



Agriculture et biodiversité

Valoriser les synergies

Juin 2008

Expertise scientifique collective

Rapport d'expertise réalisé par l'INRA



MINISTÈRE
DE L'AGRICULTURE
ET DE LA PÊCHE



Ministère
de l'Écologie, de l'Énergie,
du Développement durable
et de l'Aménagement
du territoire

à la demande du Ministère de l'Agriculture
et de la Pêche et du Ministère de l'Écologie,
de l'Énergie, du Développement durable
et de l'Aménagement du territoire

ALIMENTATION
AGRICULTURE
ENVIRONNEMENT

INRA

Directrice de la publication :

Claire Sabbagh, INRA, Unité Expertise scientifique collective

Contacts :

Xavier Le Roux : leroux@biomserv.univ-lyon1.fr; Claire Sabbagh : sabbagh@paris.inra.fr

Le rapport d'expertise a été élaboré par les experts scientifiques sans condition d'approbation préalable par les commanditaires ou l'INRA..

Pour citer ce rapport :

X. Le Roux, R. Barbault, J. Baudry, F. Burel, I. Doussan, E. Garnier, F. Herzog, S. Lavelle, R. Lefrançois, J. Roger-Estrade, J.P. Sarthou, M. Trommetter (éditeurs), 2008. *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies*. Expertise scientifique collective, rapport, INRA (France).

Le présent document constitue le rapport d'une étude financée par le Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire via le programme 153 action 57 et le programme 189 action 50 ; son contenu n'engage que la responsabilité de ses auteurs.

Expertise scientifique collective INRA

Agriculture et biodiversité

Valoriser les synergies

Rapport d'expertise

Juillet 2008

Xavier Le Roux, Robert Barbault, Jacques Baudry, Françoise Burel,
Isabelle Doussan, Eric Garnier, Félix Herzog, Sandra Lavorel, Robert Lifran,
Jean Roger-Estrade, Jean-Pierre Sarthou, Michel Trommetter (éditeurs)



Avant propos

Contexte et enjeux de l'ESCo

Cette Expertise Scientifique Collective (ESCo), réalisée à la demande des ministères de l'agriculture et de l'écologie, intervient dans un contexte marqué par un très fort intérêt porté à la biodiversité, désormais considérée comme un enjeu d'importance majeure. Cet intérêt est né du constat de la perte actuelle de biodiversité (liée, entre autres, à l'activité agricole), de la prise de conscience de ses rôles multiples (ressources génétiques potentielles, services écologiques à valeur marchande ou non, capacité d'autorégulation des agro-écosystèmes...) et des réflexions sur la conception de nouvelles manières de produire pour faire face aux enjeux futurs (baisse de l'emploi des pesticides, adaptation des systèmes au changement climatique, diminution de l'utilisation de carburants fossiles...) qui font une part importante à la biodiversité, élément majeur des capacités d'adaptation des agro-écosystèmes.

Les spécificités de la problématique biodiversité dans le domaine agricole

Parmi l'ensemble des secteurs d'activité, l'agriculture entretient des interrelations étroites avec la biodiversité, dont elle peut bénéficier, qu'elle peut modifier, et qu'elle peut contribuer à maintenir. Pour l'agriculture, la biodiversité est ainsi objet d'un intérêt croissant à tous les niveaux de l'action publique. L'activité agricole implique généralement d'orienter et contrôler les biocénoses des zones qu'elle exploite. La question des relations entre agriculture et biodiversité est donc souvent posée en termes de compromis ou de cohabitations. Mais l'agriculture est également susceptible d'avoir des effets bénéfiques sur la biodiversité à différentes échelles et différents niveaux d'organisation. Plus encore, les bénéfices pour l'agriculture du maintien de la biodiversité peuvent être nombreux, pour la production agricole au sens large, via les "services écosystémiques" rendus au sein des espaces agricoles.

Actualité politique de la demande d'expertise

Lors de la commande de l'ESCo, début 2007, plusieurs échéances politiques étaient annoncées : au plan européen, la renégociation de la PAC autour de la conditionnalité des aides publiques à l'agriculture et les discussions sur la définition des objectifs pour arrêter la perte de biodiversité dans le cadre de la Convention internationale sur la diversité biologique (CDB). En France, l'actualité était également forte avec la mise en oeuvre de la Stratégie nationale pour la biodiversité et en particulier de son volet Agriculture, la révision de la première programmation du plan sectoriel "Agriculture" de la Stratégie nationale pour la biodiversité, la révision à mi-parcours du nouveau PDRH et l'adaptation des MAE nationales après leur première mise en oeuvre sur 2007, ainsi que la préparation de la 9^e Conférence des parties (COP 9) de la CDB, en mai 2008, qui a procédé à l'examen approfondi du volet agriculture.

Depuis, l'actualité politique de ces questions s'est encore renforcée, avec, notamment, la réflexion sur la Biodiversité engagée dans le cadre du Grenelle de l'Environnement, qui a débouché sur la création d'une fondation pour la recherche sur la biodiversité, et donné lieu à des projets en cours de réalisation, comme la mise en place de la trame verte et la stratégie nationale des aires protégées et le plan de conservation de 131 espèces en danger, dont les pollinisateurs. Par ailleurs, la France organisera en novembre 2008, sous sa présidence de l'Union européenne, un colloque scientifique international destiné aux décideurs, consacré à "Agriculture et biodiversité".

Les questions posées à l'ESCo

Dans ce contexte et face à ces enjeux, les ministères en charge de l'agriculture et de l'Ecologie ont demandé à l'INRA de réaliser un état des connaissances pluridisciplinaires sur les relations existant entre agriculture et biodiversité afin de mettre à disposition de l'ensemble des acteurs tous les éléments nécessaires pour orienter les actions et les décisions.

Les questions, formulées par les commanditaires dans une lettre de cadrage adressée à l'INRA, concernaient les effets de l'agriculture sur la biodiversité, les rôles et valorisations possibles de cette

biodiversité pour l'agriculture, les marges de manœuvre techniques pour mieux internaliser la biodiversité dans l'agriculture, et enfin la faisabilité économique, technique et sociale de cette internalisation.

Le périmètre de l'ESCo

L'expertise collective scientifique s'est focalisée sur la biodiversité ordinaire, ne considérant la biodiversité domestique que comme l'une des composantes des systèmes de production susceptible notamment d'influer sur la biodiversité non domestique. Sur le plan géographique, l'ESCo ne prend en compte que le cas de la France métropolitaine. Les milieux aquatiques, ainsi que les forêts sont exclus du champ de l'ESCo.

L'expertise scientifique collective (ESCo)

L'ESCo est une activité d'appui à la décision publique : l'exercice consiste à répondre à une question complexe posée par un commanditaire public en établissant, sur la base de la bibliographie mondiale, un état des connaissances scientifiques pluridisciplinaires qui fait la part des acquis, incertitudes, lacunes et controverses. L'ESCo ne produit pas d'études spécifiques pour répondre aux questions posées. Elle ne fournit ni avis ni recommandations, et ne comporte pas de dimension prospective.

Le travail d'expertise est réalisé par un collectif de chercheurs, spécialistes de différentes disciplines et appartenant à divers organismes de recherche. Il se conclut par la production d'un rapport qui rassemble les contributions des experts et par une synthèse notamment à l'usage des décideurs.

Méthode et portée de l'ESCo

Les compétences nécessaires pour traiter les questions posées au sein du collectif d'experts relèvent de l'écologie, de l'agronomie, aux différents niveaux d'organisation pertinents (parcelle, exploitation, système, paysage), de l'économie, de la sociologie, du droit. Cette association de disciplines vise à intégrer des niveaux de complexité croissants, des organismes biologiques au paysage et aux structures de décision.

L'ESCo a mobilisé une vingtaine d'experts d'origines institutionnelles diverses, en France (INRA, CNRS, IRD, Ecoles supérieures d'agronomie, ISARA) et à l'étranger (Agroscope et Institute of environmental sciences de Zurich, Université de Louvain la Neuve).

Le travail des experts s'est appuyé sur le traitement de plus de 2500 références bibliographiques, composées d'articles scientifiques, de rapports internationaux et de documents techniques dont les experts ont extrait, analysé et assemblé les éléments utiles pour éclairer les questions posées.

