis 146 (Suppl. 2), 1–13.

Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York, USA.

Holland, J. M., Hutchison, M.A.S., Smith, B. & Aebischer, N. J., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. Annals of Applied Biology 148, 49-71.

Jauzein P., 2001. L'appauvrissement floristique des champs cultivés. Dossier de l'environnement de l'INRA. 21, 65-78.

J.O. 13/05/1982.

Kleinj, D., van der Voort, L.A.C., 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. Biological Conservation 81, 57-67.

Mamarot J., Rodriguez A., 2003. Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures (1st ed.). Paris: ACTA.

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., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R. & Ward, L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. Weed Research 43, 77–89.

Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. Aims and Methods in Vegetation Ecology. Wiley and Sons, New York, United State of America.

Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146, 579–600.

Pancras, S. A. M., 1995. Akkerrandenbeheer in de provincie Gelderland. In Akkerranden in Nederland eds G. R. de Shoo, A. J. W. Rotteveel and H. Heemsbergen. Judels en Brinkman, Delft. pp. 125-131.

Robinson, R. A., Sutherland, W. J., 2002 – Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology 39,157-176.

SBA, 2003. Liste Rouge des plantes à graines et fougères d'Alsace. In: ODONAT (Eds.), Les listes rouges de la nature menacée en Alsace. Collection Conservation, Strasbourg, France.

Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., Bishop, J.G., 1994. Evaluating approaches to the Conservation of Rare and Endangered Plants. Ecology 75, 584-606.

Schumacher, W., 1987. Measures taken to preserve arable weeds and their associated communities in Central Europe. In Field margins eds J. M. Way and P. W. Greig-Smith. BCPC Monogr., No. 35, pp. 109-112.

de Snoo, G. R., 1995. Unsprayed field margins: implications for environment, biodiversity and agricultural practice. PhD thesis, Rijksuniversiteit Leiden.

Stoate, C., Boatman, N. D., Borralho, R. J., Rio Carvalho, C., de Snoo, G. R. et Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. Journal of Environmental Management 63, 337-365.

Storkey, J.A, 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. Weed Research 46, 513–522.

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.

Tsiouris, S., Marshall, E.J.P., 1998. Observations on patterns of granular fertiliser deposition beside hedges and its likely effects on the botanical composition of field margins. Annals of Applied Biology132, 115–127.

Wilson, P. J. and Aebischer, N. J., 1995. The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge. Journal of Applied Ecology 32, 295-310.

Table 1. Number of *relevés* realized in the 1970s and in the 2000s in each crop type with their respecitive proportion

Crop	1970s		2000s	
	Relevés	%	Relevés	%
Spring oat	29	3.8	1	0.3
Sugar beet	19	2.5	9	2.9
Winter wheat	281	37.2	101	32.1
Spring wheat	13	1.7	1	0.3
Oilseed rape	54	7.2	64	20.3
Forages[1]	15	2.0	12	3.8
Maize	40	5.3	8	2.5
Winter barley	47	6.2	66	21.0
Spring barley	230	30.5	36	11.4
Spring pea	0	0	6	1.9
Sunflower	21	2.8	4	1.3
Other[2]	6	0.8	7	2.2
Total	755	100	315	100

[1] Forages: Forage crops : Lucerne, Ray-grass, Clover ans set-aside.
[2] Other: Broad Bean, Mustard, Onion, Potatoes, Winter rye, Soyabean

Table 2. Status and presence of rare arable plants in fields surveyed in the 1970s and resurveyed in the 2000s. Fr. and Ab. give the status of the species according to species frequency and species abundance: † (only found in the 1970s); † (C.E.) (only found in the 1970s but found in crop edges in the 2000s) ; ↘: decreasing species; = stable species ; ↗ : increasing species ; N: species only found in the 2000s. Presence in the fields is the cumulated number of field where a species was found over the 1970s and 2000s campaigns. Column Total

Species	Status		Presence in the fields			
			1970s	2000s		
	Fr.	Ab.	Field	Field	Margins	Total
List 1						
Adonis flammea	=	=	8	1	0	1
Agrostemma githago	†		1	0	0	0
Camelina sativa gr.	=	=	1	1	1	2
Neslia paniculata subsp. *thracica*	†		2	0	0	0
Nigella arvensis	†		3	0	0	0
List 2						
Ajuga chamaepytis	=	=	14	1	0	1
Anthemis arvensis	↘	=	21	1	6	6
Bunium bulbocastanum	† (C.E.)		10	0	3	3
Calepina irregularis	N		0	1	4	4
Caucalis platycarpos	† (C.E.)		2	0	4	4
Centaurea cyanus	↘	=	56	27	31	41
Consolida regalis	↘	↘	53	3	0	3
Gagea arvensis	†		2	0	0	0
Legousia hybrida	†		2	0	0	0
Legousia speculum-veneris	↘	↘	58	7	11	16
Papaver argemone	†		8	0	0	0
Ranunculus arvensis	↘	↘	61	2	3	5
Stachys annua	↘	c	40	4	1	4
Thlaspi arvense	=	=	8	9	0	9
Valerianella spp.	=	↘	70	33	59	65
List 3						
Alopecurus myosuroides	=	↘	118	92	109	126
Apera spica-venti	=	=	10	8	2	9
Aphanes arvensis	=	↘	73	35	31	45
Avena fatua	↘	↘	95	22	11	28
Galium aparine subsp. *aparine*	↘	↘	142	88	103	124
Lithospermum arvense	↘	↘	63	2	10	10
Papaver rhoeas	↘	↘	127	60	83	97
Scandix pecten-veneris	↗	↗	26	26	53	58
Scleranthus annuus	†		13	0	0	0
Spergula arvensis	=	=	16	2	1	2
Viola tricolor gr.	=	↘	145	128	110	139

Table 3. Species in decrease. The Table give the minimum, median and maximum frequency observed in average for 100 random drawing of 158 samples out of the 755 available in the 1970s. The two last columns give the observed frequency in the 2005 and 2006 campaign, respectively. The importance of the plant genus for seedfeeding birds where *** = important for > 8 bird species ; ** = important for 3-8 bird species ; * important for 1 or 2 species. Number of insect species associated with particular weeds : # = 6-10 ; # = 11-25 ; ### = 26 +.

Species	1970s			2005	2006
	Min.	Med.	Max.		
Achillea millefolium	3.2	5.7	10.1	1.27	2.53
Anagallis arvensis	33.5	39.9	48.1	14.65	8.23
Anthemis arvensis[2]	1.3	3.8	8.2	0.64	0.00
Arenaria serpyllifolia	4.4	7.0	12.0	1.91	2.53
Arrhenatherum elatius subsp. elatius	3.8	7.6	12.0	1.91	0.00
Atriplex patula	11.4	19.0	25.3	7.01	6.33
Avena fatua	19.0	24.7	30.4	7.64	6.96
Centaurea cyanus[2 **]	14.6	19.0	24.1	13.38	12.03
Chenopodium album *** ###	29.7	37.7	43.7	18.47	12.66
Chaenorrhinum minus	12.0	17.7	24.7	3.82	0.63
Cirsium arvense * ###	24.1	29.1	34.8	21.66	13.92
Consolida regalis[2]	9.5	13.3	20.9	1.27	0.63
Convolvulus arvensis	34.2	46.8	55.1	15.92	6.33
Elytrigia repens	29.1	34.2	42.4	6.37	9.49
Euphorbia exigua	36.7	44.3	50.6	11.46	8.23
Equisetum arvense	5.7	8.9	13.3	3.18	2.53
Fallopia convolvulus ***	53.8	61.4	68.4	45.22	36.71
Fumaria officinalis *	18.4	24.1	29.7	12.10	13.29
Galeopsis angustifolia	15.2	20.9	27.2	0.64	0.63
Galium aparine subsp. *aparine* [3 ###]	57.6	64.6	72.2	43.95	36.08
Kickxia spuria	23.4	31.6	39.2	5.10	5.06
Knautia arvensis	3.8	7.0	10.8	0.64	0.63
Lapsana communis	22.8	29.1	35.4	17.83	12.03
Legousia speculum-veneris[2]	10.1	15.8	22.8	1.27	3.16
Lithospermum arvense[3]	10.1	15.2	20.3	0.00	1.27
Silene latifolia subsp. *alba*	7.6	12.7	19.0	5.10	5.06
Mentha arvensis	3.8	7.6	11.4	1.27	1.90
Mercurialis annua	10.1	14.6	18.4	9.55	4.43
Myosotis arvensis	17.1	23.7	29.7	6.37	9.49
Papaver rhoeas [3 #]	28.5	39.2	46.8	23.57	22.15
Poa trivialis	8.2	13.9	20.9	2.55	4.43
Polygonum aviculare *** ###	50.0	60.1	67.7	40.13	32.28
Polygonum persicaria *** ##	9.5	15.5	19.0	6.37	3.80
Ranunculus arvensis [2]	6.3	12.0	18.4	1.27	0.00
Ranunculus repens	6.3	9.5	13.3	1.91	0.00
Rubus spp.	3.2	5.7	8.9	0.64	0.00
Sherardia arvensis	17.7	27.8	34.2	3.82	4.43
Sinapis arvensis ** ###	34.2	42.4	50.6	22.29	10.13
Sonchus arvensis	3.8	8.9	12.7	1.27	1.27
Sonchus asper	27.8	34.8	41.1	19.11	12.66
Stachys annua[2]	3.2	7.6	11.4	1.27	1.27

Stellaria media *** ###	38.6	45.3	51.9	31.85	19.62
Teucrium botrys	4.4	8.2	14.6	0.00	1.27
Veronica arvensis	3.8	7.6	12.0	1.91	2.53
Veronica persica	39.2	48.1	55.7	28.66	18.99
Vicia spp.	12.0	15.8	20.9	5.10	5.70

Table 4. Species in increase.

Species	1970s			2005	2006
	Min.	Med.	Max.		
Allium spp.	0.0	0.00	1.3	1.3	1.9
Bromus spp.	1.3	3.16	7.0	8.3	12.7
Crepis spp.	0.0	0.00	1.3	2.5	1.3
Geranium columbinum	1.3	2.53	4.4	5.7	6.3
Geranium dissectum	1.9	5.70	9.5	19.7	24.1
Geranium rotundifolium	0.0	1.90	5.1	7.0	6.3
Lactuca serriola	0.0	0.00	1.9	8.3	12.0
Matricaria perforata	1.3	3.16	5.7	14.0	11.4
Pichris hieracioides	0.0	0.00	1.3	1.3	3.8
*Rumex obtusifolius ** ###*	0.0	0.63	1.9	3.2	4.4
Scandix pecten-veneris	2.5	5.70	8.2	13.4	11.4
*Senecio vulgaris **	3.8	6.33	10.8	17.2	12.7

Table 5. Correspondence between the status of weeds between 1970s and 2000s. CC: Frequency of occurrence (F) >20%; AC: 5<F<20%; RR: F<5%. † (Crop edges) : species that have disappeared from field centre but remained present in the crop edges. †: probably extinct species not found in the 2000s.

	Status in the 1970s				
Status in the 2000s	**CC**	**AC**	**RR**	**Absent**	**Total**
CC	11	2			**13**
AC	13	17	7	1	**38**
RR	2	21	48	33	**104**
† (Crop edges)	1		22		**23**
†			44		**44**
Total	**27**	**40**	**77**	**34**	**222**

Table 6. Mean species richness and mean number of rare arable plant according to the main crop type.

	Mean species richness			Mean number of species of AWNRL		
Period and areas	**1970s**	**2000s**	**Margins**	**1970s**	**2000s**	**Margins**
Spring oat	18,379			1,069		
Sugar beet	18,316	7,667	8,111	1,158	0,222	0,444
Winter wheat	15,662	8,287	10,990	2,562	0,802	1,059
Spring wheat	14,214			1,143		
Oilseed rape	15,353	8,079	12,523	2,686	1,016	1,369
Forages	20,200	18,333	16,500	2,267	1,417	1,167
Maize	15,308	22,000	21,500	0,769	0,375	0,125
Winter barley	14,936	7,136	10,136	4,021	0,652	0,939
Spring barley	17,550	12,833	16,056	1,459	0,194	0,667
Spring pea		8,167	10,667		0,833	0,667
Sunflower	20,667			1,857	0,250	0,000
Total	**16,536**	**9,293**	**12,146**	**2,083**	**0,726**	**0,987**

Table 7. Weighted average of Ellenber indicator value for light (Ellenberg-L) and nitrogen (Ellenberg-N) in different crop and different periods and position in the field. P-values of One-Way ANOVA are given.

Factors	Crop	1970s	2000s	Crop edges	P-values
Ellenberg-L	**Winter wheat**	6.533	6.608	6.560	P=0.060
	Winter barley	6.519	6.522	6.542	P=0.911
	Oilseed rape	6.539	6.492	6.544	P=0.704
	Spring barley	6.581a	6.563a	6.699b	P=0.013
Ellenberg-N	**Winter wheat**	5.881a	6.186b	6.264b	P<0.001
	Winter barley	5.729a	6.075b	6.118b	P=0.018
	Oilseed rape	5.971	5.876	5.961	P=0.535
	Spring barley	5.777a	6.124b	6.054b	P<0.001

Figure 1. Cumulative curve of species richness according to the number of relevés.

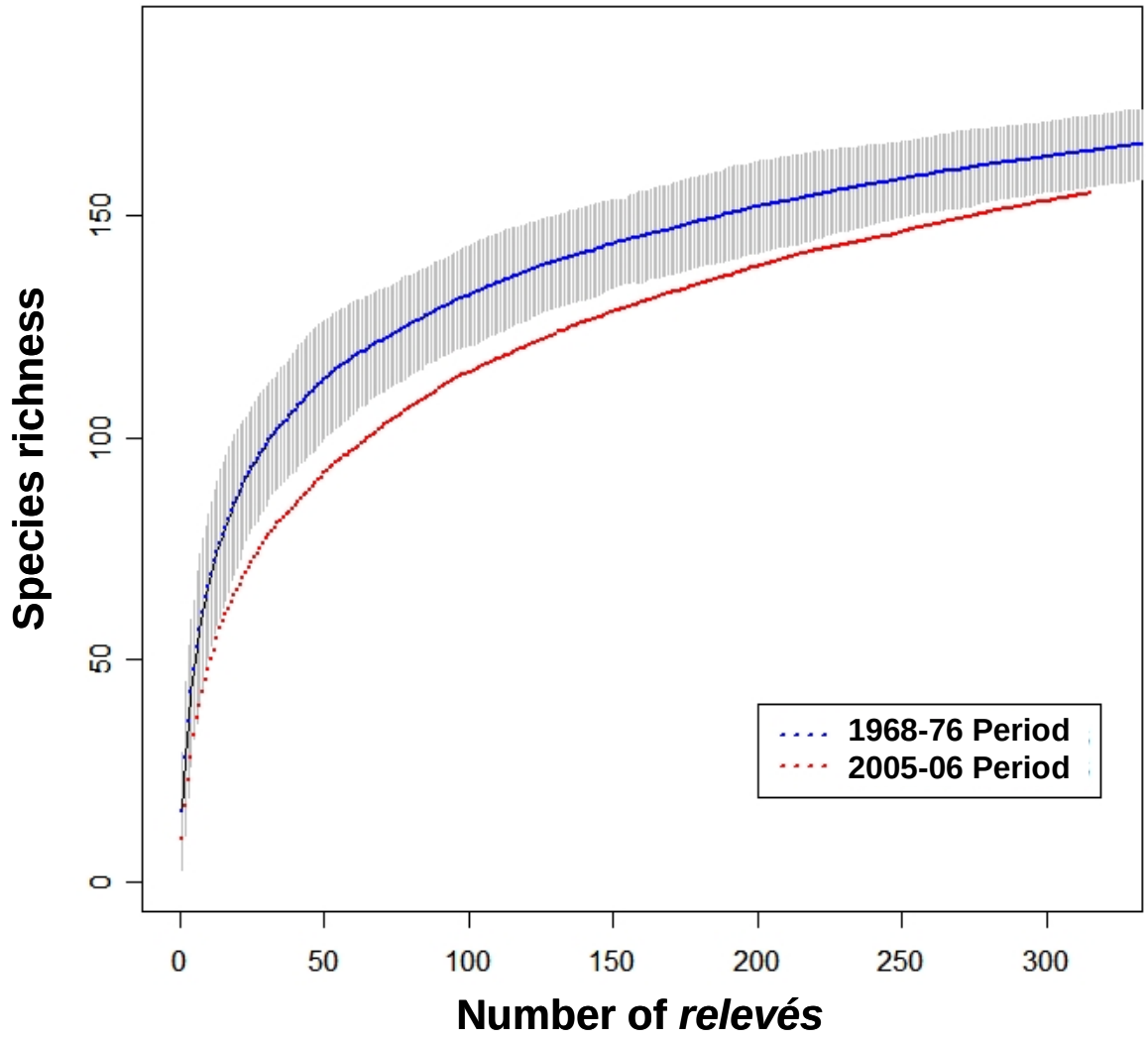
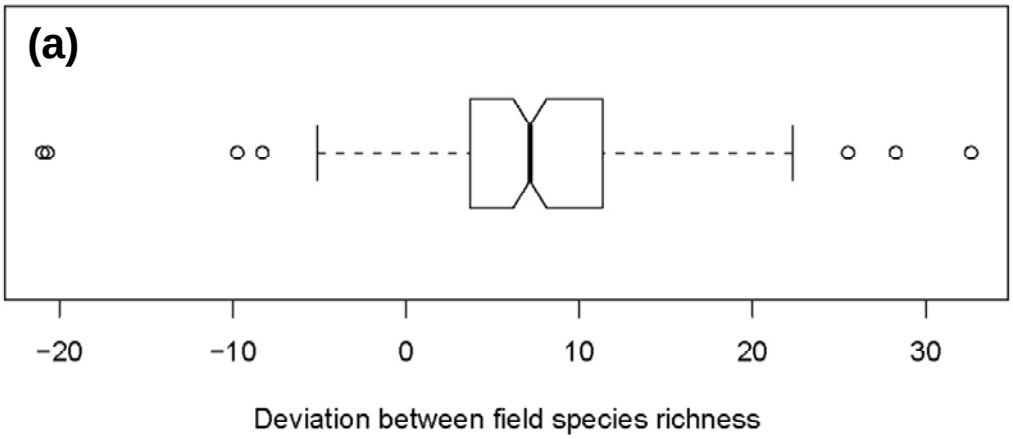
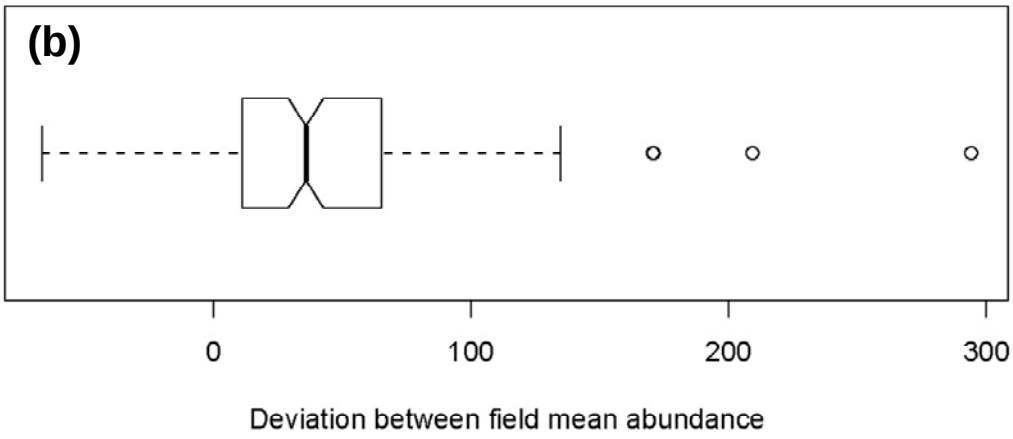