L'expertise est structurée en cinq parties. Elle s'ouvre sur une partie liminaire de rappel des définitions, concepts et enjeux autour du thème "agriculture et biodiversité". Le premier chapitre explore les modes d'action de l'agriculture sur la biodiversité, à travers les pratiques culturales à la parcelle, mais aussi à l'échelle du paysage (chapitre 1). Elle s'intéresse ensuite aux services rendus par la biodiversité des espaces agricoles, qui peuvent notamment contribuer à augmenter la productivité et la stabilité des agro-écosystèmes (chapitre 2). L'intégration des éléments et des services de la biodiversité utiles à l'agriculture est ensuite examinée dans le contexte des systèmes de production et de leurs contraintes (chapitre 3). Ce chapitre traite également de la question de la conversion à l'agriculture biologique. Le chapitre 4 analyse les fondements juridiques et les instruments utilisés par les Politiques publiques, il examine les résultats obtenus par les MAE et développe l'analyse des modèles possibles d'organisation et de gestion. Enfin, il aborde les conditions d'une mise en œuvre des instruments au service des politiques publiques.

Auteurs et éditeurs de l'expertise

► Experts

Responsable de la coordination scientifique

Xavier LE ROUX, DR*, INRA-EFPA°, Lyon : Ecologie microbienne, Relations biodiversité-fonctionnement

Contributeurs

Robert BARBAULT**, Pr., Paris 6 - Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : Biodiversité, écologie générale

Jacques BAUDRY, DR, INRA-SAD, Rennes : Dynamique et écologie des paysages agricoles

Françoise BUREL, DR, CNRS, Rennes : Biodiversité et écologie des paysages agricoles

Bruno CHAUVEL, CR, INRA-EA, Dijon : Agronomie, écologie, gestion des adventices

Denis COUVET, Pr., Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, et Ecole Polytechnique, Palaiseau : biologie de la conservation, observatoires, indicateurs et scénarios de biodiversité

Christian DEVERRE, DR, INRA-SAD, Avignon : Biodiversité et société

Isabelle DOUSSAN, CR, INRA-SAE2, Toulouse : Droit de l'environnement

Anne FARRUGGIA, IR, INRA-PHASE, Clermont-Ferrand - Theix : Pâturage et biodiversité

Philippe FLEURY, enseignant-chercheur, ISARA, Lyon : Agronomie et géographie, relations agriculture-biodiversité, agriculture et développement territorial

Eric GARNIER, DR, CNRS Montpellier : Biodiversité végétale, écologie fonctionnelle

Thierry HANCE, Pr., Centre de recherche sur la biodiversité, Université de Louvain-la-Neuve (Belgique) : Ecologie des interactions et contrôle biologique, lutte biologique

Félix HERZOG, DR, Agroscope, Zurich (Suisse) : Evaluation des mesures écologiques agriculture-biodiversité

Sandra LAVOREL, DR, CNRS, Grenoble : Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, écologie du paysage, services écosystémiques

Xavier LE ROUX, DR*, INRA-EFPA, Lyon : Ecologie microbienne, Relations biodiversité-fonctionnement

Robert LIFRAN, DR, INRA-SAE2, SupAgro Montpellier : Economie de l'environnement, politiques publiques

Sylvain PLANTUREUX, Pr., ENSAIA Nancy : Agronomie, prairies permanentes, indicateurs

Jean ROGER-ESTRADE, Pr., AgroParisTech, département SIAFEE, Paris : Agronomie, systèmes de culture, systèmes de production

Jean-Pierre SARTHOU, MC, ENSA Toulouse : Agro-écologie, entomologie, protection des cultures

Bernhard SCHMID, Pr., Institute of Environmental Sciences, University of Zurich (Suisse) : Relations biodiversité-fonctionnement des écosystèmes

Sylvaine SIMON, IR, INRA-SPE, Avignon : Arboriculture fruitière

Christian STEINBERG, DR, INRA-SPE, Dijon : Microbiologie des sols et environnement, écologie microbienne, bioindicateurs

Muriel TICHIT, CR, INRA-SAD Paris : Sciences animales, écosystèmes prairiaux, pâturage, biodiversité

Michel TROMMETTER, DR, INRA-SAE2 Grenoble : Economie appliquée et de l'innovation, biodiversité

Cécile VILLENAVE, CR, IRD Montpellier : Ecologie du sol, faune du sol

Ont également été sollicités, pour des contributions plus ponctuelles à la rédaction du rapport, les chercheurs suivants : Bernard AMIAUD (INPL Nancy), Stéphane AULAGNIER (INRA Toulouse),

* AI : Assistant ingénieur ; CR : Chargé de recherche ; DR : Directeur de recherche ; IE : Ingénieur d'étude ; IR : Ingénieur de recherche ; MC : Maître de conférences ; Pr : Professeur.

° Départements de recherche INRA : EA : Environnement et agronomie ; EFPA : Ecologie des forêts, prairies et milieux aquatiques ; PHASE : Physiologie animale et systèmes d'élevage ; SAD : Sciences pour l'action et le développement ; SAE2 : Sciences sociales, agriculture et alimentation, espace et environnement ; SPE : Santé des plantes et environnement.

** En gras : experts coordinateurs de parties du rapport.

Sylvie BONNY (INRA Grignon), Jean-Charles BOUVIER (INRA Avignon), Alain BUTET (CNRS Rennes), Gabriel CARRÉ (INRA Avignon), Jérôme CORTET (ENSAIA-INPL Nancy), Isabelle DAJOZ (Ecole Normale Supérieure), Jean-François DEBRAS (INRA Avignon), Thibault DECAENS (Université Rouen), Christian DUPRAZ (INRA Montpellier), Pierre JOLY (CNRS Lyon), Sébastien LAVERGNE (CNRS Grenoble), Fabien LIAGRE (Agrooof Développement), Jean-Pierre LUMARET (CNRS Montpellier), Fabien QUETIER (IMBIV, Argentine), Benoît SAUPHANOR (INRA Avignon), Sophie THOYER (SupAgro Montpellier), Bernard VAISSIERE (INRA Avignon), Diederik van TUINEN (INRA Dijon).

► **Unité Expertise scientifique collective (UESCo) de l'INRA**

Claire SABBAGH, IR, INRA Paris : Direction de l'Unité, management de l'ESCo
Isabelle SAVINI, IE, INRA Paris : Rédaction, coordination éditoriale

Documentation :

Dominique FOURNIER, IE, INRA Montpellier : ingénierie documentaire
Alain BONE, INRA Grignon ; Anne DUFAY, INRA Sophia Antipolis ; Laurent GARNIER, INRA Montpellier ; Virginie LELIEVRE, INRA Avignon.

Sommaire

Chapitre liminaire. Agriculture et Biodiversité : comment appréhender leurs relations et organiser un bilan des connaissances ?

Introduction	3
1. La biodiversité : définitions, enjeux et politiques publiques	4
1.1. La diversité biologique, un champ de concepts et d'enjeux entremêlés	4
1.2. Contexte et enjeux	7
1.3. La diversité fonctionnelle et les services des écosystèmes	12
1.4. Les fondements des politiques de conservation de la biodiversité	14
1.5. A la recherche d'une métrique de biodiversité	20
1.6. Synthèse et discussion	24
2. L'agriculture, de sa modernisation au XX^e siècle aux défis du XXI^e siècle	26
2.1. Agriculture et exploitation agricole : définitions et enjeux	26
2.2. La mise en place d'un modèle agronomique dominant	28
2.3. Le processus de modernisation agricole au XX ^e siècle	30
3. Agriculture et biodiversité : des synergies à développer	41
3.1. Un contexte nouveau marqué par l'incertitude	41
3.2. Arguments pour une valorisation nouvelle de la biodiversité par l'agriculture	45
3.3. Ségrégation spatiale ou intégration ?	48
3.4. Agriculture et biodiversité : des cadres conceptuels concurrents pour appréhender leur relation	50
3.5. Les déclinaisons de la relation agriculture-biodiversité dans l'espace	55
3.6. Conclusion	58
Références bibliographiques citées dans le chapitre liminaire	59

Chapitre 1. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité

1.1. Cadre et concepts	4
1.1.1. Utilisation des terres et agriculture	4
1.1.2. Les composantes de la biodiversité	5
1.1.3. Impacts de l'intensification : un cadre conceptuel	6
1.1.4. Les groupes d'espèces retenus pour l'expertise	11
1.1.5. La grille d'analyse de l'effet des impacts de l'agriculture sur la biodiversité	17
1.2. Effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle de la parcelle	18
1.2.1. Grandes cultures annuelles et pérennes	18
1.2.2. Prairies	61
1.2.3. Abandon et jachère	90
1.3. Impacts à l'échelle du paysage	100
1.3.1. L'agriculture comme facteur influençant le niveau de diversité des habitats	100
1.3.2. Rôle du niveau de diversité d'habitats lié à l'agriculture pour la biodiversité	101
1.3.3. Importance relative des pratiques agricoles, systèmes de production, et structuration du paysage	111
1.4. Indicateurs et biodiversité	116
1.4.1. Indicateurs : concepts et méthodologie	116
1.4.2. Indicateurs, environnement et agriculture	117
1.4.3. Indicateurs de biodiversité	119
1.4.4. Conclusion	126

1.5. Bilan du chapitre	127
1.5.1. Traitement des effets de l'agriculture sur la biodiversité dans la littérature scientifique	127
1.5.2. Les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle des parcelles	128
1.5.3. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité à l'échelle du paysage	134
1.5.4. Les indicateurs de biodiversité	137
1.5.5. Conclusions	137

Références bibliographiques citées dans le chapitre 1	140
--	------------

Chapitre 2. Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes

2.1. Introduction	4
2.1.1. Rappel des définitions et cadrage	4
2.1.2. Schéma conceptuel	4
2.1.3. Articulation entre services des écosystèmes, fonctions écologiques et groupes d'organismes	6
2.1.4. Quantification du fonds bibliographique utilisé	7
2.2. Effets de la diversité par service	12
2.2.1. Services intrants de l'agriculture	12
2.2.2. Services produits contribuant au revenu agricole direct	71
2.2.3. Services produits hors revenu agricole direct	118
2.2.4. Boucles de rétroaction	144
2.3. Synthèse par groupe d'organismes des services écologiques des agroécosystèmes	149
2.4. Mécanismes des services écologiques et implications pour la gestion des agroécosystèmes	155
2.4.1. Applicabilité des résultats issus d'études théoriques des effets de la biodiversité sur les fonctions écologiques	155
2.4.2. Mécanismes pertinents et conséquences pour la gestion des services via la biodiversité	165
2.4.3. Modifications des relations biodiversité – fonctions / services des écosystèmes par la gestion et autres effets anthropiques	195
2.4.4. Biodiversité et multi-fonctionnalité	213
2.5. Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes : Conclusions	217
2.5.1. Services intrants	217
2.5.2. Services de production contribuant au revenu agricole direct	218
2.5.3. Services produits hors revenu agricole direct	220
2.5.4. Synthèse : Dix conclusions marquantes de l'analyse par service	221
2.5.5. Synthèse et perspectives pour la gestion des services des agroécosystèmes au travers de la biodiversité	223
Annexes	232
Références bibliographiques citées dans le chapitre 2	267

Chapitre 3. L'insertion des objectifs de biodiversité dans les systèmes de production agricoles

3.1. Introduction	3
3.2. Les facteurs jouant sur l'adoption des pratiques favorables à la biodiversité	5
3.2.1. Les facteurs sociaux	5

3.2.2. Les facteurs techniques freinant l'insertion de pratiques favorables à la biodiversité dans les systèmes de production	11
3.2.3. Les dimensions juridiques et économiques de l'adoption de pratiques favorables à la biodiversité.....	47
3.3. L'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production agricole : un processus dynamique et collectif.....	63
3.3.1. Stratégies des agriculteurs vis-à-vis des mesures de politique publique.....	64
3.3.2. Les formes du débat public et les dynamiques collectives	67
3.3.3. L'insertion de la biodiversité dans le développement agricole : associer changement technique et dynamiques sociales	74
3.4. Conclusion générale	78
Annexe.....	81
Références bibliographiques citées dans le chapitre 3	86

Chapitre 4. Biodiversité, agriculture et politiques publiques

Introduction.....	3
4.1. Le "statut" juridique et économique de la biodiversité.....	5
4.1.1. La biodiversité et les sciences juridiques	5
4.1.2. La biodiversité et les sciences économiques	10
4.2. Le cadre d'action des politiques publiques.....	18
4.2.1. La Convention sur la Diversité Biologique.....	18
4.2.2. La Stratégie Européenne	19
4.2.3. La Stratégie Nationale pour la Biodiversité	20
4.3. Les instruments communautaires et français de préservation de la biodiversité dans le domaine agricole.....	21
4.3.1. Les Mesures Agro-environnementales (MAE)	21
4.3.2. Le dispositif Natura 2000.....	39
4.3.3. La conditionnalité des soutiens publics	42
4.3.4. La certification	46
4.4. L'augmentation de l'efficacité des instruments associés à l'action publique.....	53
4.4.1. La cohérence des politiques publiques	53
4.4.2. L'amélioration de la mesure de la biodiversité et de sa valeur	54
4.4.3. Une meilleure connaissance de la biodiversité dans sa relation à l'agriculture.....	61
4.4.4. Une meilleure régulation de la relation entre agriculteur et biodiversité	62
4.4.5. Des mesures d'accompagnement : des innovations.....	65
4.4.6. Des changements sociétaux	68
4.4.7. Synthèse conclusive.....	69
Annexe.....	71
Références bibliographiques citées dans le Chapitre 4.....	75

Chapitre liminaire

Agriculture et Biodiversité : comment appréhender leurs relations et organiser un bilan des connaissances ?

Coordinateurs :

Robert Barbault
Robert Lifran

Autres auteurs :

Isabelle Doussan
Michel Trommetter

Sommaire

Introduction.....	3
1. La biodiversité : définitions, enjeux et politiques publiques.....	4
1.1. La diversité biologique, un champ de concepts et d'enjeux entremêlés.....	4
1.2. Contexte et enjeux.....	7
1.2.1. Enjeux cognitifs	7
1.2.2. Enjeux juridiques	10
1.3. La diversité fonctionnelle et les services des écosystèmes	12
1.3.1. L'émergence du concept.....	12
1.3.2. Les fonctions et services des écosystèmes : bilan de l'approche écologique	13
1.4. Les fondements des politiques de conservation de la biodiversité	14
1.4.1. Les fondements juridiques de la valeur de la biodiversité	15
1.4.2. Les fondements économiques de l'évaluation de la biodiversité	18
1.5. A la recherche d'une métrique de biodiversité	20
1.5.1. Indices de biodiversité	20
1.5.2. La production de l'information sur la biodiversité.....	22
1.6. Synthèse et discussion.....	24
2. L'agriculture, de sa modernisation au XX^e siècle aux défis du XXI^e siècle.....	26
2.1. Agriculture et exploitation agricole : définitions et enjeux	26
2.2. La mise en place d'un modèle agronomique dominant.....	28
2.3. Le processus de modernisation agricole au XX ^e siècle	30
2.3.1. Le processus de modernisation de l'agriculture après la seconde guerre mondiale	30
2.3.2. Les grands traits des transformations de l'agriculture	33
2.3.3. Les résultats : des performances techniques aux résultats économiques.....	37
2.3.4. Comment prendre en compte des impacts de l'intensification agricole sur l'environnement.....	39
3. Agriculture et biodiversité : des synergies à développer	41
3.1. Un contexte nouveau marqué par l'incertitude.....	41
3.1.1. L'enjeu alimentaire, côté offre et côté demande.....	41
3.1.2. L'enjeu énergétique	41
3.1.3. L'enjeu environnemental : pollutions globales et locales	42
3.1.4. L'enjeu démographique et l'aménagement du territoire	43
3.1.5. L'enjeu sociétal : quels liens sociaux au-delà des relations marchandes ?	43
3.1.6. Quelles pondérations des enjeux ?	44
3.2. Arguments pour une valorisation nouvelle de la biodiversité par l'agriculture	45
3.2.1. La valeur productive de la diversité pour l'agriculture : une approche théorique	45
3.2.2. Deux exemples de la valeur de la diversité	46
3.3. Ségrégation spatiale ou intégration ?.....	48
3.4. Agriculture et biodiversité : des cadres conceptuels concurrents pour appréhender leur relation	50
3.4.1. L'après Rio : agrobiodiversité et multifonctionnalité	50
3.4.2. Les cadres proposés pour l'analyse de la relation Agriculture-Biodiversité	52
3.5. Les déclinaisons de la relation agriculture-biodiversité dans l'espace.....	55
3.5.1. Intensification, "land sparing" et ségrégation spatiale	55
3.5.2. Trames et réseaux	58
3.6. Conclusion.....	58
Références bibliographiques citées dans le chapitre liminaire	59

Introduction

Si l'on en juge par l'importance des résistances qu'a suscitées en France la Directive Habitat-Faune-Flore, ainsi que l'accent mis après la Conférence européenne sur le développement rural de Cork (1996) sur le rôle de l'agriculture dans la production de services environnementaux, la relation entre agriculture et biodiversité serait pour le moins ambiguë, voire conflictuelle.