Figure 2. Changes (a) in average species richness per field and in (b) mean density per field (ind.m^{-2}). The X-axis corresponds to the differences between (a) species richness or (b) mean density in the 1970s and in the 2000s, i.e. positive values correspond to a decline.





Appendix A. Species frequency of occurrence in the 1970s and in the 2000s.
(a) Decreasing species

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	Max	2005	2006
Viola arvensis Murray	68,35	72,78	78,48	68,15	65,19
Galium aparine L. subsp. aparine	57,59	64,56	72,78	43,95	36,08
Fallopia convolvulus (L.) Á.Löve	51,27	61,39	67,09	45,22	36,71
Polygonum aviculare L.	51,27	59,49	67,72	40,13	32,28
Veronica persica Poir.	40,51	48,10	58,23	28,66	18,99
Convolvulus arvensis L.	38,61	46,20	56,33	15,92	6,33
Stellaria media (L.) Vill.	37,97	44,94	51,90	31,85	19,62
Euphorbia exigua L.	36,08	43,04	51,27	11,46	8,23
Sinapis arvensis L.	33,54	42,41	50,00	22,29	10,13
Anagallis arvensis L.	31,01	39,87	48,10	14,65	8,23
Papaver rhoeas L.	33,54	39,87	44,94	23,57	22,15
Chenopodium album L.	29,11	37,34	46,20	18,47	12,66
Elytrigia repens (L.) Desv. ex Nevski	27,85	35,44	41,14	6,37	9,49
Sonchus asper (L.) Hill	27,22	34,18	43,04	19,11	12,66
Kickxia spuria (L.) Dumort.	24,68	31,33	38,61	5,10	5,06
Lapsana communis L.	22,78	28,48	34,81	17,83	12,03
Sherardia arvensis L.	22,15	27,22	34,18	3,82	4,43
Avena fatua L. subsp. fatua	18,99	24,05	31,65	7,64	6,96
Fumaria officinalis L.	18,99	24,05	31,01	12,10	13,29
Myosotis arvensis Hill	17,72	24,05	29,11	6,37	9,49
Galeopsis ladanum L.	14,56	20,25	28,48	0,64	0,63
Atriplex patula L. subsp. patula	12,03	18,99	28,48	7,01	6,33
Centaurea cyanus L.	15,19	18,99	23,42	13,38	12,03
Chaenorrhinum minus (L.) Lange	12,03	17,72	22,78	3,82	0,63
Legousia speculum-veneris (L.) Chaix	11,39	16,46	21,52	1,27	3,16
Vicia spp.	12,03	16,46	22,78	5,10	5,70
Polygonum persicaria L.	11,39	15,82	20,89	6,37	3,80
Rumex crispus L.	10,13	15,82	20,89	9,55	7,59
Lithospermum arvense L.	10,76	15,19	20,25	0,00	1,27
Mercurialis annua L.	10,13	15,19	19,62	9,55	4,43
Poa trivialis L.	8,86	13,92	20,25	2,55	4,43
Silene latifolia Poir. subsp. alba (Mill.) Greuter & Burdet	7,59	13,29	18,99	5,10	5,06
Consolida regalis Gray	8,23	12,66	18,99	1,27	0,63
Ranunculus arvensis L.	6,96	12,03	18,35	1,27	0,00
Ranunculus repens L.	5,70	9,81	13,29	1,91	0,00
Equisetum arvense L.	5,70	8,86	13,29	3,18	2,53
Sonchus arvensis L.	4,43	8,86	12,03	1,27	1,27
Teucrium botrys L.	5,06	8,86	12,66	0,00	1,27
Arenaria serpyllifolia L.	5,06	7,59	12,03	1,91	2,53
Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl	5,06	7,59	12,03	1,91	0,00
Mentha arvensis L.	3,80	7,59	10,76	1,27	1,90
Veronica arvensis L.	3,16	7,59	14,56	1,91	2,53
Knautia arvensis (L.) Coult.	3,80	6,96	11,39	0,64	0,63
Lamium amplexicaule L.	4,43	6,96	10,13	3,82	2,53
Stachys annua (L.) L.	3,80	6,96	10,76	1,27	1,27
Rubus fruticosus L.	3,16	5,70	8,23	0,64	0,00
Galeopsis tetrahit L.	1,90	3,80	6,33	0,64	1,27

Appendix A. continued.
(b) Stable species

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	Max	2005	2006
Alopecurus myosuroides Huds.	48,10	53,16	58,86	48,41	38,61
Aethusa cynapium L.	34,81	41,14	46,84	38,85	37,34
Cirsium arvense (L.) Scop.	20,89	29,75	34,81	21,66	13,92
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	18,99	25,63	32,28	19,75	23,42
Veronica hederifolia L. subsp. hederifolia	15,82	22,78	31,01	28,66	25,32
Taraxacum sect. Ruderalia Kischner, H. Øllgaard et Stepanek	13,29	19,62	25,32	22,29	20,89
Aphanes arvensis L.	12,66	18,99	23,42	16,56	11,39
Matricaria recutita L.	12,03	15,82	21,52	17,20	12,66
Valerianella spp.	8,86	15,82	22,78	16,56	12,03
Lolium spp.	7,59	14,56	19,62	12,74	10,13
Daucus carota L.	6,33	12,66	17,09	7,01	5,70
Veronica polita Fr. + Veronica agrestis L.	3,16	8,23	12,66	3,82	7,59
Euphorbia helioscopia L.	3,80	7,59	11,39	8,92	10,76
Lamium purpureum L.	3,16	7,59	12,03	8,28	3,80
Plantago major L.	3,16	6,96	11,39	4,46	2,53
Achillea millefolium L.	2,53	5,70	10,13	1,27	2,53
Polygonum lapathifolium L.	1,90	5,70	8,23	5,10	2,53
Poa annua L.	1,27	5,06	9,49	5,73	1,90
Cerastium spp.	1,27	4,43	8,23	8,28	2,53
Raphanus raphanistrum L.	1,27	4,43	6,96	6,37	3,80
Anthemis arvensis L.	0,63	3,80	7,59	0,64	0,00
Erodium cicutarium (L.) L'Hér.	1,90	3,80	8,23	3,82	1,90
Erophila verna (L.) Chevall.	1,27	3,80	7,59	1,91	0,00
Echinochloa crus-galli (L.) P.Beauv.	0,63	3,16	5,70	3,18	1,27
Geranium molle L.	0,00	3,16	6,33	3,82	5,06
Plantago lanceolata L.	0,63	3,16	5,70	0,64	1,90
Setaria viridis (L.) P.Beauv.	0,63	3,16	5,70	0,00	0,63
Dactylis glomerata L.	0,00	2,53	5,70	1,27	0,63
Spergula arvensis L.	0,00	2,53	5,06	1,27	0,00
Kandis perfoliata (L.) Kerguélen	0,00	2,22	5,06	0,64	0,63
Agrostis stolonifera L.	0,00	1,90	3,80	1,27	0,00
Ajuga chamaepitys (L.) Schreb.	0,00	1,90	5,70	0,00	0,63
Amaranthus retroflexus L.	0,00	1,90	4,43	1,91	1,27
Apera spica-venti (L.) P.Beauv. subsp. spica-venti	0,00	1,90	3,80	3,18	1,90
Calystegia sepium (L.) R.Br.	0,00	1,90	4,43	2,55	1,27
Leucanthemum vulgare Lam.	0,00	1,90	3,80	0,00	0,63
Adonis flammea Jacq.	0,00	1,27	3,16	0,64	0,00
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	0,00	1,27	3,80	1,27	0,63
Geranium pusillum L.	0,00	1,27	3,16	0,00	0,63
Hypericum perforatum L.	0,00	1,27	3,80	1,27	1,90
Lathyrus aphaca L.	0,00	1,27	3,16	0,00	1,27
Solanum nigrum L.	0,63	1,27	3,16	5,10	3,16
Thlaspi arvense L.	0,00	1,27	3,80	5,73	0,00
Artemisia vulgaris L.	0,00	0,63	2,53	0,64	1,90
Chenopodium polyspermum L.	0,00	0,63	2,53	1,91	0,63
Carex spp.	0,63	0,63	1,27	0,64	0,00
Eryngium campestre L.	0,00	0,63	1,27	0,64	0,00
Juncus bufonius L.	0,00	0,63	2,53	1,91	0,63

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	Max	Min	Med
Kickxia elatine (L.) Dumort.	0,00	0,63	2,53	0,64	0,00
Matricaria discoidea DC.	0,00	0,63	2,53	0,00	0,63
Myosurus minimus L.	0,00	0,63	1,90	0,64	0,63
Poa compressa L.	0,00	0,63	1,90	0,00	0,63
Polygonum amphibium L. var. terrestre Leyss.	0,00	0,63	1,90	0,64	0,63
Reseda lutea L.	0,00	0,63	3,16	0,00	0,63
Rumex acetosella L.	0,00	0,63	0,63	0,64	0,00
Setaria pumila (Poir.) Roem. & Schult.	0,00	0,63	1,90	0,64	0,00
Camelina microcarpa Andrz. ex DC.	0,00	0,00	0,63	0,00	0,63
Digitaria sanguinalis (L.) Scop.	0,00	0,00	1,27	0,64	0,63
Echium vulgare L.	0,00	0,00	0,63	0,00	0,63
Euphorbia platyphyllos L.	0,00	0,00	1,27	0,64	1,27
Epilobium tetragonum L.	0,00	0,00	1,27	2,55	0,63
Lamium hybridum Vill.	0,00	0,00	0,63	0,00	0,63

Appendix A. continued.
(c) Increasing species

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	Max	Min	Max
Senecio vulgaris L.	3,16	6,96	10,76	17,20	12,66
Scandix pecten-veneris L.	2,53	5,70	9,49	13,38	11,39
Geranium dissectum L.	2,53	5,06	10,13	19,75	24,05
Bromus spp.	0,00	3,16	6,33	8,28	12,66
Matricaria perforata Mérat	0,63	3,16	5,06	14,01	11,39
Geranium columbinum L.	0,00	2,53	5,70	5,73	6,33
Geranium rotundifolium L.	0,00	1,90	4,43	7,01	6,33
Lactuca serriola L.	0,00	0,63	1,27	8,28	12,03
Picris hieracioides L.	0,00	0,63	1,27	1,27	3,80
Rumex obtusifolius L.	0,00	0,63	2,53	3,18	4,43
Allium spp.	0,00	0,00	1,27	1,27	1,90
Crepis spp.	0,00	0,00	1,27	2,55	1,27

Appendix B. Species density (plant/m²) in the 1970s and in the 2000s
(a) Decreasing species

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	Max	2005	2006
Viola arvensis Murray	4,81	6,93	8,81	4,30	3,61
Alopecurus myosuroides Huds.	2,54	4,37	5,81	1,53	1,43
Polygonum aviculare L.	2,31	3,94	5,85	1,33	0,97
Galium aparine L. subsp. aparine	1,30	2,28	3,60	0,53	0,70
Veronica persica Poir.	1,17	2,13	3,07	0,21	0,19
Euphorbia exigua L.	0,63	1,84	2,97	0,06	0,05
Chenopodium album L.	0,52	1,41	3,03	0,32	0,14
Papaver rhoeas L.	0,70	1,41	2,60	0,42	0,34
Sinapis arvensis L.	0,51	1,38	2,93	0,33	0,13
Convolvulus arvensis L.	0,64	1,35	2,28	0,16	0,10
Avena fatua L. subsp. fatua	0,45	1,26	2,06	0,11	0,04
Kickxia spuria (L.) Dumort.	0,56	1,16	2,11	0,03	0,25
Lapsana communis L.	0,62	1,08	1,80	0,18	0,29
Lolium spp.	0,37	1,07	1,78	0,22	0,29
Galeopsis ladanum L.	0,36	0,85	1,81	0,00	0,22
Matricaria recutita L.	0,29	0,85	1,66	0,26	0,21
Elytrigia repens (L.) Desv. ex Nevski	0,36	0,83	1,47	0,03	0,28
Sonchus asper (L.) Hill	0,36	0,79	1,31	0,34	0,07
Polygonum persicaria L.	0,22	0,73	1,52	0,04	0,02
Aphanes arvensis L.	0,25	0,69	1,44	0,25	0,07
Sherardia arvensis L.	0,28	0,69	1,36	0,02	0,16
Legousia speculum-veneris (L.) Chaix	0,19	0,65	1,28	0,01	0,02
Valerianella spp.	0,26	0,56	1,26	0,08	0,14
Myosotis arvensis Hill	0,25	0,54	0,98	0,04	0,05
Poa trivialis L.	0,13	0,52	1,30	0,01	0,02
Cirsium arvense (L.) Scop.	0,21	0,46	0,84	0,11	0,07
Consolida regalis Gray	0,10	0,38	0,86	0,01	0,00
Chaenorrhinum minus (L.) Lange	0,10	0,37	1,10	0,02	0,00
Fumaria officinalis L.	0,12	0,37	0,71	0,06	0,07
Sonchus arvensis L.	0,07	0,32	0,65	0,01	0,01
Ranunculus arvensis L.	0,04	0,30	0,99	0,01	0,00
Lithospermum arvense L.	0,08	0,28	0,62	0,00	0,01
Equisetum arvense L.	0,04	0,26	0,49	0,02	0,02
Arenaria serpyllifolia L.	0,03	0,20	0,35	0,02	0,01
Vicia spp.	0,07	0,19	0,51	0,03	0,03
Lamium amplexicaule L.	0,02	0,17	0,41	0,02	0,01
Ranunculus repens L.	0,03	0,15	0,35	0,01	0,00
Silene latifolia Poir. subsp. alba (Mill.) Greuter & Burdet	0,04	0,13	0,38	0,03	0,03
Stachys annua (L.) L.	0,02	0,11	0,33	0,01	0,01
Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl	0,03	0,11	0,28	0,01	0,00
Teucrium botrys L.	0,03	0,07	0,20	0,00	0,01
Knautia arvensis (L.) Coult.	0,02	0,03	0,06	0,00	0,00
Anthemis arvensis L.	0,01	0,03	0,33	0,00	0,00
Rubus fruticosus L.	0,01	0,03	0,05	0,00	0,00

Appendix B. Species density (plant/m²)
(b) Stable species

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	Max	2005	2006
Fallopia convolvulus (L.) Á.Löve	1,53	2,40	3,35	2,56	0,49
Stellaria media (L.) Vill.	1,16	2,09	3,33	1,48	0,70
Aethusa cynapium L.	0,77	1,45	2,15	1,23	0,79
Veronica hederifolia L. subsp. hederifolia	0,47	1,13	2,13	0,92	2,06
Centaurea cyanus L.	0,27	0,97	1,79	0,07	0,37
Anagallis arvensis L.	0,42	0,95	1,52	0,51	0,05
Atriplex patula L. subsp. patula	0,22	0,68	1,36	0,04	0,33
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	0,22	0,60	1,04	0,77	0,95
Mercurialis annua L.	0,08	0,52	1,07	0,12	0,25
Veronica arvensis L.	0,03	0,34	0,94	0,08	0,01
Mentha arvensis L.	0,04	0,31	1,09	0,01	0,08
Lamium purpureum L.	0,02	0,25	0,78	0,06	0,03
Echinochloa crus-galli (L.) P.Beauv.	0,00	0,23	0,57	0,16	0,01
Erophila verna (L.) Chevall.	0,00	0,17	0,87	0,01	0,00
Raphanus raphanistrum L.	0,02	0,16	0,47	0,11	0,03
Daucus carota L.	0,06	0,15	0,39	0,11	0,03
Veronica polita Fr. + Veronica agrestis L.	0,03	0,14	0,52	0,03	0,04
Matricaria perforata Mérat	0,01	0,11	0,39	0,17	0,08
Taraxacum sect. Ruderalia Kischner, H. Øllgaard et Stepanek	0,06	0,11	0,41	0,26	0,32
Polygonum lapathifolium L.	0,02	0,11	0,87	0,10	0,01
Geranium dissectum L.	0,01	0,09	0,21	0,17	0,42
Spergula arvensis L.	0,00	0,09	0,39	0,01	0,00
Rumex crispus L.	0,05	0,09	0,12	0,05	0,04
Apera spica-venti (L.) P.Beauv. subsp. spica-venti	0,00	0,09	0,54	0,02	0,02
Solanum nigrum L.	0,01	0,08	0,16	0,03	0,03
Agrostis stolonifera L.	0,00	0,07	0,23	0,01	0,00
Galeopsis tetrahit L.	0,01	0,06	0,17	0,07	0,08
Poa annua L.	0,02	0,05	0,19	0,03	0,01
Plantago major L.	0,02	0,04	0,06	0,02	0,01
Euphorbia helioscopia L.	0,02	0,04	0,06	0,04	0,06
Achillea millefolium L.	0,01	0,03	0,12	0,01	0,01
Setaria viridis (L.) P.Beauv.	0,00	0,03	0,48	0,00	0,07
Cerastium spp.	0,01	0,03	0,05	0,05	0,01
Kandis perfoliata (L.) Kerguélen	0,00	0,02	0,11	0,00	0,00
Geranium molle L.	0,00	0,02	0,04	0,02	0,11
Erodium cicutarium (L.) L'Hér.	0,01	0,02	0,05	0,02	0,01
Calystegia sepium (L.) R.Br.	0,00	0,02	0,16	0,01	0,01
Bromus spp.	0,00	0,02	0,26	0,04	0,30
Plantago lanceolata L.	0,00	0,02	0,03	0,00	0,01
Geranium columbinum L.	0,00	0,01	0,16	0,03	0,03
Leucanthemum vulgare Lam.	0,00	0,01	0,24	0,00	0,00
Juncus bufonius L.	0,00	0,01	0,97	0,08	0,00
Dactylis glomerata L.	0,00	0,01	0,03	0,01	0,00
Ajuga chamaepitys (L.) Schreb.	0,00	0,01	0,10	0,00	0,00
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	0,00	0,01	0,51	0,01	0,00
Amaranthus retroflexus L.	0,00	0,01	0,25	0,01	0,01
Thlaspi arvense L.	0,00	0,01	0,08	0,03	0,00
Lathyrus aphaca L.	0,00	0,01	0,02	0,00	0,01
Hypericum perforatum L.	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	**Max**	2005	**2006**
Geranium pusillum L.	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00
Carex spp.	0,00	0,01	0,08	0,00	0,00
Adonis flammea Jacq.	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00
Setaria pumila (Poir.) Roem. & Schult.	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
Rumex acetosella L.	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00
Reseda lutea L.	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
Polygonum amphibium L. var. terrestre Leyss.	0,00	0,00	0,49	0,00	0,00
Poa compressa L.	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00
Matricaria discoidea DC.	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
Kickxia elatine (L.) Dumort.	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
Eryngium campestre L.	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
Chenopodium polyspermum L.	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01
Artemisia vulgaris L.	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01
Myosurus minimus L.	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
Lamium hybridum Vill.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Euphorbia platyphyllos L.	0,00	0,00	0,01	0,07	0,01
Epilobium tetragonum L.	0,00	0,00	0,01	0,08	0,00
Echium vulgare L.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Digitaria sanguinalis (L.) Scop.	0,00	0,00	0,08	0,00	0,01
Crepis spp.	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01
Camelina microcarpa Andrz. ex DC.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Appendix B. Species density (plant/m²)
(c) Increasing species

Species	1970s			2000s	
	Min	Med	**Max**	2005	2006
Senecio vulgaris L.	0,02	0,03	0,05	0,10	0,06
Scandix pecten-veneris L.	0,01	0,03	0,19	0,30	0,35
Geranium rotundifolium L.	0,00	0,01	0,02	0,05	0,04
Rumex obtusifolius L.	0,00	0,00	0,01	0,02	0,03
Picris hieracioides L.	0,00	0,00	0,01	0,01	0,02
Lactuca serriola L.	0,00	0,00	0,01	0,04	0,07
Allium spp.	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01

Article XIV :

Fried G., Girod C., Jacquot M., Dessaint F. 2007.

Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures.

Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007.

AFPP – VINGTIÈME CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 11 ET 12 DÉCEMBRE 2007

REPARTITION DE LA FLORE ADVENTICE A L'ECHELLE D'UN PAYSAGE AGRICOLE : ANALYSE DE LA DIVERSITE DES PLEINS CHAMPS ET DES BORDURES

G. FRIED [(1)], C. GIROD [(2)], M. JACQUOT [(3)], F. DESSAINT [(4)]

UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA [(1) (3) (4)], ENESAD, UB,
17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon, France
[(1)] gfried@dijon.inra.fr, [(3)] dessaint@dijon.inra.fr

[(2)] 16, Chemin des Châtaigniers, F-69530 Brignais
chrisgir2@yahoo.fr

RÉSUMÉ
Lors d'études portant sur la flore des champs cultivés l'observation des adventices s'est principalement concentrée à l'intérieur de la parcelle cultivée. Pourtant les populations de nombreuses espèces adventices des cultures s'étendent au-delà des limites du champ. Les bords de champs peuvent en particulier constituer une voie d'entrée de nouvelles adventices (cas des bromes) ou un refuge pour des espèces en déclin (cas des messicoles). Pour d'autres espèces, la bordure constitue aussi le réservoir de futures contaminations. Cette étude (1) précise la flore caractéristique des différentes zones d'une parcelle agricole (champ, bord de champ, bord de chemins) et (2) quantifie l'apport respectif de ces zones à la diversité floristique totale du paysage agricole.

Mots-clés : bords de champs, partitionnement de la diversité, communauté, richesse spécifique.

SUMMARY
WEED FLORA DISTRIBUTION AT THE LANDSCAPE SCALE: PATTERNS OF SPECIES RICHNESS BETWEEN FIELD CORE AREA AND CROP EDGES
Studies about arable weeds have mainly concerned the area within the field. The populations of many weed species extend, however, beyond the boundaries of crop fields. Field margins could constitute an important way of entry for new weed species (case of *Bromus* species) or a refuge for some declining rare arable weeds. The objective of this study is (1) to precise what are the characteristic species of the different areas in and around an arable fields (field core area, crop edges, field margin, boundaries) and (2) to quantify the respective contributions of these areas to species diversity at the agricultural landscape scale.

Key words : field margins, diversity partition, weed community, species richness.

INTRODUCTION

L'étude de la dynamique des espèces adventices des cultures s'est longtemps réduite à l'espace interne de la parcelle cultivée. Cependant, les populations de nombreuses espèces occupent un espace plus important dans le paysage agricole notamment dans les bords de champs et les habitats rudéraux voisins (Wilson & Aebischer, 1995). Mieux comprendre la dynamique des populations d'adventices nécessite donc d'élargir l'échelle d'étude à l'ensemble des compartiments d'un paysage agricole : champ, bord de champ et milieux directement voisins tels que les talus, bords de chemins, fossés, haies ou bosquets.
Les bords de champs sont reconnus pour remplir diverses fonctions agronomiques, environnementales ou récréatives (Marshall & Moonen, 2002). Leur rôle premier est la délimitation des parcelles. Avec l'intensification des pratiques agricoles ces 50 dernières années, les bords de champs sont devenus un des derniers refuges pour la vie sauvage dans les grands espaces cultivés, en particulier pour les espèces messicoles (plantes annuelles inféodées aux moissons) aujourd'hui en déclin (Jauzein, 2001) avant l'adoption des jachères en 1992. Certaines bordures cultivées très fleuries peuvent présenter un attrait esthétique indéniable et dès lors, développer une valeur récréative. A l'opposé, les bords de champs peuvent aussi constituer une zone d'installation puis une voie d'entrée de nouvelles adventices autrefois inféodées à des milieux rudéraux : c'est notamment le cas de certains bromes (*Bromus hordeaceus*, *B. sterilis*) devenus récemment des adventices sérieuses des céréales (Jauzein, 2000). Enfin, les bordures sont aussi reconnues comme des zones tampons écologiques limitant la diffusion d'intrants agricoles (nitrates, produits phytosanitaires) vers les habitats adjacents. C'est à ce titre qu'intervient dans la nouvelle Politique Agricole Commune (PAC), la «mise en place d'une surface en couvert environnemental». La localisation en bandes enherbées est obligatoire le long des cours d'eau, la largeur des bandes est de 5 mètres au minimum et la superficie totale de la zone doit être au minimum de 5 ares. Cette mesure est obligatoire pour tous les agriculteurs et concerne 3% de la surface en céréales, oléo-protéagineux, lin, chanvre et gel de l'exploitation. Cela peut constituer une transformation importante du paysage agricole avec des conséquences très diverses tant agronomiques, qu'écologiques, sociologiques ou paysagères. Afin d'essayer d'en préciser l'impact potentiel sur l'évolution de la flore adventice du champ cultivé, il nous paraissait nécessaire d'acquérir une meilleure connaissance de la répartition des espèces entre plein champ et bordures à l'échelle d'un paysage agricole étendu.

Ainsi, en attendant de disposer de données sur les bordures enherbées liées à la PAC, l'objectif de cette étude est de mieux cerner les relations et les différences de composition et de diversité de la végétation des pleins champs, des bords de champs et des bordures herbacées classiques immédiatement attenantes au champ. A l'échelle du paysage agricole, quelle est la contribution respective apportée par ces différents éléments à la diversité floristique du paysage? Est-ce que les parcelles où les bordures sont les plus riches sont aussi celles où l'on observe une plus grande richesse dans le plein champ? Quelles sont les espèces caractéristiques de chaque zone de la parcelle ? Pour chaque espèce, comment se distribuent les populations entre ces différentes zones ? Autrement dit, quelle est la part de la population adventice sous la dépendance directe des techniques agricoles ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un ensemble de 82 parcelles de grandes cultures a été échantillonné à l'échelle d'un paysage agricole du département de la Côte-d'Or, sur les communes de Fénay, Saulon-la-Rue et Saulon-la-Chapelle. Le site d'étude est localisé dans les collines du Dijonnais à une altitude variant entre 207 et 235 mètres. Les altitudes les plus élevées correspondent à des collines marneuses oligocènes comprenant des sols calcaires et calciques, les altitudes les plus basses correspondent à des sols argileux calcaires profonds, des alluvions récents (rivière Sans-Fond) ou des terres argileuses profondes des basses terrasses (Chrétien, 2000). Le paysage est de type openfield. Il inclut quelques bosquets et est marqué par la

traversée d'une rivière entourée d'une ripisylve. Les parcelles suivies se répartissent en deux îlots de parcelles adjacentes.

COLLECTE DES DONNEES FLORISTIQUES

Zones distinguées au sein des parcelles agricoles échantillonnées

Les compartiments du paysage étudiés correspondent à un gradient depuis le centre des parcelles cultivées jusque dans leur environnement immédiat. Ainsi, dans chaque parcelle agricole échantillonnée, 4 zones présentant *a priori* une physionomie végétale différente ont été distinguées. La bordure herbacée extérieure (BH) de la parcelle est la zone de végétation du milieu directement voisin de la culture matérialisant en général la limite entre le champ et un autre type d'utilisation du sol (chemin, forêt, fossé, haie, habitations, etc.). L'interface (IF) est une zone ouverte (perturbée par le travail du sol) entre la dernière ligne de semis de la culture et la bordure herbacée (BH) : cette zone peut-être de largeur variable et quelques fois absente. Le bord de champ (BC) correspond à la zone extérieure du champ cultivé depuis la zone d'interface jusqu'à 20 m à l'intérieur du champ (Marshall & Arnold, 1995). Le plein champ (PC) est la zone centrale de la parcelle excluant le bord du champ (BC) pour lequel des effets de bords peuvent se manifester. Sur les 82 parcelles échantillonnées, nous n'avons retenu dans la présente analyse que 47 parcelles pour lesquelles, l'ensemble des relevés dans les 4 zones ont pu être effectués. Les cultures ont été regroupées selon cinq catégories : céréales d'hiver (15 parcelles) : blé d'hiver et orge d'hiver ; colza (9 parcelles) ; céréales de printemps (5 parcelles) : orge de printemps; betterave (8 parcelles) et cultures estivales (10 parcelles) : soja et tournesol.

Relevés floristiques

Les relevés floristiques ont été effectués de fin mars à début avril pour les cultures d'hiver (colza, céréales d'hiver), de manière à couvrir les espèces annuelles hivernales et printanières, début mai pour les céréales de printemps et début juin pour les betteraves et les cultures estivales. Dans la zone de plein champ, un rectangle de 2000 m² (50 m x 40 m) est parcouru par deux personnes. La liste des espèces rencontrées est notée et les abondances correspondantes (discutées entre les deux observateurs) sont indiquées suivant les coefficients de G. Barralis (1976) : + (vue une fois sur la parcelle), 1 (moins de 1 plante au m²), 2 (1 ou 2 pl/m²), 3 (de 3 à 20 pl/m²), 4 (de 21 à 50 pl/m²), 5 (plus de 50 pl/m²).
Les autres zones (BC, IF et BH) ont été échantillonnées le long d'un transect de 50 m parallèle au rectangle du plein champ. Le relevé floristique du bord de champ a toujours été effectué sur une largeur de 1 mètre. Suivant les situations, les relevés floristiques de l'interface et de la bordure herbacée ont été échantillonnés sur une largeur variant de 0,1 à 1 m dès que cela était possible. Pour les zones BC et IF, les abondances ont été notées selon le même protocole que dans le plein champ. La bordure herbacée ayant un aspect se rapprochant d'une prairie, l'application des coefficients de G. Barralis basés sur un nombre de individus au m² n'était plus possible. Des coefficients de recouvrement de Braun-Blanquet ont été considérés comme plus adaptés dans ce cas : r (un individu), + (recouvrement insignifiant), 1 (moins de 5%), 2 (5-25%), 3 (25-50%), 4 (50-75%), 5 (plus de 75%).

ANALYSES DES DONNEES

Richesse et diversité des communautés

La richesse spécifique d'un peuplement correspond simplement au nombre d'espèces qui le constitue. La richesse spécifique moyenne d'une zone ou d'une culture sur un ensemble de parcelles est notée α. La richesse spécifique totale (cumul sur plusieurs parcelles) d'une zone ou d'une culture est notée γ. Les richesses spécifiques moyennes et totales ont été comparées entre les différentes zones de la parcelle, entre les différentes cultures et enfin, entre les différentes zones des différentes cultures.