Le problème a au moins deux dimensions : l'une porte sur l'impact réel de l'agriculture sur la dynamique de la biodiversité, l'autre sur la perception de ces impacts par les agriculteurs comme par les autres acteurs, scientifiques ou associations de naturalistes. La même analyse, en terme d'impacts et de représentations, peut être menée pour les politiques publiques, tant agricoles que de protection de la biodiversité. Dans ces deux dimensions, la question des représentations ou des modèles scientifiques qui fondent, d'une part, les modèles de développement de l'agriculture et, d'autre part, ceux de la protection de la biodiversité, est au cœur des débats.

L'objectif de ce chapitre introductif est double. Il vise d'abord à donner des repères pour comprendre la progression des idées et des débats dans un domaine où les concepts et les enjeux économiques et sociaux sont si étroitement imbriqués. Il vise ensuite à identifier les points cruciaux à prendre en compte pour exploiter les synergies possibles entre biodiversité et agriculture dans le sens du développement durable.

Il comporte trois grandes parties.

Dans la première, nous retraçons l'émergence du concept de biodiversité, nous rapportons les débats en cours à son sujet et examinons les enjeux et les politiques publiques de conservation.

Dans une deuxième partie, nous revisitons le champ de l'agronomie et de l'agriculture, en tentant de relier le processus de modernisation agricole du XX^e siècle à celui de l'histoire des idées en agronomie et en économie. Nous examinons les traits essentiels du processus de modernisation agricole, et réunissons les éléments pour en mesurer l'impact sur la biodiversité.

Dans une troisième partie, nous présentons les fondements possibles d'une agriculture diversifiée techniquement et socialement, utilisant la biodiversité comme une ressource, et contribuant ainsi à sa conservation. La réalisation et le développement d'un tel modèle se heurtent à de nombreuses difficultés, liées en grande partie aux histoires et aux fondements intellectuels et sociaux différents du monde agricole et du monde de la conservation de la biodiversité. Enfin, nous passons en revue les nouveaux enjeux de l'agriculture européenne au XXI^e siècle, et posons la question de la pondération de ces enjeux, et de l'impératif de coordination que leur multiplicité pose aux politiques publiques.

1. La biodiversité : définitions, enjeux et politiques publiques

1.1. La diversité biologique, un champ de concepts et d'enjeux entremêlés

Que le monde vivant soit caractérisé par une prodigieuse diversité n'est pas un fait nouveau. D'Aristote et Théophraste quatre siècles avant J.C. à l'épanouissement de la systématique, de la paléontologie, de la biogéographie, de l'écologie ou de la génétique, on n'a cessé de décrire et de s'intéresser à la diversité du vivant. De sorte que beaucoup de biologistes considèrent que parler de biodiversité équivaut à parler de diversité biologique. C'est d'ailleurs cette dernière expression qui est utilisée pour la Convention signée à Rio en 1992 dans le cadre du sommet planétaire sur l'environnement et le développement. La définition qui y est donnée (article 2) est un simple constat de la variabilité du vivant et de ses principales dimensions :

"Diversité biologique : variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie : cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes."

Banale en apparence – et un peu lourde –, cette définition ne part pas des gènes ou des espèces comme le feraient des biologistes orthodoxes, mais privilégie l'entrée "écosystème" (Encadré 1-1), ce qui, vu le contexte – un événement politique planétaire sur l'environnement et le développement – est pertinent. Et nouveau.

Encadré 1-1. De H.T. Odum à C.SC Holling : une brève histoire du concept d'écosystème

L'écosystème n'est pas un objet du monde biophysique, mais un objet de pensée, qui, en tant que tel, appartient au monde des représentations. Ce concept holiste est issu de l'influence des concepts de la cybernétique et de l'automatique, nées au cours de la 2^{de} Guerre Mondiale et popularisées dans les années 1960 par L. Von Bertalanffy. En fait, l'idée d'interdépendance généralisée était très familière des philosophes grecs ; mais elle fut largement éclipsée par l'influence du cartésianisme. Son renouveau est lié aux développements de l'automatique et à l'analyse des mécanismes de rétro-action en biologie (modèles proie-prédateur de Lotka-Volterra, régulation de la glycémie...). En écologie, c'est A.G. Tansley (1935), puis R.E. Lindeman (1942) et H.T. Odum (1953) qui, les premiers, reconnaissent le niveau du "système entier", intégrant les espèces, les populations et les habitats et leurs interactions comme unités de base de la Nature du Terre.

"L'écosystème est la plus grande unité fonctionnelle en écologie, puisqu'il inclut à la fois les organismes (communautés biotiques) et l'environnement abiotique, chacun influençant les propriétés de l'autre, et les deux sont nécessaires au maintien de la vie telle qu'elle existe sur la Terre. Le Lac est un exemple d'écosystème" (Odum, 1953).

Au départ, l'approche était centrée sur les flux d'énergie et de matière, Odum souhaitant donner à l'écologie des bases scientifiques solides, analogues à celles de la physique. A partir des années 1980, on admet que les écosystèmes sont ouverts et contingents, et qu'ils sont caractérisés par des processus fonctionnels avec des flux d'énergie, de matière et aussi d'organismes. On découvre que les écosystèmes sont dynamiques et ont de multiples états d'équilibre.

Jusqu'à la création du programme MAB (Man and Biosphere) à l'UNESCO, en 1971, l'Homme était curieusement exclu de l'approche. La dernière décennie du 20^e siècle va combler cette lacune, en combinant les approches de la résilience des écosystèmes avec celles des processus d'interactions humaines à propos de leur gestion. C'est la métaphore de la gestion adaptative des écosystèmes (Holling & Gunderson, 2001).

La création du néologisme "*biodiversity*" s'inscrit dans l'esprit de cette rupture et y a contribué. David Takacs, dans son remarquable ouvrage *The idea of biodiversity. Philosophies of Paradise* paru en 1996, étaye brillamment, avec toute la rigueur et la subtilité souhaitables, une analyse exhaustive critique et distanciée des courants de pensée qui ont forgé le mot et le concept de biodiversité (Takacs, 1996). Il s'agit d'une invention d'écologues, de naturalistes et de biologistes de la conservation américains – certes largement reprise ensuite par le monde entier via la Convention sur la diversité

biologique. Il est bon de rappeler l'histoire et le contexte de cette "invention" - ce que fait Takacs, avec références, citations et interviews à l'appui. Quelques éléments clés en sont repris dans l'Encadré 1-2. Ils justifient le jugement de David Takacs en ouverture de son livre de 1996 (p.1) :

"Conservation biologists have generated and disseminated the term biodiversity specifically to change the terrain of your mental map, reasoning that if you were to conceive of nature differently, you would view and value it differently. As a result of a determined and vigorous campaign by a cadre of ecologists and biologists over the past decade, biodiversity has become a focal point for the environmental movement... The term biodiversity is a tool for a zealous defence of a particular social construction of nature that recognizes, analyses, and rues this furious destruction of life on Earth. When they deploy the term, biologists aim to change science, conservation, cultural habits, human values, our ideas about nature, and, ultimately, nature itself."

Encadré 1-2. L'opération "biodiversité"

- Dans les décennies 1970 et 1980, des écologues développent une argumentation mettant en avant les valeurs économiques et écologiques de la diversité biologique (Myers, 1979, *The sinking ark: a new look at the problem of disappearing species* ; Ehrlich & Ehrlich, 1981, *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species* ; Ehrlich & Ehrlich, 1991, *Healing the Planet: strategies for resolving the environmental crisis...*).

"Myers and the Ehrlichs extend the reach of science further into the realms of politics, economics, ethics, and religion. They borrowed from other teachers how to put biology into service for conservation ; they, in turn, would become teachers for others" (Takacs, 1996).

- Dans les années 80 prend forme une nouvelle discipline, qui se baptise "*Conservation biology*" (Michel Soulé, 1986, *Conservation Biology : the science of scarcity and diversity*). En 1985, est créée la Société pour la biologie de la conservation, qui réunit les spécialistes de cette nouvelle science et lance un nouveau journal spécialisé, *Conservation Biology*.

"Conservation biologists describe their discipline as 'mission-oriented'. Their mission is not merely to document the deterioration of Earth's diversity but to develop and promote the tools that would reverse that deterioration" (Takacs, 1996).