Partitionnement de la diversité des communautés

Nous avons suivi l'approche développée par Lande (1996) qui partitionne la diversité totale (γ) entre la diversité à l'intérieur des communautés (α) et de la diversité entre communautés (β), Cela conduit à un modèle de partitionnement additif de la diversité définissant la diversité β comme la différence entre la diversité γ et la diversité α : $\beta = \gamma - \alpha$. Le partitionnement de la diversité fournit la structure avec laquelle la diversité peut-être mesurée à différents niveaux d'organisations emboîtées. Le partitionnement additif est une méthode qui offre un plus gros potentiel que l'approche multiplicative pour étudier la diversité puisqu'elle permet l'analyse de multiples échelles spatiales organisées de façon hiérarchique permettant ainsi de révéler quelle échelle a une diversité maximisée. De plus, cette méthode facilite la comparaison entre et à l'intérieur d'un ensemble de données puisque les diversités α, β, γ sont exprimées dans la même unité.
Pour effectuer ces analyses, nous avons effectué des regroupements des zones présentes dans une parcelle agricole cultivée. Nous obtenons six niveaux d'organisation pour le partitionnement : (1) le plein champ : c'est la zone centrale de la parcelle. Elle correspond au relevé effectué sur les 2000 m². (2) Le *champ cultivé* qui regroupe les relevés des zones PC et BC, correspond à l'ensemble des zones incluant la culture. (3) La *zone travaillée* qui regroupe les relevés des zones PC, BC et IF, correspond à l'ensemble des zones perturbées par le travail mécanique du sol. (4) Enfin, la *parcelle étendue* regroupe les quatre zones : plein champ, bord de champ, interface et bordure herbacée. Dans chaque regroupement, le coefficient d'abondance pour une espèce, correspond au coefficient maximum obtenu par l'espèce dans l'un des relevés. (5) Le cinquième niveau correspond au regroupement des *parcelles étendues* (niveau 4) par type de culture. (6) Le sixième niveau est le paysage qui couvre l'ensemble des *parcelles étendues*. Le partitionnement de la diversité égale : $\gamma = \alpha + \beta_{\underline{Pc}} + \beta_{\underline{Ch}} + \beta_{\underline{Ai}} + \beta_{\underline{Pa}} + \beta_{\underline{Cu}}$.

Variations de la composition des communautés

Une analyse de la similarité (ANOSIM) de la composition des 4 zones a été réalisée sur la base des présences-absences (indice de Jaccard) et de l'abondance (Indice de Bray-Curtis) des espèces. La méthode ANOSIM permet de tester l'existence de différences significatives entre deux (ou plus) groupes de stations. Elle utilise pour cela, les données issues de la matrice de similarité entre les stations. Par analogie avec l'ANOVA, cette méthode est basée sur la comparaison des distances à l'intérieur des groupes (*rw*) et des distances entre groupes (*rb*) sur la base de la formule suivante : $R = (rb\text{-}rw)/(N(N-1)/4)$ où N est le nombre total de relevés considérés. Si les groupes de stations sont réellement différents en terme de composition spécifique, alors les valeurs de similarité entre stations appartenant à des groupes différents doivent être plus faibles que celles observées pour des stations appartenant au même groupe. Ainsi, une valeur de R élevée (jusqu'à 1) signifie qu'il y a des différences importantes entre groupes. La significativité des résultats est testée par permutation de l'appartenance des relevés aux groupes (10 000 réplications). Une correction de Bonferroni a été appliquée pour tenir compte des comparaisons multiples.

Espèces indicatrices

Afin de savoir d'une part s'il existe des espèces spécifiques à chaque zone et d'autre part quels sont leur identité et leur degré de spécialisation à l'une des zones, nous avons utilisé la procédure IndVal (Dufrêne et Legendre, 1997). Cette méthode permet de calculer la valeur indicatrice (IV) des espèces par rapport à des ensembles de relevés, définis dans le cas présent par les 4 zones de la parcelle. La valeur indicatrice de l'ensemble des espèces adventices présentes a donc été calculée en fonction de leurs fréquences et de leurs abondances au sein des 188 relevés rangés en quatre catégories : 1-plein champ; 2-bord de champ; 3-interface; 4- bordure herbacée. L'indice IV combine pour chaque espèce i, une valeur d'abondance relative (A) et de fréquence relative (B) par rapport à chaque zone de relevés j : $IV = (Aij/Ai.) \times (Bij/B.j) \times 100$. Ces deux valeurs représentent des informations indépendantes et

sont multipliées. L'indice est ensuite exprimé en pourcentage. Le cas extrême d'un indice de 100 % pour une zone signifie que l'on trouve une espèce dans tous les relevés réalisés dans cette zone et qu'elle est en même temps absente de tous les relevés des autres zones. La significativité des valeurs indicatrices est mesurée au moyen de 999 permutations aléatoires des lignes et des colonnes de la matrice floristique.
Enfin, deux indices de répartitions (IR_F et IR_A) ont été calculés pour les espèces, prenant respectivement en compte la fréquence relative des espèces et leur abondance relative dans les différentes zones puis une statistique basée sur l'indice de Shannon. Les espèces ayant une répartition uniforme sur les différentes zones ont une valeur proche de 0 alors que celles dont la répartition est concentrée sur une seule zone ont une valeur de 1.

RÉSULTATS

VARIATIONS DE LA DIVERSITE DES COMMUNAUTES ADVENTICES A L'ECHELLE DU PAYSAGE

Richesse spécifique des communautés

154 espèces ont été recensées sur l'ensemble du site d'étude, soit 7,3% de la flore présente en Côte-d'Or. Les valeurs de richesses ne sont pas directement comparables entres les différentes zones du paysage car l'effort d'échantillonnage n'a pas été identique (en particulier la surface échantillonnée). On peut toutefois noter que la zone de plein champ, bien qu'ayant été échantillonnée sur la surface la plus vaste (2000m² contre ~ 50m²), est la zone la plus pauvre. La richesse spécifique moyenne (α) augmente du plein champ vers la bordure herbacée (Figure 1). On peut distinguer d'une part, les plein champs et les bords de champs qui ont une richesse comparable avec en moyenne respectivement 8,7 et 10,4 espèces, et d'autre part, les interfaces et les bordures herbacées, plus riches, avec respectivement 16,7 et 18,9 espèces. La variabilité de la richesse est aussi plus importante dans les interfaces et les bordures herbacées avec des linéaires qui peuvent être très riches (jusqu'à 30-35 espèces) ou à l'inverse très pauvres (6-10 espèces). La richesse du plein champ et du bord de champ est plus stable autour de 9-10 espèces.

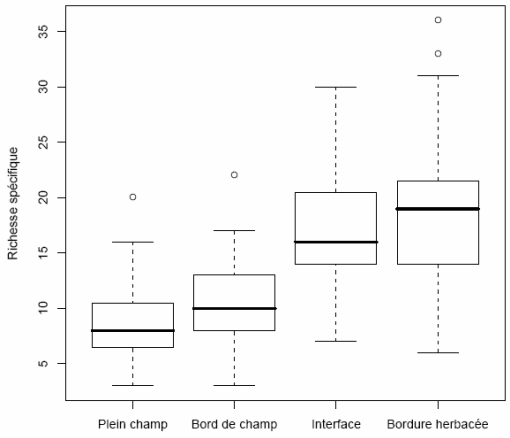


Figure 1 : Distribution de la richesse spécifique pour les différentes zones
***Figure 1** : Species richness distribution along the different zones*

Du point de vue de la richesse totale (γ) des zones sur l'ensemble du site d'étude, on observe un gradient de richesse plus marqué, croissant régulièrement du plein champ jusqu'à la bordure herbacée (Tableau I). Un total de 67 espèces est observé dans la zone centrale (PC) des parcelles (soit seulement 44% des espèces présentes dans l'ensemble du site d'étude) tandis que les bordures herbacées abritent 134 espèces, soit 87% de la diversité du site d'étude.
Le colza est la culture qui présente la richesse spécifique moyenne la plus élevée dans les zones travaillées (de manière très nette dans les pleins champs et les interfaces). Les variations de diversité dans les bordures herbacées sont plus difficiles à interpréter : ce sont celles qui bordent les champs de céréales qui présentent une diversité maximale.

Les valeurs de richesse spécifique observées dans les différentes zones travaillées (BC, PC, IF) d'une parcelle ne sont pas corrélées à la richesse spécifique de la bordure herbacée extérieure de la parcelle. Entre chacune des différentes zones de la partie travaillée de la parcelle (PC, BC et IF), les corrélations sont faibles, et seule la richesse spécifique de la zone de plein champ et celle de la zone de bord de champ sont significativement reliées avec une corrélation de r=0.538 (p<0,01).

Tableau I : Richesse spécifique moyenne (α) et globale (γ) par culture et par zone. Les chiffres entre parenthèses correspondent à l'écart-type.

Table I: *Average (α) and total (γ) species richness per crop species and per areas. Numbers between brackets indicate standard deviation.*

	PC	BC	IF	BH
Céréales d'hiver (n=15)	α = 7,7 (3,0) γ = 30	α = 9,7 (3,1) γ = 48	α = 16,8 (5,9) γ = 80	α = 20,7 (6,6) γ = 93
Colza (n=9)	α = 11,1 (5,2) γ = 34	α = 12,8 (4,4) γ = 45	α = 21,1 (4,7) γ = 64	α = 16,6 (4,6) γ = 64
Céréales de printemps (n=5)	α = 8,8 (3,8) γ = 28	α = 12,4 (4,1) γ = 38	α = 15,4 (1,7) γ = 39	α = 23,8 (5,7) γ = 62
Betteraves (n=8)	α = 8,0 (2,5) γ = 26	α = 9,9 (2,6) γ = 38	α = 14,3 (5,2) γ = 52	α = 16,5 (7,0) γ = 55
Culture estivale (n=10)	α = 8,4 (3,1) γ = 36	α = 8,9 (3,3) γ = 41	α = 15,2 (4,0) γ = 65	α = 17,6 (6,0) γ = 88
Global	α = 8.7 (3,6) γ = 67	α = 10,4 (3,6) γ = 95	α = 16,7 (5.2) γ = 109	α = 18,9 (6,4) γ = 134

Partitionnement de la diversité des communautés

Avec une richesse de α=8,7, un plein champ ne représente en moyenne que 5,6% de la richesse globale à l'échelle du paysage (Figure 2). Le bord de champ augmente en moyenne de β_{Pc} =6 espèces (soit + 3,9%) la richesse, qui atteint 14,7 espèces au niveau du *champ cultivé*. Avec l'interface, la richesse moyenne augmente encore de β_{Ch} =9,2 espèces (soit + 6%) pour atteindre 23.9 espèces au niveau de la *zone travaillée*. Enfin, si on ajoute la bordure herbacée, la richesse moyenne de la *parcelle étendue* passe à 33,7, soit un apport moyen de β_{Ai} =9,9 espèces supplémentaires.

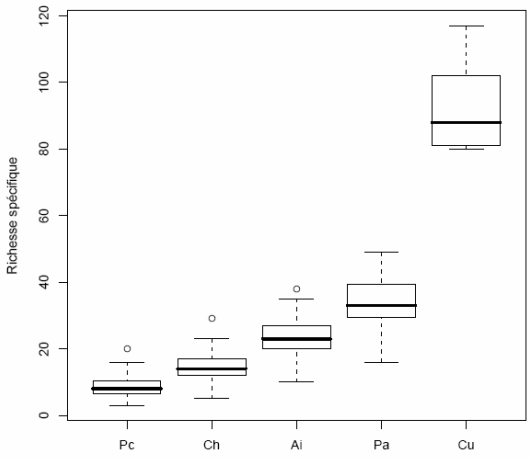


Figure 2 : Partitionnement de la richesse spécifique entre les cinq niveaux d'organisation du paysage agricole. Pc=plein champ ; Ch=champ cultivé ; Ai=zone travaillée ; Pa=Parcelle étendue ; Cu=ensemble des parcelles de la zone d'une même culture.

Figure 2*: Species richness partition between the five levels of organization of the agricultural landscape. Pc=field core area ; Ch=cultivated field ; Ai=Tilled zone ; Pa= extended field ; Cu= the whole fields of the area belonging to a same crop species*

L'apport d'espèces le plus important s'effectue donc entre les différentes *parcelles étendues* du site d'étude appartenant à une même culture avec un ajout de β_{Pa} =64.4 espèces (soit + 41.8%) pour atteindre 98.1 espèces en moyenne par type de culture. Les différences entre type de cultures contribuent à un ajout supplémentaire de β_{Cu} =55.9 espèces (soit + 36.3%) lorsque l'on passe de l'ensemble des *parcelles étendues* au sein d'une culture à l'ensemble des parcelles étendues du paysage étudié.

VARIATIONS DE LA COMPOSITION DES COMMUNAUTES ADVENTICES A L'ECHELLE DU PAYSAGE

L'ANOSIM quantifie les dissimilarités significatives entre les quatre zones, aussi bien en terme de composition (R=0.266, p<0.001) qu'au niveau de la répartition de l'abondance entre espèces (R=0.463, p<0.001) dessinant un gradient de composition du plein champ à la bordure herbacée (Tableau II). Les différences les plus importantes opposent le plein champ à la bordure herbacée. A l'opposé, l'interface et le bord de champ ont les compositions les plus similaires. Plus en détail, l'interface se distingue mieux du bord de champ en terme d'abondance des espèces (R=0.085) que de composition (R=0.062). Le long du gradient de composition, l'interface occupe une position intermédiaire entre plein champ et bordure herbacée. En prenant en compte l'abondance des espèces, l'interface reste toutefois beaucoup plus proche des zones du *champ cultivé* que de la bordure herbacée.

Tableau II : Analyse de la similarité (ANOSIM) de la composition spécifique (indice de Jaccard) et de l'abondance des espèces (indice de Bray-Cutis) au sein des 4 zones étudiées

Table II: Analysis of Similarity (ANOSIM) between species composition (Jaccard index, and species abundance (Bray-Curtis index) in the four studied areas.

Jaccard Bray-Curtis	Plein Champ	Bord de champ	Interface	Bordure herbacée
Plein Champ	/	R=0.079 P<0.001	R=0.252 P<0.001	R=0.589 P<0.001
Bord de champ	R=0.050 P<0.003	/	R=0.062 P<0.001	R=0.378 P<0.001
Interface	R=0.222 P<0.001	R=0.085 P<0.001	/	R=0.245 P<0.001
Bordure herbacée	R=0.810 P<0.001	R=0.759 P<0.001	R=0.654 P<0.001	/

ESPECES CARACTERISTIQUES DES DIFFERENTES ZONES

98 espèces ne sont associées à aucune zone. A l'opposé, 56 espèces sont plus fréquentes et/ou abondantes dans une des 4 zones. L'indice IndVal (IV) indique que très peu d'espèces sont caractéristiques du *champ cultivé*, avec trois espèces caractéristiques de la zone centrale du champ et deux espèces indicatrices du bord de champ (Tableau III). Beaucoup d'espèces sont en revanche associées à la zone d'interface (15 espèces) et à la bordure herbacée (36 espèces). Le Tableau III donne la distribution des espèces dans les 4 zones pour les 30 espèces les plus communes. Les cases grisées permettent de visualiser les IV supérieures à 5.

Tableau III : Valeurs indicatrices (IV) des espèces pour les 4 zones analysées, indice de répartition (IR) et fréquence (Freq.). Les espèces significativement plus fréquentes et abondantes dans une des zones sont marquées d'une ou deux astérisques : *P<0.05 ; **P<0.01.

Table III: *Species indicator values (IV) to the 4 studied areas, distribution indice (IR), and frequencies (Freq.). Species significantly more frequent and abundant in one of the area are followed by one or two asterisks: *P<0.05 ; **P<0.01.*

Espèces	PC (3)	BC (2)	IF (15)	BH (36)	IR_F/IR_A	Freq.
Viola arvensis	22,31**	9,41	12,56	1,41	0.029/0.111	40,4
Aethusa cynapium	18,54**	4,16	6,00	0,01	0.176/0.225	20,7
Polygonum lapathifolium	8,63**	0,73	0,03	0,00	0.171/0.690	4,8
Veronica hederifolia	4,82	13,62**	5,55	0,00	0.162/0.221	17,6
Tussilago farfara	0,00	4,26*	0,00	0,00	1.000/1.000	1,1
Veronica persica	0,98	11,31	41,49**	6,00	0.101/0.195	46,3
Convolvulus arvensis	1,68	6,05	33,59**	27,98	0.069/0.143	55,9
Elytrigia repens	0,28	5,38	28,78**	22,63	0.114/0.219	43,6
Galium aparine	16,84	9,63	22,75**	0,48	0.044/0.166	42,0
Fallopia convolvulus	17,47	7,83	22,16**	0,44	0.095/0.137	38,3
Equisetum arvense	0,78	5,05	17,57**	3,95	0.081/0.122	21,8
Alopecurus myosuroides	4,11	4,34	16,62*	8,14	0.015/0.055	30,9

Anagallis arvensis	1,12	2,25	15,36**	0,59	0.084/0.269	13,8
Matricaria perforata	0,02	0,02	12,70**	0,81	0.224/0.757	6,4
Veronica arvensis	0,00	1,09	12,36**	9,92	0.307/0.342	16,0
Myosotis arvensis	0,37	0,88	12,28**	0,56	0.107/0.412	9,0
Euphorbia helioscopia	1,90	3,64	11,97**	0,24	0.076/0.245	14,4
Atriplex patula	0,99	0,11	11,70**	0,56	0.152/0.448	8,0
Scandix pecten-veneris	0,40	3,03	9,93*	1,10	0.091/0.183	11,2
Chaenorrhinum minus	0,46	0,05	7,63*	0,19	0.171/0.618	4,8
Lolium spp.	0,04	0,89	3,38	69,90**	0.244/0.605	35,1
Bromus spp.	0,11	0,15	10,50	56,90**	0.325/0.453	33,5
Poa pratensis	0,00	0,00	3,05	55,46**	0.512/0.606	22,3
Plantago lanceolata	0,09	0,37	6,31	43,86**	0.295/0.448	26,1
Taraxacum officinale	1,04	0,72	11,20	32,60**	0.127/0.266	30,9
Plantago major	0,01	0,14	2,04	27,75**	0.391/0.517	13,3
Poa annua	0,01	0,58	0,59	24,91**	0.281/0.624	11,7
Cirsium arvense	10,92	9,09	17,54	4,60	0.004/0.048	41,0
Geranium dissectum	3,53	10,63	16,57	11,09	0.041/0.035	40,4
Papaver rhoeas	8,00	13,94	11,12	3,43	0.002/0.069	36,2
Polygonum aviculare	6,11	5,84	13,20	2,25	0.018/0.063	25,5
Chenopodium album	6,20	6,76	13,02	1,63	0.032/0.061	25,0
Senecio vulgaris	10,43	8,85	8,62	0,15	0.048/0.210	23,9
Daucus carota	1,30	4,75	8,25	11,24	0.050/0.054	22,9
Capsella bursa-pastoris	5,33	2,03	8,27	3,93	0.039/0.058	19,7
Sonchus asper	2,80	2,26	9,04	7,19	0.037/0.032	19,7
Lactuca serriola	7,63	9,52	1,83	0,59	0.008/0.230	18,6
Mercurialis annua	8,31	7,52	4,66	0,07	0.095/0.168	16,5
Lapsana communis	1,03	4,69	8,46	2,06	0.052/0.109	14,9
Matricaria recutita	0,99	1,86	10,24	3,88	0.051/0.112	14,4
Silene alba ssp. latifolia	0,53	0,53	8,12	9,62	0.118/0.206	13,8
Solanum nigrum	10,18	1,42	5,91	0,18	0.157/0.143	13,3
Stellaria media	2,31	2,89	4,83	2,85	0.005/0.015	12,8

DISCUSSION

APPORT DE CHAQUE ZONE DE LA PARCELLE A LA DIVERSITE GLOBALE DU PAYSAGE AGRICOLE

La contribution du plein champ, du bord de champ, de l'interface et de la bordure herbacée à la diversité floristique totale à l'échelle d'un paysage agricole est sensiblement de même niveau (respectivement : 8,7 ; 6 ; 9,2 et 9,9 espèces). Cependant le niveau qui apporte le plus de nouvelles espèces demeurent entre les différentes parcelles appartenant à une même culture et entre les différentes cultures. Autrement dit, bien que les zones internes des cultures soient plus pauvres en nombre d'espèces que les bordures herbacées, chaque parcelle et chaque culture présentent une flore particulière alors que les bords de parcelles sont à la fois plus riches localement mais aussi plus homogènes dans l'espace.

GRADIENT DE RICHESSE SPECIFIQUE

On observe un double gradient de richesse et de composition spécifique depuis l'intérieur du champ jusqu'à la bordure herbacée. La richesse spécifique oppose très nettement d'une part les zones internes de la culture (plein champ et bord de champ) et les zones externes (interface et bordure herbacée) qui comportent 1.5 à 2 fois plus d'espèces. On peut directement relier ce gradient croissant de richesse spécifique à un gradient décroissant de l'ensemble des perturbations agricoles pouvant affecter certaines espèces (désherbage chimique, intensité du travail du sol, amendements NPK). L'impact des pratiques culturales ne se manifesterait que jusque dans le bord du champ mais plus, ou très peu, au-delà de la limite de la culture. Cela pourrait expliquer d'une part la corrélation existante entre la richesse spécifique du plein champ et du bord de champ et d'autre part l'absence d'une telle corrélation entre l'intérieur des cultures (plein champ et bord de champ) et les interfaces ou les bordures herbacées.

GRADIENT DE COMPOSITION ET ESPECES CARACTERISTIQUES DES DIFFERENTS ZONES

Le gradient de composition est plus progressif et semble corrélé au travail du sol. Comme le laissait envisager la physionomie de la végétation, la bordure herbacée est la zone la plus nettement différente des autres. Non perturbées par le travail du sol, les bordures sont généralement entretenues par une fauche réalisée au mois de mai. Il en résulte une formation dominée essentiellement par quelques graminées : *Lolium* spp., *Bromus* spp., *Poa pratensis*, *Poa annua*, *Dactylis glomerata* et par des dicotylédones adaptées à la fauche (rosette) : *Plantago major*, *Taraxacum officinale, Crepis* spp.. Quelques rares adventices des cultures, très ubiquistes, présentent néanmoins des populations non négligeables dans les bordures herbacées (colonisant les vides) : *Geranium dissectum*, *Sonchus asper*.
Les trois autres zones sont plutôt dominées par des espèces annuelles avec un nombre croissant d'espèces vivaces du plein champ à l'interface (voir Gardarin et al., 2007, dans ce volume). Ainsi, le bord de champ a une composition intermédiaire entre plein champ et interface, tandis que l'interface a une composition intermédiaire entre bord de champ et bordure herbacée. Dans l'interface, le milieu semble suffisamment perturbé pour que des annuelles caractéristiques des cultures puissent s'y maintenir (*Viola arvensis*, *Aethusa cynapium*), tout en restant moins intensément perturbé que la zone de culture proprement dite, ce qui permet à des espèces vivaces de la bordure herbacée de coloniser aussi cette zone (*Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale*). Pour autant, on ne peut pas parler pour l'interface d'écotone au sens de Odum (1971), puisque d'une part, la richesse spécifique n'est pas plus élevée que dans les deux écosystèmes adjacents et d'autre part, il n'y a pas d'espèce totalement inféodée à cette seule zone. On parlera alors plutôt d'effet de bordures (Wilson & Aebischer, 1995).
Comme Dutoit et al. (2007) et contrairement à la théorie (Vogt et al., 1997), on n'observe pas de migration d'espèces du milieu moins perturbé (bordure herbacée) vers le milieu le plus perturbé (plein champ). La plupart des vivaces restent confinées à la seule bordure herbacée (ou ne débordent que dans l'interface) alors qu'à l'opposé, de nombreuses mauvaises herbes, notamment les plus communes (*Cirsium arvense*, *Chenopodium album*, *Geranium dissectum*, *Senecio vulgaris*), semblent à même de coloniser indifféremment l'ensemble des compartiments du paysage agricole (Tableau III). Cette dernière catégorie d'espèces constitue certainement les adventices les plus problématiques pour l'agriculteur puisque du fait de leur large tolérance écologique, elles sont toujours susceptibles de trouver des zones refuges hors des cultures où se maintiennent des réservoirs de futures contaminations.

En tenant compte de l'abondance des espèces dans la structure des communautés, la végétation de l'interface reste plus proche de celle des autres zones travaillées tandis que les communautés des bordures herbacées apparaissent encore plus nettement différenciées des autres zones. De nombreuses espèces sont présentes dans l'ensemble de la *zone travaillée* mais sont moins abondantes dans le plein champ et le bord de champ, où elles subissent la compétition avec la plante cultivée. A l'opposé, les adventices les moins compétitives sont incapables de se maintenir au sein de la végétation dense de graminées de la bordure herbacée. Par conséquent, pour ces espèces, à la fois liées à un régime de perturbation annuelle du sol et peu compétitives, les individus situés dans l'interface constituent souvent la part prépondérante des populations présentes dans un paysage agricole (Tableau III). La classification des espèces entre les différentes zones n'a cependant pas de valeur absolue dans le temps. L'efficacité actuelle des techniques de contrôle de la flore a relégué de nombreuses espèces autrefois caractéristiques des cultures dans l'interface entre champs et bordures. C'est en particulier le cas de certaines espèces messicoles (*Centaurea cyanus*, *Lithospermum arvense*, *Scandix pecten-veneris*) ou d'autres adventices occasionnelles (*Gnaphalium uliginosum*), raréfiées dans les champs depuis 30 ans (Dessaint et al., 2007, dans ce volume) et pour lesquelles les zones d'interface sont encore un refuge.

CONCLUSION

Cette étude suggère qu'un changement de ratio entre champ et bordures dans le paysage pourrait potentiellement influencer la composition floristique globale d'une zone agricole puisque les différentes zones ne sont pas habitées par les mêmes cohortes d'espèces. En augmentant la taille des parcelles on devrait théoriquement favoriser les espèces présentes dans l'espace de plein champ au détriment des espèces trouvant refuge dans les bordures. Cette étude souligne également que, dans les conditions de contrôle actuel de la flore, peu d'espèces de la bordure herbacée pénètrent dans le plein champ. En l'absence d'une dynamique marquée d'échanges entre zones, la zone d'interface plus que le bord de champ apparaît alors comme la zone ''idéale'' pour la conservation des espèces rares sans conséquences majeures pour l'agriculteur. Ce travail nécessiterait d'être reconduit dans des régions et des paysages différents afin de s'affranchir des particularismes locaux et gagner en généralité.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Emilie Cadet, Bruno Chauvel, Arnaud Coffin, Christophe Délye, Christian Gauvrit, Beryl Laitung, Gilles Louviot, Maurice Trémoy et Xavier Reboud pour leurs aides lors des relevés floristiques. Les auteurs sont reconnaissants aux agriculteurs de la zone d'étude pour leur bon accueil sur les parcelles. Ce travail de recherche a été financé par le département SPE de l'INRA.

BIBLIOGRAPHIE

Barralis G., 1976 - Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In : Vè Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes, 1, Dijon, France : 59-68.

Chrétien J., 2000 - Référentiel pédologique de Bourgogne à 1/250 000. Régions naturels, pédopaysages et sols de la Côte-d'Or. INRA, Orléans : 1-194.

Dessaint, F., Fried, G., Barralis, G., 2007 - Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ? AFPP – 20ème conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007 (dans ce volume).

Dufrêne M., Legendre, P., 1997 - Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monograph,* 67, 345-366.

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 effects? *Acta Oecologica*, 31, 127–136.

Gardarin A., Tremoy M., Bretagnolle F., Chauvel B., 2007 - Répartition de la flore adventice a l'echelle d'un paysage : gradient écologique des espèces observées. AFPP – 20ème conférence du COLUMA Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007 (dans ce volume).

Jauzein P., Vacher C., Blondlot A., Citron G., 2000 - Les bromes en extension dans les céréales. *Perspectives Agricoles*, 259, 82-92.

Jauzein P., 2001 - L'appauvrissement floristique des champs cultivés. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21, 65-78.

Lande R., 1996 - Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos*, 76, 5-13.

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., Moonen, A.C., 2002 - Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 89, 5–21.

Odum, E.P., 1971 - *Fundamentals of Ecology*, 3e ed. W.B. Saunders Company, Philadelphie.

Vogt, K.A., Gordon J.C., Wargo J.P., Vogt D.J., Asbjornsen H., Palmiotto P.A., Clark H.J., O'Hara J.L., Keaton W.S., Patel-Weynand T., Witten E., 1997. *Ecosystems: Balancing Science with Management*. Springer-Verlag, New York.

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, 295–310.

Article XV :

Fried G., Dessaint F., Reboud X.

Diversity in arable fields: losing the common and widespread weeds lead to species compositional differentiation.

En préparation.

Diversity in arable fields: losing the common and widespread weeds lead to species compositional differentiation

G. Fried[1], F. Dessaint[1*] and X. Reboud[1]

[1] *Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne*

***** *Corresponding author*: F. Dessaint, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France.Tel : (+33) 3 80 69 31 83; Fax : (+33) 3 80 69 32 22 ; E-mail fabrice.dessaint@dijon.inra.fr

Abstract Evidence is growing that changes caused by human activities are accompanied by a process of homogenization of biotas, in which native or specialist species are replaced by increasingly common and widespread species (that became more common and more widespread). This process conducts previously distinct communities to become more similar. Using a 30-year diachronic record of arable weed communities, we test this hypothesis by quantifying changes in α-diversity and β-diversity at two level of organisation (taxonomic and plant functional traits). At the field scale, changes in α-diversity were largely asymmetric with many decreases and very few increases. In parallel, plant functional traits have also homogenized within-communities. On the other hand, at the regional scale, species-compositional and functional similarity across the fields declined. In spite of the decrease in species richness, species-environment relationships remained important. Our results suggests that community differentiation may have resulted from the massive decline of previously common and widespread weeds that were formerly shared between many fields. At the same time, invasion process which could have a counterbalancing effect concerned only few species and on the whole different species were involved in the colonisation of fields. Nevertheless, the huge loss of common species may be of greater significance than biotic homogenization for ecosystem functioning.

Keywords: α-diversity, β-diversity, functional homogenization, species-environment relationship, intensive farming, common species.

Introduction

Human-induced environmental changes have presently reached unprecedent rates and are suspected to impact species diversity and ecosystem function at both local and large scales (Vitousek et al., 1997). Human activities (agriculture, industry, worldwide globalized transport) have reduced local habitat suitability for many endemic or ecologically specialized species and in parallel favoured the spread of a reduced set of human-favoured species. This non-random species turnover is resulting in "biotic homogenization" (BH; McKinney & Lockwood, 1999), i.e. a process by which previously distinct communities become progressively more similar. This phenomenon has now been described for many taxonomic groups: including fishes (Rahel, 2000; Scott, 2006), birds (Lockwood et al., 2000; DeVictor et al., 2007) or plants (Rooney et al., 2004; Vellend et al. 2007). The build up of a theoretical framework for the BH process have been attempted with models describing a comprehensive list of scenarios of how the between-community similarity may evolve (Olden and Poff 2003, 2004; Cassey et al. 2006). These models show that communities may either homogenize or differentiate given the scale of observation and the particular pools of native and non-native species involved in invasion or local extinction processes.

The primary focus of all these studies has been taxonomic homogenization (TH, i.e. increasing species-compositional similarity). To achieve a better understanding of BH, Olden & Rooney (2006) suggest however that a broader definition of BH should be adopted including all level of organization (e.g. genetic, taxonomic and functional characteristics) at which ecological process could lead previously disparate biotas to lose biological distinctiveness. In this regard, functional homogenization (FH) can be defined as "an increase in the functional similarity of biotas over time associated with the establishment of species with similar 'roles' in the ecosystem (e.g. high redundancy of

functional forms or traits) and the loss of species possessing unique functional 'roles' (Olden & Rooney, 2006). FH could occur across communities (Fukami et al., 2005) or within communities (Rooney et al., 2004) when the relative proportion of traits becomes uneven in favour of some dominant traits. According to assembly rules, severe environmental constraints would lead to trait convergence within community irrespective of the species identity (Weiher & Keddy, 1999, Diaz et al., 1999). If common constraints govern a set of sites, FH across sites may also occur.

Arable land offers a well adapted framework to study BH. The intensification of agricultural practices during the second part of the XXth century has caused a substantial decline in arable weed species richness (Andreasen et al., 1996 ; Baessler & Klotz, 2006). To date, no study examined if this decline in α-diversity has been accompanied by any form of BH. Yet, several mechanisms associated with intensive farming could have led to an increase in the similarity between communites of distinct fields and/or favoured a reduced set of adapted traits within communities. First, higher amount of N-fertilization and systematic liming or drainage could have reduced differences in soil conditions across different fields. Thus, characteristic species of temporary flooded fields or poor acidic soils could be expected to have been removed from weed communities. Second, increased herbicide use could have selected a limited set of insensitive species and led many sensitive species to local extinction (Murphy & Lemerle, 2006). Hence, one could expect the remaining species to be either the most ecologically generalist or the most tolerant to herbicides, conducting to roughly the same flora in all fields. On the other hand, as different filters select different species in each particular crop (Andersson & Milberg, 1998) and as the selection pressure has increased, we could also hypothesise that weed communities could have progressively differed (specialized) in each crop conducting to higher differentiation across communities. In the framework of assembly rules and trait-based approaches (Weiher & Keddy, 1999), the fact that intensive farming has increased environmental harshness may have driven trait convergence within communities.