- A l'occasion du *National Forum on Biodiversity* sponsorisé par la *Smithsonian Institution* et la *National Academy of Sciences*, Walter G. Rosen lance le néologisme que Edward Wilson finit par reprendre et "mondialiser" dès 1988, donc avant Rio (Wilson, 1988, *Biodiversity*) mais surtout après 1992 (Wilson, 1992, *The diversity of life*). Takacs cite Wilson pour mieux souligner l'effet dudit Forum :

"In 1986, there wasn't any word or simple phrase that could capture the broadened sweep of concerns represented at the Forum, and which were soon thereafter to coalesce into a new direction in the international conservation movement, and even as a discipline. So that biodiversity studies, or biodiversity issues, however you want to phrase it, so that the forum came to be not just about the biology of the origination of diversity and extinction, but also all of the other concerns, through ecology, population biology, and in the most novel development, economics, sociology, and even the humanities. So in one stroke, the biology and the focus of biodiversity were recognized as a concern of a large array of disciplines" (Wilson, in Takacs, 1996, p. 39).

Quoi qu'il en soit de la profondeur et de la pertinence du jugement de David Takacs, qui s'appuie sur une analyse scientifique rigoureuse, il reste que beaucoup d'utilisateurs du vocable "biodiversité" en font, de bonne foi, un simple synonyme de "diversité biologique". Une diversité qui tantôt englobe explicitement la totalité de ses composantes (génétique, spécifique, fonctionnelle et écologique), tantôt se restreint à la seule richesse spécifique (voir Encadré 1-3). Cependant, une majorité d'auteurs, mettant en relief le contexte international, politique, social et économique dans lequel le concept s'est formalisé, s'accordent pour lui donner un sens plus large que le constat banal d'un vivant diversifié.

C'est ce que résume Robert Barbault (2002) dans le texte suivant. "La diversité du vivant est un fait. J'aimerais que l'on réserve l'emploi du néologisme biodiversité – qui certes dit la même chose au premier degré – au concept qui s'est dessiné dans les coulisses de Rio de Janeiro et qui donne corps à la Convention sur la diversité biologique. Parler de diversité du vivant dans ce cadre, c'est dire autre chose que ce qu'entend habituellement le systématicien, le généticien ou l'écologue dans son univers

Encadré 1-3. Quelques définitions de la biodiversité

- Une sélection de réponses données à D. Takacs par d'éminents spécialistes de la biologie de la conservation : Paul Ehrlich : "To me, biodiversity is the living resources of the planet".

Daniel Janzen : "The whole package of genes, populations, species, and the cluster of interactions that they manifest".

Thomas Lovejoy : "The term is really supposed to mean diversity at all levels of organization. But the way it's often used is basically relating to species diversity used to mean just the number of species and their relative abundance and various measures of it".

Peter Raven : "The sum total of plants, animals, fungi, and microorganisms in the world including their genetic diversity and the way in which they fit together into communities and ecosystems".

Edward Wilson : "Biodiversity is the variety of life across all levels of organization from genic diversity within populations, to species, which have to be regarded as the pivotal unit of classification, to ecosystems. Each of these levels can be treated, and are treated, independently, or together, to give a total picture. And each can be treated locally or globally".

- Quelques définitions ou interprétations de sources françaises :

Robert Barbault (1994) : "Ainsi, la diversité biologique apparaît comme quelque chose d'omniprésent, de consubstantiel à la vie, mais aussi comme quelque chose de complexe, de dynamique. Elle s'enracine dans les systèmes moléculaires qui contrôlent l'activité et la multiplication des cellules et, par là, les performances des organismes – notamment leur reproduction. A l'échelle des populations, au sein des espèces, elle se déploie dans la variabilité interindividuelle, qui garantit les capacités d'adaptation et d'évolution des espèces. Ainsi se prolonge-t-elle naturellement, fruit d'une longue histoire évolutive, dans la profusion des espèces, pour s'exprimer enfin dans la structuration et la dynamique des systèmes écologiques complexes qui constituent la biosphère" (Barbault, 1994).

Jacques Blondel (2005) : "Le concept de biodiversité, avec tous les enjeux et défis qu'il véhicule sur les plans scientifique, sociologique, économique et politique, est directement lié à la crise de l'environnement. Cette crise, dont l'ampleur apparaît chaque jour plus sérieuse et menaçante pour l'avenir des sociétés, s'est peu à peu cristallisée dans le monde scientifique et politique ainsi qu'auprès du grand public au point de devenir aujourd'hui un problème majeur de société. Longtemps confinée dans la seule sphère des sciences de la nature, la biodiversité pénètre le champ des sciences de l'homme et de la société lors de la Convention sur la diversité biologique (CDB) de la Conférence de Rio (1992) sur l'environnement et le développement, ce qui étendit considérablement son sens et explique qu'on lui ait donné plus d'une centaine de définitions" ("Biodiversité et sciences de la nature", in Marty et al., 2005).

Michel Chauvet et Louis Olivier (1993) : "Biodiversité est un synonyme de diversité biologique. Sous cette notion très globale, on entend la diversité que présente le monde vivant à tous les niveaux : la diversité écologique ou diversité des écosystèmes ; la diversité spécifique ou diversité interspécifique ; la diversité génétique ou diversité interspécifique" (Chauvet & Olivier, 1993).

Christian Lévêque et Jean-Claude Mounolou (2001) : "De fait, la biodiversité est un problème d'environnement qui a émergé au début des années 1980, et culminé lors de la conférence sur le développement durable qui s'est tenue à Rio en 1992. En cette fin de XX^e siècle, les hommes prenaient conscience de leur impact sans précédent sur les milieux naturels, et des menaces d'épuisement des ressources biologiques. Mais, simultanément, on mesurait que la diversité biologique était une ressource indispensable, pour les industries agroalimentaires et pharmaceutiques en particulier. Se posaient donc des questions d'éthique en matière de conservation de la diversité biologique ou de prises de brevets sur le vivant. La biodiversité est ainsi devenue le cadre de réflexion et de discussion dans lequel on a revisité l'ensemble des questions posées par les relations que l'homme entretient avec les autres espèces et les milieux naturels" (Lévêque & Mounolou, 2001).

- Le point de vue de la Stratégie Nationale pour la Biodiversité :

"La biodiversité est une dimension essentielle du vivant. Elle s'exprime par la diversité génétique, la diversité des espèces et la diversité des écosystèmes. Elle est porteuse du potentiel évolutif qui garantit la capacité d'adaptation des espèces et des écosystèmes face, notamment, au changement global. La biodiversité est un enjeu vital pour les sociétés humaines par les biens et services qu'elle procure. Les utilisations qui en sont faites ont marqué les paysages et l'ont façonné en retour. Elle est, de fait, investie de valeurs symboliques, culturelles, identitaires. L'homme doit préserver la diversité du vivant pour des raisons d'ordre éthique, culturel, biologique, écologique, mais aussi économique" (MEDD, 2004).

de spécialiste. C'est à la fois cela et davantage. Et c'est donc différent. Par le concept de biodiversité, on introduit deux ruptures épistémologiques par rapport au constat bien connu de la diversité du vivant. La première nous maintient dans le champ des sciences de la nature et attire notre attention sur les interdépendances qui existent entre les trois composantes majeures de la diversité du vivant, classiquement abordées séparément par des spécialistes portés à s'ignorer – je veux parler d'une part de la variabilité génétique, de la diversité des espèces et de la diversité fonctionnelle ou écologique, et d'autre part des généticiens, des systématiciens ou des écologues. Bref, c'est l'idée même de diversité qui prend de l'importance. La seconde rupture épistémologique, et à mes yeux la plus significative, nous fait sortir du seul champ des sciences de la nature : le concept de biodiversité n'appartient pas aux seuls biologistes. Il inscrit la diversité du vivant au creux des enjeux, préoccupations et conflits d'intérêts qui se sont fait jour à Rio et qui expliquent qu'une convention internationale, ratifiée par 182 pays et l'Union européenne, s'impose aujourd'hui aux gouvernements du monde entier (même à ceux qui ont refusé de signer, comme les Etats-Unis) pour organiser le développement des connaissances, la protection et l'utilisation durable de la diversité du vivant, ainsi qu'un juste portage des bénéfices qui en découlent. On est bien, là, dans un univers conceptuel différent de celui des biologistes intéressés par la diversité du vivant – son état, ses mécanismes et son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes" (Barbault, 2002).

Pour résumer, depuis Linné, l'histoire scientifique du concept de diversité biologique a connu quatre grandes périodes délimitées par des ruptures ou sauts épistémologiques symbolisés successivement par :

- l'émergence de la théorie évolutionniste, de Darwin et l'*Origine des espèces* (1859) jusqu'à Mendel ;
- l'émergence de la biologie de la Conservation (décennie 1980), le Sommet planétaire de Rio et la ratification de la Convention sur la Diversité Biologique (1992) ;
- l'émergence du concept de service écologique, de diversité fonctionnelle et le *Millennium Ecosystem Assessment* (2000).