Arable plant communities have been studied between 1968 and 1976 in Côte-d'Or, a small region (880 338 ha), north-eastern France, in the continental temperate zone. 245 arable fields were surveyed. 158 out of these 245 original fields have been resurveyed both in 2005 and 2006. In another recent study we have documented the 44% decrease in species richness in each field and the changes in overall species status (Fried et al., in prep.). Here, our first aim is to analyse jointly biotic homogenization (BH) at two spatial scale and two levels of biological organization: TH & FH across communities at the regional scale and FH within communities. In order to give possible explanations of BH, we also tested if environmental conditions similarity across sites has remained unchanged and we analysed how the strength of species-environment relationships has evolved at 30 years interval.

Material and Methods

Data collection

158 fields were sampled between 1968 and 1976 and again in 2005 and 2006. In the 1970s, each field was sampled during three successive years (the first from 1968 to 1970, the last from 1974 to 1976) to account for the whole crop species of the rotation. Each year, two *relevés* were performed before and after herbicide spray. So three to seven vegetation *relevés* are available for the 1970s period. In the 2000s period, all 158 fields were sampled each of the two years. Winter-sown crops were sampled from the end of March to the start of April to account for both winter and spring annual

weeds seedlings while spring- and summer-sown crops were respectively sampled at the start of May and June.

We cooperated with the author of the original *relevés*, G. Barralis, during the repeated recording to avoid any divergence between methods of weed sampling. In both surveys, a surface of approximately 2000 m², at least 20 m from field boundaries, was covered in each field. Surveys were performed by two or more trained persons who walked across the 2000 m² for at least 20 min, recording all species observed until no more new species were found. Abundance of each species was estimated adapting Braun Blanquet cover abundance method (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) to arable crop field (Barralis, 1976). It considers the number of indivuals/m², with the following scale intervals: 1: less than 1 individual/m²; 2: 1-2 individual/m²; 3: 3-20 individuals/m²; 4: 21-50 individuals/m²; 5: more than 50 individuals/m². For both surveys, all unidentified grasses and dicotyledons (that represented less than 1% of the whole dataset) were excluded from the analyses and some taxa were grouped at the genus level as identification at the seedling stage proved impossible, i.e. : *Valerianella* spp., *Lolium* spp., *Vicia* spp., *Bromus* spp., *Cerastium* spp., *Rubus* spp., *Crepis* spp., *Allium* spp., *Adonis* spp., *Carex* spp., *Sedum* spp., *Verbascum* spp.

Each surveyed field was characterized by crop and soil conditions. The following soil variables were recorded in both periods: soil texture according to the proportion of sand, silt and clay, soil $CaCO_3$ content, soil CEC (Cation Exchange Capacity), content of CaO, P2O5, K2O, and N.

Measuring Taxonomic Homogenization

As in most BH studies (Olden & Rooney, 2006), similarity among fields was first measured using Jaccard similarity index, $S_J = c / (a+b+c)$ with *c*, the number of species common to both periods, *a* the number of species only found in the 1970s and *b*, the number of species only occuring in the 2000s. Jaccard similarity index is however sensitive to species richness (Koleff et al., 2003). As we know and documented that changes in arable weed communties between the 1970s and the 2000s are characterized by a huge decrease in species richness (Fig. 1a), we measured β-diversity independantly from α-diversity with βsim index as a second measure of similarity among fields : $\beta sim = c / (c + \min(a , b)$, with a, b and c as defined above. This index has been used in studies where average species richness of one of the two samples compared differed much from the other (Lennon et al., 2001; La Sorte et al., 2007). The distribution of averaged similarity of each field with all others was compared between the 1970s and the 2000s with a Wilcoxon Signed-Rank Test.

Measuring Functional Homogenization

At the field scale, the definition we used for FH within communities is synonymous of a decrease in functional diversity (FD), i.e. the extinction of species with a unique role in the community. There are many ways to measure FD (see Petchey & Gaston, 2006 for a comprehensive review), and they differ, in particular, in the number of decision they require. The choice of the traits should optimise the representation of important traits for the function of interest while functionally uninformative traits should be avoided. We thus used available data in the literature to compile traits of functional importance for plant species (Grime et al., 1997; Diaz et al., 2004) and especially for arable weeds with reference to the list proposed by Booth and Swanton (2002). These traits were related to morphology, regeneration and dispersal, phenology, mycorrhizal association and other associations (see Table 1). FD was calculated based on Rao's quadratic entropy (Rao's Q), which has been shown to fulfil all *a priori* criteria of FD indices and more importantly, because this measure does not depend on

species richness. As Rao's quadratic entropy accounts for species abundances, it overcomes other proposed indices (Botta-Ducat, 2005). The species traits matrix was submitted to Multiple Correspondance Analysis. In the resulting n-dimensional traits space, species are represented by points and a distance can be computed between each pair of species. The FD of a given sample can then be measured as the sum of the pairwise distances between all the species present in that sample.

At the regional scale, we used species traits matrix to compute a Functional Similarity (FS) indices, i.e. the averaged similarity in trait composition of each field with all others. In the matrix, each row represented a site while each column represented the attribute of a trait. The case (*i*,*j*) gives the number of species in the site *i* (i.e., community *i*) bearing the attribute *j*. As, a community often contained all the possible attributes of a given trait, we used the quantitative indice of similarity of Bray-Curtis (B_C) that allowed a finer measure of similarity accounting in particular for the relative proportion of each attributes in the communities.

In addition, both TH and FH were also computed for a reduced set of fields which exhibited the same crop type both in the 1970s and 2000s *relevés*. This subset enabled us to discard the potential effect of a distinct proportion of each crop types between the two periods.

Rates of change between the 1970s and the 2000s surveys were calculated using the following equation: $R = (N_{1970s}-N_{2000s}) / [(N_{1970s}+ N_{2000s})/2]$, where R is the rate of change and N is the variable of interest (Bohning-Gaese & Bauer, 1996). The rate of changes ranges from -2 to +2. We computed R for average species richness, FD, mean similarity in species composition and for FS. We used Pearson correlation coefficients to test for significant relationships among these rates.

Vegetation and environment relationsphips

Following Vellend et al. (2007), we asked two questions to highlight the results concerning trend observed in similarity among sites. First we asked if environmental variability has increased or decreased between the two periods. We computed distance between samples with Bray-Curtis indices based on nine quantitative data describing soil conditions (proportion of sand, silt and clay, soil $CaCO_3$ content, soil CEC (Cation Exchange Capacity), content of CaO, P2O5, K2O, and N). Each sampled field could then be characterized by its average similarity with all other sampled fields during the same period. Finally this average similarity was compared between the two periods. We then compared the average species composition similarity (with the Jaccard similarity indice) between communities of different crop types both within and between the two periods. The half-distance matrix between crop types was subjected to Principal Coordinates Analysis (PCO). Our assumption was that different selection pressures (herbicides) could have lead to more distinct communities between crop types in the 2000s compared to the 1970s.

Second, we asked if variation in species composition was more or less predictable in 2000s compared to the 1970s based on environmental variables. To test this prediction, we conducted canonical correspondence analyses (CCA) on species composition separately with the 1970s and the 2000s datasets. Explanatory variables consisted of the above cited soil variables and the crop types. We used the sum of the eigenvalues of constrained axes divided by the sum of all eigenvalues as a measure of the proportion of variation in species composition that could be accounted for by these environmental variables.

Results

Taxonomic and Functional Homogenization

According to Jaccard index, similarity between sites has significantly decreased (Fig. 1b) from S_j=0,361 to 0.173 (Wilcoxon-Test, *P<0,001*). The same trend was observed when using the βsim indices, from βsim_{1970}=0,615 to βsim_{2000}=0,394 (Wilcoxon-Test, *P<0,001*). When focusing on particular crop types, both Jaccard and βsim indices also indicated a significant decrease (Table 2). The divergence was however less intense in spring cereals.

At the field scale, average FD decreased (Fig. 1c) from 5.90 in the 1970s to 4.88 in the 2000s (Wilcoxon-Test, *P<0.001*). In only 34 fields, FD has increased against 124 fields where it significantly decreased. At the regional scale, FS (i.e. the similarity between sites according to species traits) decreased following the taxonomic trend (Fig. 1d).

Relationships between α-diversity and biotic homogenization

There was a significant spatial relationship between species richness and similarity among sites (Fig. 2a). The fields with the higher species richness were also those with higher average species compositional similarity. There was however no clear relationship between decreasing species richness and decreasing similarity among sites between the two periods (Fig. 2b). The relation between local FD and between fields averaged trait similarity was not evident. Changes in FD was neither associated in a simple manner with changes in averaged trait similarity, i.e. an increase in functional diversity did not result in functional convergence (i.e. increase functional similarity across fields). FD was also partially correlated to species richness although the addition of a new species did not increase FD beyond some threshold of species richness (Fig. 3).

Vegetation and environment relationships

The similarity in soil conditions differed significantly between the 1970s and the 2000s with narrower conditions in the latest survey (Fig. 4, Wilcoxon-Test, *P<0.001*). According to PCO, the average compositional dissimilarity between crop types has increased (Fig. 5), i.e. weed communities of different crop types used to share more common species in the 1970s than nowadays. Dissimilarity was particularly marked when winter-sown and spring-sown crops for both periods (PCO axis 1). However, the distance between winter wheat and spring crops increased. Within winter-sown crops, oilseed rape became also more distinct from winter cereals. While all spring crops were grouped in the 1970s, sunflower and sugarbeet became very distinct from maize and spring barley in the 2000s. The proportion of variance in vegetation composition explained by the environment (including both the crop type and the soil conditions) was roughly the same in the two periods: 39.31% in 2005, 40.25% in 2006 while ranging from 40.56% to 41.39% according to the subset of 158 samples considered in the 1970s (Table 3).

Discussion

During the last 30 years, changes in weed communities of arable land were characterized by a decrease of α-diversity at the field scale and an increase in β-diversity between the fields, both at the taxonomic and the functional trait levels. The spatial negative relationships found between α-diversity (field scale) and β-diversity (region scale), both in the 1970s and in the 2000s, would indicate that in arable fields, a reduction in species richness would result in a differentiation of communities. However, the loss of species from a community might not systematically conduct to decreases of similarity among communities (Olden & Poff, 2003): i) using the β-sim index of similarity, which is independent from

species richness, lead to the same conclusion of differentiation between communities; ii) through time, the rate of decrease in species richness was only weakly related to the rate of decrease in average species compositional similarity. Similar trends were observed at the functional level between FD and FS. So what processes could explain the concomitant decline in species richness and average similarity between fields?

As expected, soil conditions became narrower in the 2000s. However in the same time, crop specific management (e.g. herbicides) and different rotation types excluding spring barley in favour of oilseed rape and winter barley have increased the mean dissimilarity between crop type (Figure 5). Face to the opposite forces (homogenization of soil conditions and differentiation of crop type), CCA analysis showed that vegetation and environment relationships remained high with still around 40% of species composition variations explained by crop and soil conditions. So, in spite of the reduced number of species per field, differences in the identity of residual species were still suffisant to "reflect" differences in environmental gradient such as crop types (CCA axis 1) or soil pH (CCA axis 2).

Between 1968 and 2006, the relative weight of species invasions (average per field ≈ 8) was low in the average species turnover per field compared to the extinction process (average per field ≈ 18). Changes in species status were characterized by a general decrease (Fried et al., in prep.). On the one hand, there were only thirteen species increasing in frequency of which only three invaded more than 30 fields (about 19% of the surveyed fields). On the other hand, 46 species were decreasing in frequency of which many common species. The comparison of the distribution of species frequencies in the 1970s (Fig. 6a) and in the 2000s (Fig. 6b) may be the key explanation to species compositional divergence at the regional scale. With the noticeable exception of *Viola arvensis*, that remained present on almost all fields, most species that used to be common and widespread in the 1970s show a much more restricted distribution in the 2000s. So on the whole, the local invasion process involved different species (and might be dominated by stochastic process as about 30% invasion concerned rare species with frequencies lower than 1%) while the local extinction process involved many species that were initially shared by the different fields (common and widespread species). The fact that some distinct ecologically specialist species have been removed in some places [e.g. *Gnaphalium uliginosum* (extinct from 8 fields) or *Iberis amara* (extinct from 5 fields)], which was expected to homogenize communities, had however not a sufficient weight to counterbalance the local extinction of formerly common and widespread species (e.g. 11 species of whom *Anagallis arvensis*, *Kickxia spuria*, *Elytrigia repens* were extinct from more than half of the surveyed fields). So, in accordance with Olden & Poff's models (2003, 2004), this situation led to higher species compositional differentiation.

Functional homogenization at field scale was the only level at which BH was detected in this study: the decrease in FD indicated that the relative abundance of functional attributes within communities became uneven and skewed towards some dominant attributes. This was expected as the intensification of farming practices means increased environmental severity, which is believed to favour traits convergence (Weiher & Keddy, 1999). We may also expect trait convergence across community if similar selection has occurred. A previous study (Fried et al., in press) showed however that during the last 30-year, weed communities underwent a process of functional specialization in relation to the particular selection pressures exerted by a crop type. Phenological traits and response traits were increasingly

associated with crop life cycle and the herbicides used, respectively. If general, this trend could partially explain the decrease in the functional similarity of communities observed across fields sowed with different crops and different crop rotation. Although not necessarily associated (Smart et al., 2006), decline in species richness could also have emphasized functional differentiation. The close positive linear relationship between species richness and FD in the first part of Fig. 3 would indicate that in species-poor communities, each species bears a different function. So when reaching a certain level of species richness decrease, each new loss of species could lead to a reduction in FD within communities. While species-rich communites in the 1970s harboured an almost complete list of all trait attributes examined in this study (average percentage of missing attributes = 8%), species-poor communities in the 2000s have lost many functions (average percentage of missing attributes = 26%). So in the 2000s, the overlap of functions shared between two communities was logically reduced.

Even if specialist species had been shown to be more prone to extinction than generalist species face to changes in agricultural practices (Fried & Reboud, in review), intensive farming over the last 30 years has not led to biotic homogenization, with the selection of a few widespread generalist weeds. Indeed, the most important and overwhelming process observed in arable fields has been the drastic decline of many common weeds that were previously shared across many fields and this has led to an increased dissimilarity of the flora found in individual fields. To a lesser extent, the increased specificity of crop management is likely to have played a role in species compositional or functional divergence. This differentiation process has resulted in a patchwork of species-poor communities at the landscape scale but still highly differenciated maintaining nearly the same γ-diversity at the regional scale (165 in the 1970s against 155 in the 2000s).

With biotic homogenization, attention has mainly focused on how common and widespread species became more common and more widespread (Olden & Rooney, 2006). In arable land this example would be well illustrated with the increasing occurrence of the native american *Ambrosia artemisiifolia* (Chauvel et al., 2006). However, our study highlighted that the massive decline of formerly common weeds is a much more significant process in arable fields. In this way, Gaston & Fuller (2007) proposed that the loss of common species may have more repercussions than BH for ecosystem functions and potentially for many other species. We suggest that conservation tools to identify and alleviate decline in common arable weed species may be necesseray in complement to those already focusing on rare species.

References

Andersson, T.N., Milberg, P., 1998. Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. *Weed Science* **46**: 30-38.

Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology* **33**: 619-626.

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.

Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. *Proceedings 1976 Vème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes* Dijon, France, 59-68.

Bohning-Gaese, K., Bauer, H.G., 1996. Changes in species abundance, distribution, and diversity in a central

European bird community. *Conservation Biology* **10**, 175–187.

Booth, B.D., Swanton, C.J., 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* **50**: 2-13.

Botta-Ducat., Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* **16**: 533-540.

Cassey, P., Blackburn, T.M., Lockwood, J.L. and Sax, D.F., 2006. A stochastic model for integrating changes in species richness and community similarity across spatial scales. *Oikos* **115**: 207-218.

Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C., Bretagnolle, F., 2006. The historical spread of Ambrosia artemisiifolia L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* **33**: 665-673.

Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., Jiguet, F., 2007. Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology* **21**: 741-751.

Diaz et al., 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. *In*: Weiher, E. and Keddy, P. A. (eds) 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge Univ.Press, pp.338-362.

Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**: 295-304.

Fournier, P. 1936. *Les quatre flores de la France*. Lechevalier, Paris, France.

Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X. Large-scale temporal shifts in weed assemblages analyzed by functional groups; a case study of 30-years of change in sunflower crops. *Journal of Vegetation Science*, in press.

Fukami, T., Bezemer, T. M., Mortimer, S. R. & van der Putten, W. H. 2005 Species divergence and trait convergence in an experimental community assembly. *Ecology Letters* **8**:1283–1290.

Gaston, K.J., Fuller, R.A., 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and widespread. *Progress in Physical Geography* **31**: 213-225.

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt. R., et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**: 259-281. 14

Harley, J.L., Harley, E.L., 1991. A check list of mycorrhiza in the british flora. *New Phytologist*. Supplement to vol., 105 (2).

Hodgson, J.G. et al. 1995. *The electronic comparative plant ecology*. – Chapman and Hall.

Jauzein, P., 1995. *Flore des champs cultivés*. Sopra-INRA, Paris, France.

Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**: 367-382.

Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**: 966-979.

La Sorte, F.A., McKinney, M.L., Pysek, P., 2007. Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* **13**: 913-921.

Lockwood, J.L., Brooks, T.M., McKinney, M.L., 2000. Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Animal Conservation* **3**: 27-35.

MacKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 450-453.

Mamarot, J., 2002. Mauvaises herbes des cultures. 2nd ed. ACTA, Paris, France.

Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. *Aims and Methods in Vegetation Ecology*. Wiley and Sons, New York, United State of America.

Murphy, C.E., Lemerle, D., 2006. Continuous cropping systems and weed selection. *Euphytica* **148**: 61–73.

Olden, J.D., Poff, N.L., 2003 Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American. Naturalist* **162**: 442–460.

Olden, J. D., Poff, N.L., 2004 Ecological mechanisms driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology* **85**:1867–1875.

Olden, J.D., Rooney., T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 113-120.

Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758

Rahel, F.J., 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* **288**: 854–856.

Rooney, T.P., Wiegmann, S.M., Rogers D.A. & Waller D.M. (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology* **18**: 787-798.

Scott, M.C., 2006. Winners and losers among stream fishes in relation to land use legacies and urban development in the southeastern US. *Biological Conservation* **127**: 301-309.

Smart, S.M., Thompson, K., Marrs, R.H., Le Duc, M.G, Maskell, L.C., Firbank, L.G., 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 2659-2665.

Tela-Botanica, Available in 2007, http://www.tela-botanica.org

Thompson, K., Bakker, J., Bekker, R.M., 1997. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Van der Pijl, L., 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer Eds, Berlin, Heidelberg and New York.

Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K. M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Calster, H. van, Peterken, G., Graae, B. J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., Hermy, M., 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology* **95** : 565-573.

Vitousek, P.M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., Melillo J. M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* **277**: 494–499.

Weiher, E., Keddy, P. A. (eds) 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge Univ.Press.

Table 1. Traits used to measured functional diversity (FD) within communities and functional similarity (FS) across communities.

Traits	**Attributes**	**Source**
Size	2-15 cm; 5-30 cm; 20-60 cm; 30-100 cm; > 100 cm	Fournier, 1936
General form	Prostrate; rosette; erect ; tussock; vine	Fournier, 1936; Mamarot, 2002
Storage organs	None; tubers or bulbs; rhizomes	
Mycorrhizal associations	with mycorrhizas; intermediate; non mycorrhizal	Harley & Harley,1991
Dispersule weight	<0.20 mg; 0.21-0.50 mg; 0.51-1.00mg; 1.01-2.00mg; 2.01-10.0mg	Hodgson et al., 1995
Seed dispersal	No mechanism; wind; endozoochore; epizoochore, myrmecochore	Van der Pijl, L. 1982
Seed bank	Transient; short-term permanent; long-term permanent	Thompson et al., 1997
Season of germination	Fall-winter ; fall-winter or spring; spring; summer; plastic	Jauzein, 1995; Mamarot, 2002
Peak period of flower and fruit production	None; from spring to autumn; early spring; spring to summer; late spring to late summer; late summer to fall	Fournier, 1936
Pollination mode	autogamous; anemogamous, entomogamous; opportunist	Tela-Botanica, 2007
Position of dormant buds (physiognomic types)	Therophyte; Hemicryptophyte; Geophyte; Chamaephyte.	Jauzein, 1995

Table 2. Median average Jaccard and β_{sim} similarity in 1970s and 2000s surveys for all crops and majors crops.

	Jaccard index			β_{sim} index		
	1970 s	2000 s	P^*	1970 s	2000 s	P
All crops (158 sites)	0.373	0.174	<0.001	0.627	0.388	<0.001
Winter Wheat (87 sites)	0.247	0.140	<0.001	0.512	0.364	<0.001
Winter barley (10 sites)	0.276	0.151	0.002	0.570	0.300	0.002
Oilseed rape (22 sites)	0.218	0.127	<0.001	0.457	0.275	<0.001
Spring barley (26 sites)	0.310	0.261	<0.001	0.607	0.511	0.002

* Wilcoxon paired rank test

Table 3. Comparison of explained inertia in CCA analysis performed on the 1970s and the 2000s data sets.

Period	CCA eigenvalues			
	Axis 1	**Axis 2**	**Axis 3**	**Sum**
1970-1	0,1911	0,1178	0,105	0,4139
1970-2	0,1576	0,1324	0,1157	0,4057
1970-3	0,1784	0,1276	0,1004	0,4064
2005	0,1778	0,1284	0,087	0,3932
2006	0,1663	0,1318	0,1044	0,4025

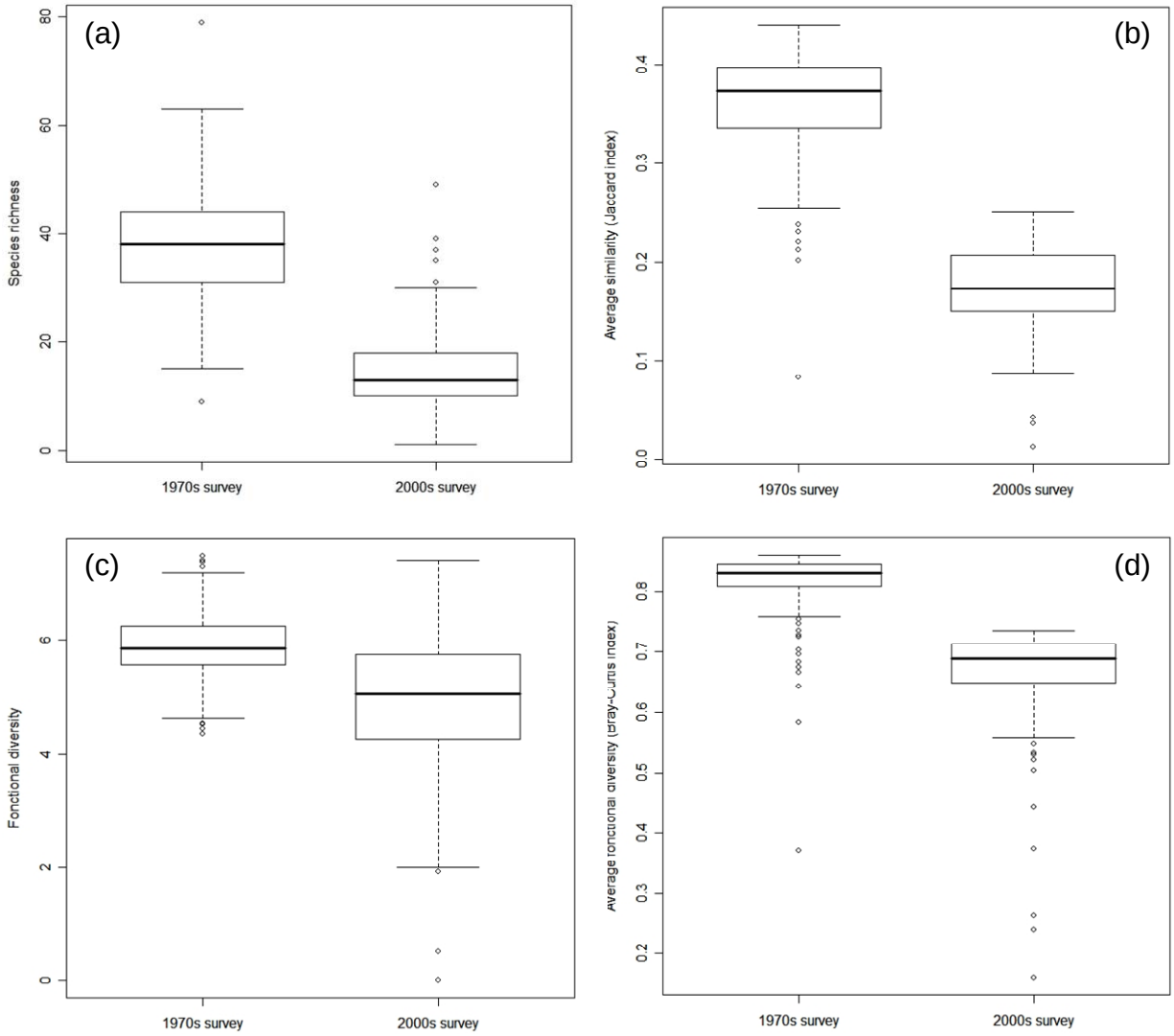


Figure 1: Trends in α- and β-diversity at taxonomic and plant functional traits level between 1968 and 2006. (a) changes in species richness (b) changes in average similarity between sites according to species composition (c) Changes in functional diversity (FD) (d) changes in FS (average similarity between sites according to plant functional traits composition).

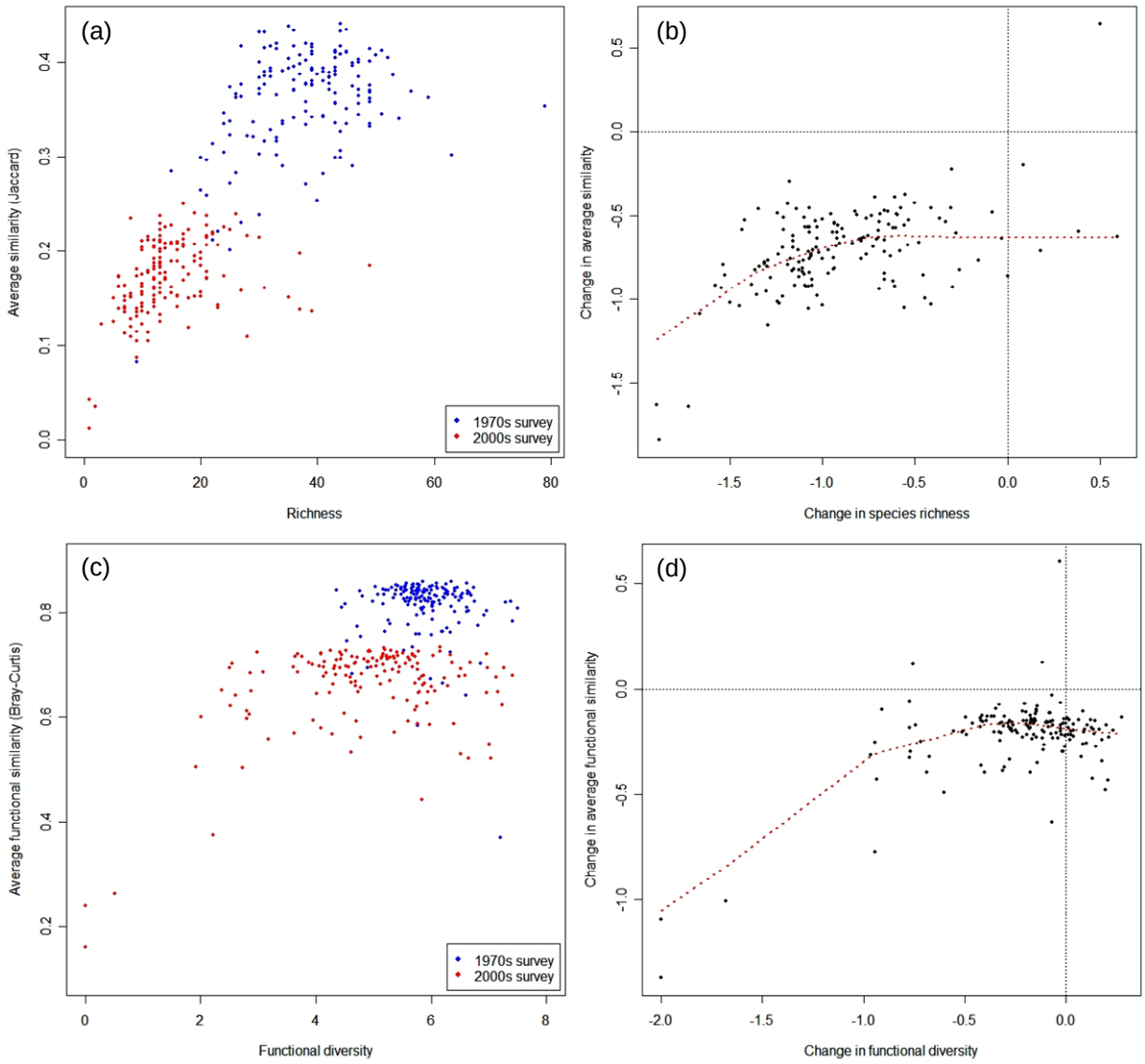


Figure 2: Spatial and temporal relationships between α-diversity and β-diversity at taxonomic and plant functional traits level. (a) Relationship between average taxonomic similarity and species richness at a given point in time for the 1970s and 2000s survey (n=316, r^2=67%, p<0.001); (b) change in average species richness per field versus difference in the mean taxonomic similarity between 1968 and 2006(n=158, r^2=26%, p<0.001); (c) Relationship between average functional similarity and functional diversity at a given point in time for the 1970s and 2000s survey (n=316, r^2=25%, p<0.001); (d) change in average functional diversity per field versus difference in the mean functional similarity between 1968 and 2006 (n=158, r^2=30%, p<0.001) .

Figure 3. Relationships between species richness and functional diversity (FD) in the 1970s (○) and in the 2000s (×).

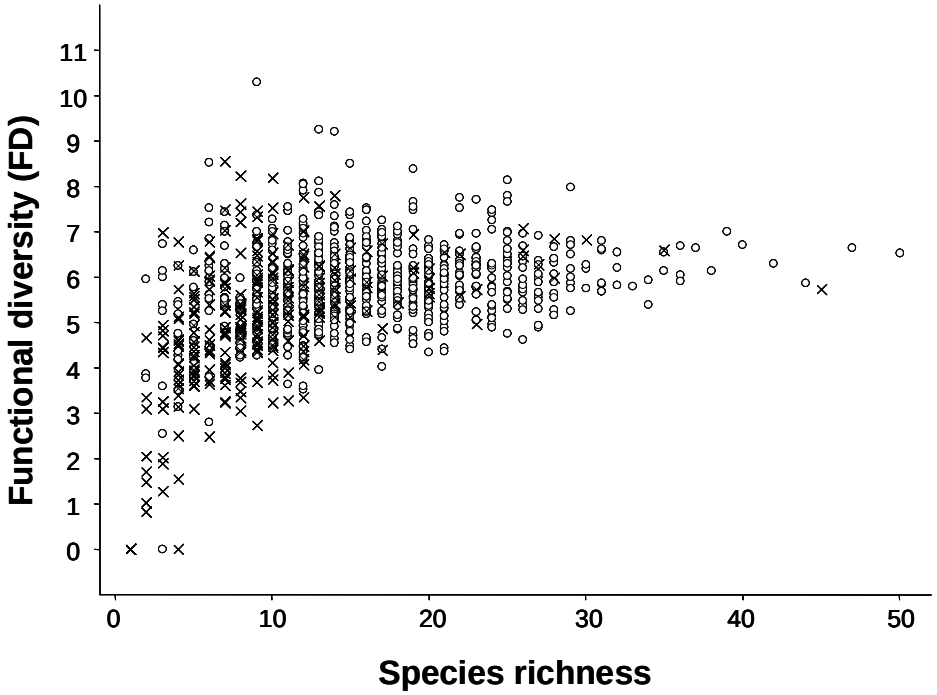


Figure 4. Changes in environmental similarity based on soil conditions (Wilcoxon-Test, P<0.001).

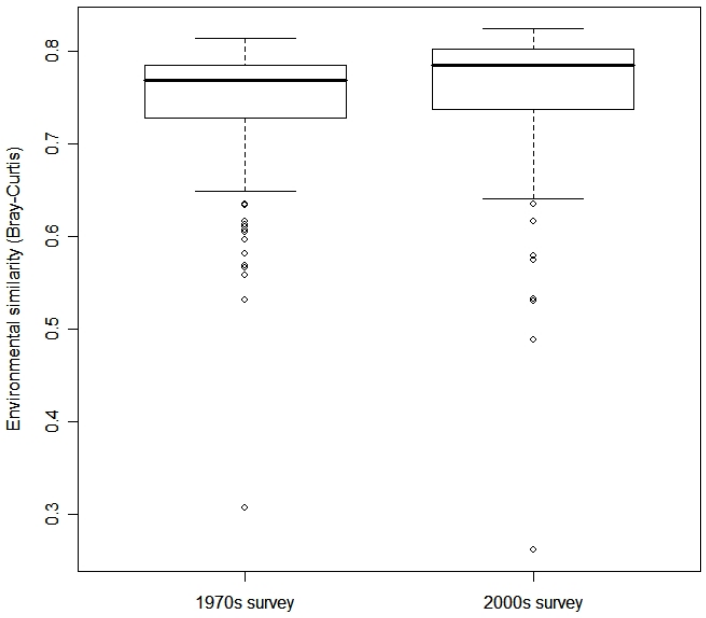


Figure 5. Average species compositional distances according to crop type in the 1970s and in the 2000s. Average distance between crop types were based on Jaccard dissimilarity computed on species composition. The distance matrix was subjected to Principal Coordinates Analysis. Beet; Sugarbeet; For: Forages; OSR: Oilseed rape; SP: Spring barley; Sunfl: Sunflower; WB: Winter barley; WW: Winter wheat.