La première phase est dominée par l'inventaire du vivant et sa classification ; la seconde par le développement de l'écologie, les débats sur l'origine, la géographie et l'écologie de la diversité spécifique et la controverse diversité/stabilité ; la troisième par les préoccupations antagonistes de sauvegarde de la biodiversité et d'utilisation durable des ressources qu'elle apporte ; la quatrième, qui conserve et intègre les approches précédentes, met au cœur de ses réflexions les aspects fonctionnels en appréhendant ouvertement les relations entre sociétés humaines et systèmes écologiques.

1.2. Contexte et enjeux

1.2.1. Enjeux cognitifs

Depuis le sommet planétaire de Rio de Janeiro (1992), la biodiversité est devenue un objectif politique : la Convention sur la diversité biologique, ratifiée par quelque 182 pays et l'Union Européenne, engage les Etats. Mais ce terrain est balisé par de nombreux autres engagements internationaux. En Europe, on peut citer la directive Oiseaux, la directive Habitats, le réseau Natura 2000, la Directive cadre sur l'eau. Ce contexte a conduit de nombreux pays à se doter de stratégies nationales sur la biodiversité et le développement durable, et c'est le cas de la France.

Cette mobilisation planétaire, que d'aucuns jugent bien molle (Pearce & Moran, 1995), traduit la montée en puissance des inquiétudes relatives à ce qui s'apparente à une crise d'extinction en masse des espèces ainsi qu'à l'érosion de la diversité génétique des espèces domestiques – les uns parce qu'ils se préoccupent de la nature, d'autres parce qu'ils souhaitent en tirer des bénéfices ou bienfaits durables et d'autres encore parce qu'ils établissent un lien entre biodiversité et bien-être humain. C'est ce dernier courant, qui tend ou vise à rapprocher voire réconcilier les deux premiers, qui s'est incarné récemment dans le *Millennium Ecosystem Assessment* (MEA).

De fait, si le champ marqué par le vocable "biodiversité" a d'abord paru privilégier les grands écosystèmes naturels et la nature "cathédrale", sous l'effet d'une médiatisation mais aussi d'une mobilisation réussie notamment de grandes ONG telles que l'UICN, le WWF ou *Conservation International*, l'intérêt pour les ressources génétiques et les problèmes d'alimentation et de développement, présent dès l'origine, s'est développé parallèlement puis de façon croisée à mesure que se succédaient les réunions internationales. Le fil conducteur et la raison d'être de toute cette dynamique sont l'exigence de s'inscrire dans une perspective de développement durable.

Les rapports de l'homme avec la biosphère ont radicalement changé au cours des trois derniers siècles écoulés. Au point que Crutzen et Stoermer (2000) ont proposé d'appeler *Anthropocène* cette nouvelle époque géologique marquée par l'impact soutenu et, à bien des égards, dominant des sociétés humaines sur l'écologie et la géologie de "notre" planète. Cette proposition, qui paraît judicieuse, repose sur toute une série de constats convergents : l'expansion de l'humanité, à la fois en effectifs et en exploitation par tête des ressources de la planète, a été stupéfiante (en trois siècles, la population a été multipliée par dix, comme l'urbanisation au cours du seul dernier siècle) ; en quelques siècles, les hommes auront virtuellement épuisé les réserves de combustibles fossiles constituées par la biosphère au long de plusieurs centaines de millions d'années ; l'utilisation de l'énergie a été multipliée par 16 au cours du XX^e siècle, ce qui a engendré la libération dans l'atmosphère de 160 millions de tonnes par an de dioxyde de soufre, soit plus du double des émissions naturelles de SO₂ ; environ 40% des terres ont été transformés ou affectés par les activités humaines ; l'épandage d'engrais azotés a plus que doublé la fixation naturelle d'azote par les écosystèmes terrestres de la planète ; plus de la moitié des ressources en eau douce accessibles sont utilisées par l'homme ; les concentrations de plusieurs gaz à effet de serre ont été significativement accrues dans l'atmosphère (de plus de 30% pour le CO₂, de quelque 150% pour le méthane).

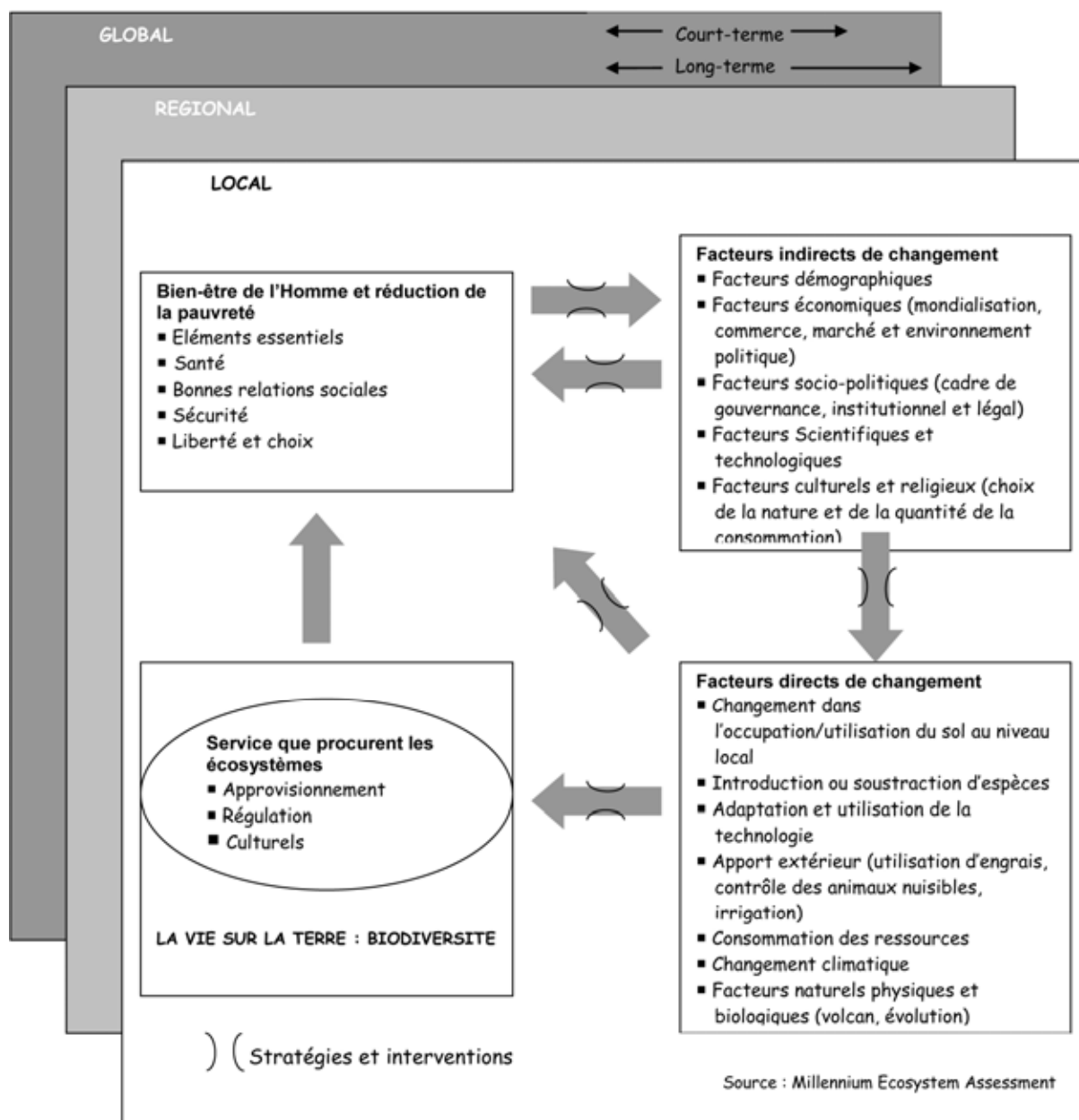
Cette prise de conscience et ce cri d'alarme lancé par la communauté scientifique sont quelque peu antérieurs (Vitousek et al., 1986) avec notamment la publication en 1997 d'un numéro spécial de *Science* intitulé "Human Domination of Earth's Ecosystems" (Vitousek et al., 1997).

La Société américaine d'écologie engage dès 1991 les écologues à élargir et renouveler leurs approches dans l'esprit de ce que Jane Lubchenco et al. (1991) appellent "*The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda*". Sept ans plus tard, Jane Lubchenco revient sur cette nécessaire révolution dans un article qui paraît dans la revue *Science* (Lubchenco, 1998, "*Entering the century of the environment : an ecological research agenda*") : "Alors que l'on commence à réaliser la façon intime avec laquelle l'humanité dépend des systèmes écologiques de la planète, il devient de plus en plus évident que de nombreuses questions que nous avons considérées jusque là comme indépendantes de l'environnement sont intimement connectées avec lui. La santé humaine, l'économie, la justice sociale et la sécurité nationale ont toutes d'importants aspects environnementaux dont l'ampleur est habituellement négligée".

Voilà la source de ce qui s'incarna en 2000, avec la bénédiction de l'ONU et le soutien financier du PNUE, sous les traits du *Millennium Ecosystem Assessment* dont les rapports de synthèse parurent en 2005 (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

L'originalité du MEA réside à la fois dans son approche résolument multidisciplinaire et à plusieurs échelles, et dans sa volonté de croiser les questions écologiques et les questions sociales et économiques. C'est une rupture épistémologique majeure : on s'interroge simultanément sur les services que rendent les écosystèmes, sur les facteurs directs (occupation et usage des sols, réchauffement climatique, consommation des ressources...) et indirects (démographie, marché mondial, novations technologiques...) de changement et sur les composantes du "bien-être humain". Au-delà de la connaissance des "boîtes" que représentent ces quatre ensembles, c'est sur les interactions entre elles que l'accent est mis. C'est donc une vraie démarche intégrée qui est proposée, étayée par un cadre théorique cohérent, et organisée autour de cette approche écosystémique déjà préconisée par la CDB comme par la Stratégie mondiale sur la biodiversité (1992)... ou le Programme Man and Biosphere de l'UNESCO (Figure 1).

Figure 1. Toile de fond conceptuelle du Millenium Ecosystem Assessment posant le concept de "Service écologique"



Le MEA souligne notamment, dans son rapport de 2005, que pour faire face aux besoins accrus de nourriture d'une population humaine aujourd'hui de 6,3 milliards d'âmes mais appelée à franchir le cap des 9 milliards en 2050, il faudra à la fois poursuivre l'intensification de l'agriculture et lui "donner" de nouvelles terres – accroissant de ce double fait les pressions sur la biodiversité et les écosystèmes naturels. Il insiste sur le déclin accéléré que subit la biodiversité, particulièrement dans les paysages dominés par les activités humaines (Encadré 1-4). Etant donnés la croissance attendue de la population humaine, l'extension du marché mondial, les perspectives de changements climatiques et le défi de réduire la pauvreté (Nations Unies, 2006) il est permis de penser qu'une meilleure conservation et gestion de la biodiversité devrait aider à répondre aux besoins actuels et futurs d'une gestion des ressources et d'une agriculture durables.

Encadré 1-4. Une biodiversité menacée

(d'après MEA, 2005)

"Les hommes ont fortement, et dans une certaine mesure irréversiblement, changé la diversité de la vie sur Terre, et la plupart de ces changements se traduisent par une perte de biodiversité.

- Plus des deux tiers de la surface de 2 des 14 biomes terrestres mondiaux et plus de la moitié de celle de 4 autres biomes ont été "convertis", principalement pour l'agriculture.
- Pour une vaste gamme de groupes taxinomiques, soit l'effectif des populations, soit leur aire géographique, soit les deux sont en déclin chez une majorité d'espèces.
- La distribution des espèces sur la planète tend à s'homogénéiser de plus en plus ; en d'autres termes, le jeu d'espèces d'une région donnée du monde tend à se rapprocher de celui d'autres régions principalement du fait des introductions d'espèces, à la fois intentionnellement et accidentellement en relation avec l'accroissement des voyages et des échanges maritimes.
- Le nombre des espèces de la planète est en déclin. Sur les quelques centaines d'années écoulées, les hommes ont multiplié par 1000 (*certitude moyenne*) le taux d'extinction moyen normal. Quelque 10 à 30% des espèces de mammifères, d'oiseaux et d'amphibiens sont actuellement menacés d'extinction (*certitude de moyenne à forte*). Les écosystèmes d'eau douce tendent à avoir la proportion la plus élevée d'espèces menacées d'extinction.
- La diversité génétique a globalement décliné, particulièrement au sein des espèces cultivées."

Millennium Ecosystem Assessment, 2005, *Ecosystems and Human Well-Being. Synthesis*. (p. 4).

Ainsi, au-delà de la diversité des espèces et de leur variabilité génétique, l'accent est mis : (1) sur l'espèce – et la concurrence pour l'espace entre l'espèce humaine et les autres, rassemblées sous la bannière de biodiversité ; (2) sur l'étroite intrication entre l'homme et la nature (pardon : les écosystèmes, la biodiversité !).

Voilà un terrain commun idéal pour débattre des relations entre biodiversité et agriculture. Et le cadre posé est bien celui des paysages, des territoires, les échelles allant de la région ou du bassin versant à la planète.

Par rapport à la panoplie des diversités biologiques, cela nous oriente sur les aspects fonctionnels, ceux qui relient les espèces aux grandes fonctions physiologiques ou écologiques qui "animent" les écosystèmes et fondent ces fameux services écologiques que le MEA a mis au coeur des priorités futures et qui, mieux que le concept de biodiversité, peuvent rapprocher (et opposer !) écologues, économistes, anthropologues et autres agronomes.

1.2.2. Enjeux juridiques

Si la biodiversité¹ n'était pas complètement absente des textes juridiques, avant 1992, la Convention sur la diversité biologique est le premier texte de droit international² spécifique à cet objet. Toutefois, la reconnaissance juridique de la biodiversité n'a pas donné lieu à la création d'un statut juridique spécifique. La légitimité de la protection de la biodiversité reste donc subordonnée à d'autres priorités, comme par exemple la propriété privée ou la liberté du commerce.

Actuellement, la nécessité de protéger la biodiversité est reconnue par les textes juridiques, internationaux et nationaux, mais sans que soit mis en place un statut particulier permettant d'identifier les catégories juridiques fondamentales à partir desquelles pourraient ensuite être fondées les réglementations opérationnelles. La **Convention sur la diversité biologique de 1992** (CDB) est le premier texte de droit international à vocation universelle à reconnaître la nécessité de protéger la

¹ Compte tenu du choix sémantique opéré plus haut, le terme "biodiversité" est utilisé de préférence à "diversité biologique".

² Seul le droit international sera traité dans ces développements. Ce choix est justifié par le fait que, d'une part, le niveau décisionnel pertinent en matière de biodiversité est, par nature, supranational et, d'autre part, les principaux débats relatifs, notamment, au statut juridique de la biodiversité, se situent dans ce même cadre. Les droits français et européen de la biodiversité seront plus spécifiquement traités dans le Chapitre 4.

biodiversité, sans que pour autant, il ait donné lieu à l'instauration d'un statut juridique particulier, coordonné avec les autres parties du droit. De manière significative, le texte ne retient pas le concept de "patrimoine commun de l'humanité", pour réduire la diversité biologique à une "préoccupation commune de l'humanité". Mais surtout, il apparaît très marqué par des finalités antagonistes : la nécessité de protéger la biodiversité d'une part et les enjeux économiques liés à son exploitation d'autre part. En effet, la valeur commerciale et industrielle de la diversité génétique a faussé les termes du débat sur l'instauration d'un statut juridique protecteur de la biodiversité. Si la valeur économique de la diversité génétique a donné un souffle nouveau à la protection de la biodiversité, elle l'a orientée vers des techniques d'appropriation privative plutôt que vers des outils de gestion commune. La CDB confirme les droits de propriété intellectuelle sur le vivant, ainsi que la souveraineté étatique et la qualification de diversité génétique comme ressource nationale. En d'autres termes, la protection de la biodiversité devra s'accommoder des catégories juridiques classiques qu'elle n'est pas parvenue à remettre en cause.

Le **droit de la propriété intellectuelle sur les ressources phytogénétiques** offre un bon exemple des difficultés résultant de l'absence de statut juridique de la biodiversité propre à rendre compte de sa spécificité en tant que "bien commun". En effet, la question des droits issus de l'exploitation des ressources génétiques du vivant pose la question de l'accès à la ressource, de son usage et du partage des bénéfices qui en résultent. La "matière biologique" - au sens de la directive 98/44 relative à la protection juridique des inventions biotechnologiques et de l'article L611-19 du code de la propriété intellectuelle français - en étant brevetable, est un objet de droits, donnant lieu à un marché, à l'intérieur duquel il est extrêmement difficile de faire valoir l'intérêt public attaché à la protection de la biodiversité. A cet égard, et même si les ressources génétiques ne relèvent pas directement du champ de la présente expertise, il convient de signaler qu'elle a donné lieu à l'élaboration d'un régime dérogatoire à la CDB, institué par le Traité international sur les ressources phytogénétiques pour l'alimentation et l'agriculture de 2002, ratifié par la France. Ce texte concerne les **ressources considérées comme vitales** du point de vue agricole et alimentaire et qui suscitent une forte dépendance des pays les uns par rapport aux autres.