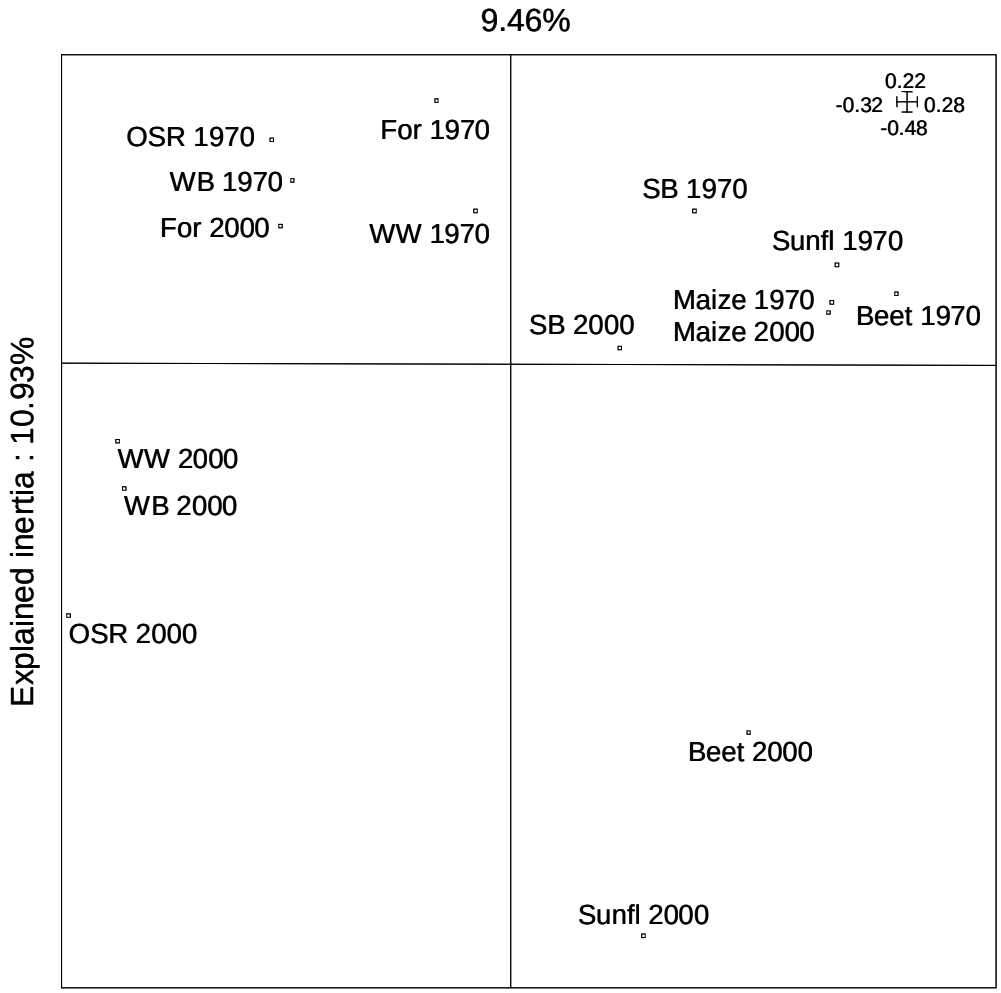
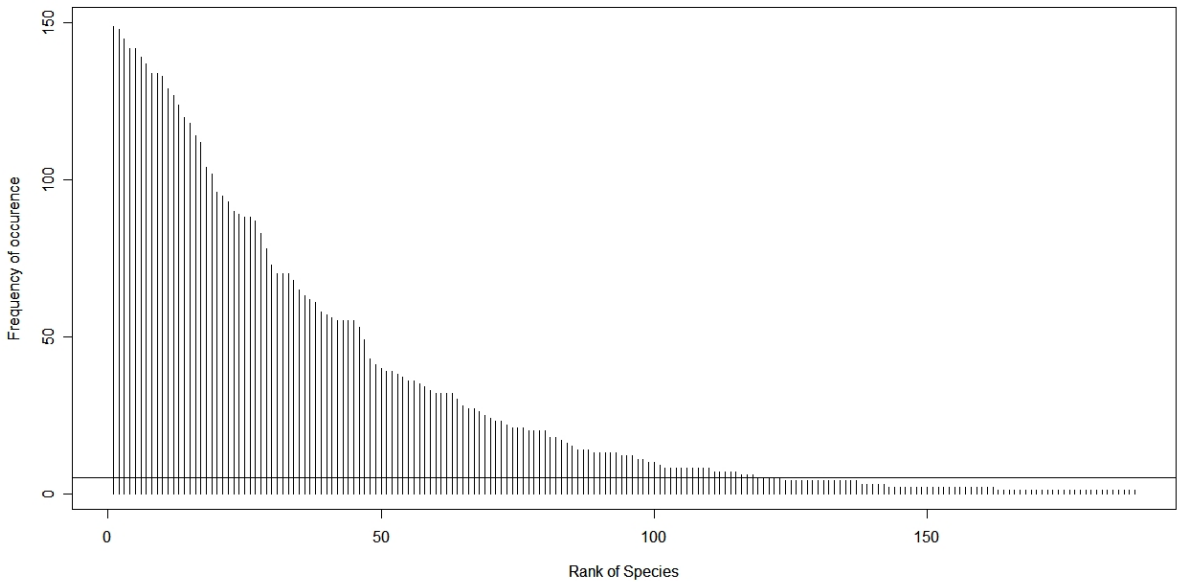
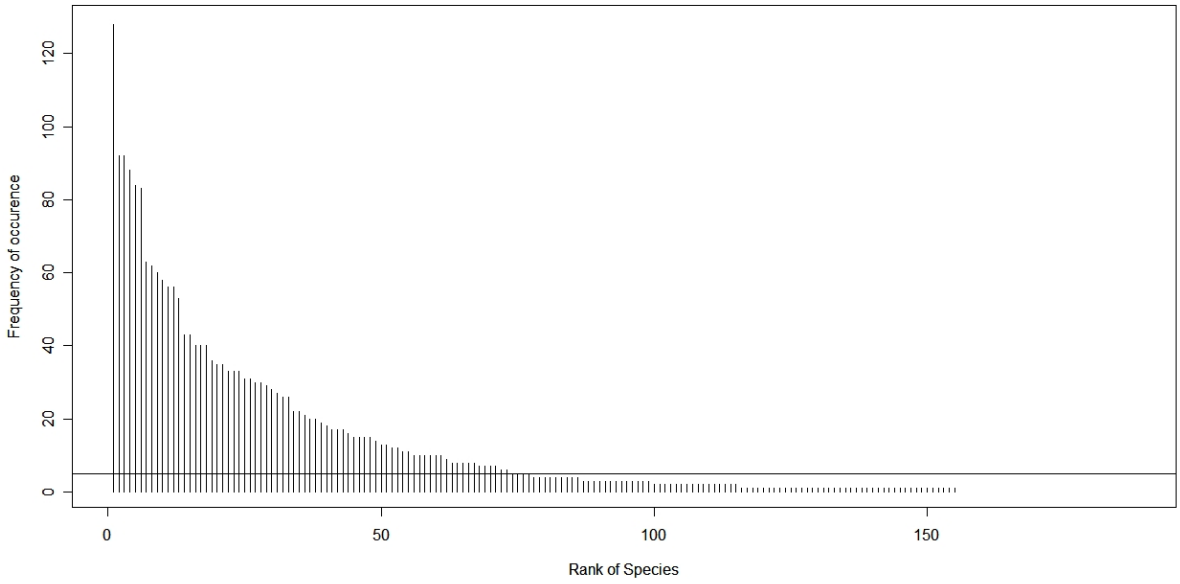


Figure 6. Species frequency of occurrence according to their rank (a) in the 1970s and (b) in the 2000s.





Summary

Although arable weed species are particularly well adapted to habitats characterised by high levels of disturbance (ploughing, harvest), the degree and rate at which agro-ecosytems have been transformed in the last 50 years in Europe (use of chemicals, changes in crop rotations) has led to profound changes in the composition and diversity of arable weed communities. This thesis provides an update on the composition and diversity of weed communities that can be found across the main crop types and regions of France. It also addresses two objectives i) applying (community) ecology theories for the analysis and interpretation of spatial and temporal variations in weed communities and ii) using the model of arable weed community to test fundamental ecological theories. The present work is based on data sets collected at three embedded spatial scales: the 'Biovigilance Flore' network covering the whole of France, the 'Barralis-Chadoeuf' network covering the Côte-d'Or at 30 year intervals and a set of aggregated fields at the agricultural landscape scale.

1. Weed community assembly rules. We show that arable weed communities are not random assemblages of species but respond to i) crop type according to sowing date (winter crops *versus* spring crops), ii) edaphic and climatic conditions opposing flora of calcareous soils in dry regions on one hand and flora of acidic sandy soils in precipitation-rich areas on the other hand, and iii) a latitudinal gradient opposing Mediterranean thermophilous species to eurosiberian species. The 'crop type' effect can be divided in two main types of constraints: 'sowing date' and 'herbicides', both inducing trait convergence in communities. The other management practices (tillage regime) have less discriminating power. Overall, human direct influence on weed vegetation is of greater importance than abiotic environment.

2. Changes in arable weed flora since the 1970s. The rate of species turnover among the most common species over the last 30 years ranged from 33% (winter wheat) to 61% (maize) which was much higher than turnover rates reported for secondary successions in undisturbed ecosystems. The ecological meaning of the observed changes was interpreted according to species biological and ecological attributes (fonctionnal traits, Ellenberg Indicator value, and specialization index to crop type) which are used to classify weed species into functional groups. In sunflower crops, we show that most of the species that have been increasing over the last 30 years belong to a single functional group which groups species exhibiting attributes that can defined as 'sunflower mimicking' traits: competitiveness (tall and nitrophilous species), low sensitivity to sunflower herbicides and short summer life cycle. A second case study focused on changes in the composition of weed communities in Côte-d'Or. The classification of arable weeds according to their niche breadth showed that the generalist/specialist ratio significantly increased while in parallel, oilseed rape specialist species increased in response to the fivefold increase in the surface devoted to this crop.

3. Biodiversity decline in agroecosystems. The diachronic study that we conducted over 158 fields in the Côte-d'Or shows that during the last 30 years, averaged species richness and species density per field declined by 44% and 67%, respectively. This trend has however not led to the homogenization of community composition. If specialist species of particular ecological conditions decreased, the importance of this process was low relative to the massive decline of common species that were initially shared between many fields. Given the decrease of local (within-field) diversity and the increase of regional (across-field) diversity, the number of species in the regional pool remained stable. The huge decline of arable weed diversity is not without consequences in terms of the functions provided by the weed community (decrease in functional diversity, massive loss of species that are important food resources for seed-eating birds or insect pollinators). The contribution of crop edges to species diversity at the landscape scale was evaluated and the potential role of crop edges for the conservation of declining populations of weed species is discussed.

Arable weed communities have proved to be a good model for testing fundamental ecological theories, especially i) the evolution of the specialist/generalist ratio within communities facing temporal heterogeneity in environmental conditions and ii) the definition of assembly rules based on the interactions between environmental filters and species traits.

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

Résumé

Le milieu cultivé est caractérisé par des perturbations régulières et intenses (labour, moisson) auxquelles certaines espèces, qualifiées d'adventices, se sont avérées particulièrement adaptées. Tout au long du XX^{ème} siècle, l'agrosystème cultivé a été marqué par des modifications profondes des systèmes de culture dont le rythme s'est accéléré durant les 50 dernières années avec l'adoption du désherbage chimique et la modification des rotations. En conséquence, la composition et la diversité des communautés adventices associées aux cultures annuelles ont été profondément modifiées. Au-delà de la réalisation de synthèses nationales actualisées par culture rendue possibles par le travail de collecte réalisé sur différents réseaux d'observatoires, cette thèse poursuit deux objectifs symétriques d'appliquer des concepts d'Ecologie (des communautés) pour analyser et interpréter les variations spatiales et temporelles de la flore adventice et d'utiliser le modèle des communautés adventices pour tester des théories d'Ecologie. Les travaux présentés sont basés sur des données récoltées à trois échelles spatiales emboîtées : le réseau Biovigilance Flore couvrant toute la France, le réseau 'Barralis-Chadoeuf' couvrant la Côte-d'Or à 30 années d'intervalle et le dispositif Fénay couvrant un paysage agricole. Les principaux résultats concernent :

1. Les règles d'assemblage des communautés adventices. Bien que fortement artificialisées par l'agriculture, les communautés adventices ne forment pas un assemblage aléatoire d'espèces. Nous montrons que les principales variations dans la composition des communautés sont expliquées dans l'ordre : i) par le type de culture en fonction de la date de semis opposant les cultures d'hiver aux cultures de printemps, ii) par les conditions pédo-climatiques, opposant la flore des sols argilo-calcaires des régions sèches à la flore des sols siliceux acides des régions à plus forte pluviométrie et iii) par un gradient latitudinal opposant la flore thermophile méditerranéenne à la flore eurosibérienne. L'effet 'type de culture' se décompose en deux types de contraintes principales : 'date de semis' et 'herbicides', qui induisent une convergence de traits. Les autres techniques culturales (travail du sol) présentent un pouvoir discriminant plus faible. Globalement, le poids direct de l'homme est plus important que celui du milieu aux échelles considérées.

2. Les changements de flore depuis les années 1970. En 30 ans, l'intensité du renouvellement ('turnover') parmi les espèces les plus communes varie du simple (blé d'hiver 33%) au double (maïs 61%) mais reste dans tous les cas très supérieur aux turnovers observés au cours des successions dans les écosystèmes 'naturels'. La signification écologique des changements constatés a été interprétée en fonction des caractéristiques biologiques et/ou écologiques des espèces (traits fonctionnels, valeurs indicatrices d'Ellenberg, indices de spécialisation à une culture). Un premier cas d'étude concerne les changements au sein des espèces adventices majeures de la culture du tournesol. Le classement des espèces en groupes fonctionnels montre qu'un seul groupe sur les cinq identifiés rassemble la quasi-totalité des espèces en progression. Les caractéristiques liées à ce groupe fonctionnel montre qu'une des clefs pour réussir dans cette culture est de posséder un panel étendu parmi les traits mimétiques de la culture : tolérance aux herbicides, forte compétitivité (nitrophilie, grande taille), héliophilie, etc. Un deuxième cas d'étude porte sur l'évolution de la composition des communautés en Côte-d'Or. Un index de classification des espèces en fonction de l'amplitude de leur niche écologique montre que le ratio généralistes/spécialistes a significativement augmenté sauf vis-à-vis de la culture du colza dont les surfaces ont augmenté (+ 800 % depuis 1970).

3. Le déclin de la biodiversité dans les agrosystèmes cultivés. L'étude diachronique menée sur 158 parcelles en Côte-d'Or montre qu'au cours des 30 dernières années, l'évolution des communautés adventices est marquée par une baisse de 44% la richesse spécifique et de 67% de l'abondance des espèces dans les parcelles. Les variations spatiales de la diversité à l'échelle de la France indique que cette baisse de diversité pourrait découler de l'intensification incluant l'augmentation de la taille des parcelles et la disparition des haies à travers les remembrements, la régression de l'élevage et des systèmes extensifs associés, l'utilisation accrue des herbicides et l'enrichissement des sols oligotrophes. Contrairement à ce qui était attendu, l'intensification de l'agriculture n'a cependant pas conduit à une homogénéisation de la composition des communautés. Si des espèces spécialistes de conditions écologiques particulières ont poursuivi leur déclin, le poids de ce processus n'est pas significatif par rapport aux processus d'extinction des espèces les plus communes initialement présentes dans de nombreuses parcelles. A l'échelle régionale le nombre d'espèces reste stable. L'importance du déclin de la biodiversité floristique dans les champs cultivés n'est pas sans conséquence sur la fonctionnalité des communautés adventices (diminution de la diversité fonctionnelle, forte régression d'espèces servant de ressource aux oiseaux, déclin des espèces entomogames). Le poids des bords de champs dans la distribution de la diversité à l'échelle d'un paysage agricole est évalué et leur rôle dans la conservation des espèces en déclin est discuté.

Les communautés adventices se sont avérées de bons modèles pour tester les théories d'Ecologie en particulier concernant l'évolution contrastée des espèces généralistes *versus* spécialistes face à l'hétérogénéité (temporelle) de l'habitat et la définition des règles d'assemblage à partir de la relation entre filtres environnementaux et traits des espèces.

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