Compte tenu de l'incapacité de la CDB à protéger ces ressources, un régime dérogatoire a été institué. Notons d'ailleurs que sa mise en œuvre ne va pas sans susciter quelques réserves : d'une part le principe du partage des avantages perd de sa force dans les dispositions concrètes d'application et d'autre part, comme le souligne le rapport de l'OPECSST sur la biodiversité (2007), "la France n'a toujours pas décidé quel organisme devrait piloter la mise en œuvre de la CDB et le traité de la FAO sur les ressources phytogénétiques".

La CBD ne prévoit donc pas un statut et partant un régime de protection juridique spécifique à la biodiversité. Sa protection effective relève alors de la mise en œuvre des droits régionaux, comme celui de l'UE, ou nationaux et elle est donc susceptible d'entrer en conflit avec d'autres accords internationaux, notamment ceux relatifs au commerce international, dans le cadre de l'OMC. Ainsi, si le droit établi dans ce cadre reconnaît la légitimité des règles protectrices de l'environnement et partant de la biodiversité, celles-ci sont mises en balance, en cas de conflit, avec les principes de la liberté de la concurrence et des échanges.

Au final, la CDB réaffirme d'une part, les droits de propriété intellectuelle sur le vivant³ et, d'autre part, la souveraineté étatique et la qualification de diversité génétique comme ressource nationale. La notion de patrimoine commun de l'humanité n'est pas retenue et la diversité biologique est réduite à être une "préoccupation commune de l'humanité". Le mouvement n'est pas limité à la CBD puisque en remplacement de l'engagement de la FAO de 1983, le traité international de 2001 sur les ressources phytogénétiques pour l'alimentation et l'agriculture abandonne aussi la qualification de patrimoine commun de l'humanité.

³ Art. 16-2 : "lorsque les technologies font l'objet de brevets et autres droits de propriété intellectuelle, l'accès et le transfert sont assurés selon des modalités qui reconnaissent les droits de propriété intellectuelle et sont compatibles avec leur protection adéquate et effective".

Encadré 1-5. La biodiversité, patrimoine commun de l'Humanité ?

Le concept apparaît pour la première fois en 1967 dans une résolution des Nations Unies, à propos des nodules poly-métalliques des grands fonds marins. L'idée est reprise dans la Convention de l'UNESCO sur le patrimoine mondial culturel et naturel de 1972. L'engagement international, non contraignant, sur les ressources phytogénétiques, en 1983, est basé sur le principe que de telles ressources doivent rester accessibles à tous car elles appartiennent à un héritage commun. La Charte de la nature, texte non contraignant de 1982, procède également de la même approche. Egalement, les conséquences en termes de devoirs de préservation à la charge des Etats figurent dans la Convention sur le droit de la mer de 1982. Dans le même ordre d'idée, le droit communautaire à la fin des années 70 dispose que les espèces d'oiseaux migrateurs font partie du patrimoine commun de la Communauté européenne. Enfin, le concept figure aussi dans de très nombreux textes de droit interne, par ex., l'article L110-1 C. Env. français, repris plus tard par la loi constitutionnelle française du 1^{er} mars 2005 : "l'environnement est le patrimoine commun des êtres humains".

C'est parce que les catégories de *res nullius* et de *res communis* n'apparaissent pas adaptées à une protection des ressources naturelles que les auteurs et les textes relatifs à la protection des espèces et de leurs habitats consacrent progressivement l'idée que certains éléments du patrimoine naturel doivent être conservés par les Etats pour le bien de l'humanité.

Se construit ainsi le concept de patrimoine commun de l'humanité. Au sens commun du terme, un patrimoine comprend deux éléments essentiels : i) des biens au sens de "choses de valeur" et ii) la transmission de ces biens. Le concept de patrimoine commun naît du besoin de dépasser les deux types principaux de catégories juridiques : les objets et les sujets de droits. La spécificité des ressources naturelles, et notamment de la biodiversité, est de ne pouvoir être réduites à un objet comme un autre, tout en étant différentes d'un être humain ou d'une communauté, seuls sujets de droits. A cet égard, le concept de patrimoine commun de l'humanité emprunte à la théorie classique du patrimoine, au sens civiliste du terme, dégagée à la fin du XIX^e siècle par deux juristes français, Aubry et Rau.

Reconnaître le statut de patrimoine commun de l'humanité à la biodiversité implique des conséquences pratiques importantes, notamment en terme de gestion. Celle-ci doit permettre d'assurer les besoins des générations présentes, mais également futures. Mais surtout, l'affectation d'un patrimoine à l'humanité oblige à une gestion commune, qui met à mal les souverainetés nationales. Autrement dit, la mise en œuvre concrète d'un tel statut est de nature à bouleverser sensiblement les fondements de l'organisation politique, juridique et économique du monde.

Il n'est dès lors pas étonnant de constater que la notion de patrimoine commun de l'humanité n'a pas accédé au rang de catégorie juridique. Les effets juridiques de la référence au concept de patrimoine commun de l'humanité sont restés très limités, dans l'ordre international, mais aussi dans les droits nationaux. Au mieux, son utilisation sert de fondement à l'instauration d'obligations de préservation à la charge des Etats. En revanche, il ne s'accompagne pas de la création d'un régime juridique spécifique et universel.

1.3. La diversité fonctionnelle et les services des écosystèmes

1.3.1. L'émergence du concept

Les agronomes savent depuis longtemps que les prairies composées de mélanges de graminées et de légumineuses sont en général plus productives que celles composées d'un seul type d'espèce (voir par exemple la revue de Trenbath, 1976). Les légumineuses ont la propriété particulière de fixer l'azote atmosphérique *via* une association avec une bactérie localisée dans leurs racines, alors que les graminées n'ont pas cette particularité. Ces deux groupes d'espèces présentent donc des différences importantes dans leur physiologie, qui sont à la base de leur regroupement en groupes fonctionnels distincts : les espèces fixatrices et non fixatrices de l'azote atmosphérique. D'autres différences majeures entre groupes d'espèces peuvent également servir de base à des regroupements correspondant à des types de fonctionnement : par exemple, les différences entre types photosynthétiques chez les végétaux (plantes en C₃, C₄ ou CAM), ou entre les zones de sol exploitées par les vers de terre (épigés, endogés, etc.). La diversité fonctionnelle est une notion qui vise à représenter l'étendue de ces différences fonctionnelles entre les espèces d'une communauté. Elle est

définie à partir de la valeur, de la gamme de variation et de l'abondance relative des "traits fonctionnels" dans cette communauté (Díaz et al., 2007 ; voir Chapitres 1 et 2).

Les études portant sur la diversité fonctionnelle ont connu un essor rapide depuis le milieu des années 1990 (l'expression apparaît dans le titre, les mots-clés ou le résumé de 238 articles publiés sur la période 2003-2005 ; Petchey & Gaston, 2006), selon trois lignes principales :

- Détermination du rôle des différentes composantes de la diversité dans le fonctionnement des écosystèmes. Après une période initiale où l'accent a été mis sur la richesse spécifique (Tilman & Knops, 1996; Garnier et al., 1997; Hector et al., 1999; Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2005), un consensus semble maintenant se dégager avec la reconnaissance du fait que l'impact des espèces sur ce fonctionnement dépend plus de leurs propriétés fonctionnelles que de leur (Hooper & Vitousek, 1997; Grime, 1998; Chapin et al., 2000; Díaz et al., 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Díaz et al., 2006) ;
- Détermination du rôle de la diversité fonctionnelle dans la structuration des communautés : l'idée est qu'une description fonctionnelle des espèces doit permettre de tester les théories de coexistence dans les communautés en fonction de leurs convergences et divergences fonctionnelles (Grime, 2006; McGill et al., 2006; Ackerly & Cornwell, 2007) ;
- Développements méthodologiques : l'objectif est de proposer des métriques de la diversité fonctionnelle afin de quantifier ses différentes composantes de façon pertinente (e.g. Petchey & Gaston, 2002, 2006; Mason et al., 2003, 2005; Ricotta, 2005; Lepš et al., 2006).

L'un des enjeux majeurs de la recherche à venir sur les écosystèmes réside dans notre capacité à synthétiser nos connaissances sur les contrôles du fonctionnement de ces écosystèmes avec celles portant sur la dynamique et les règles d'assemblage des communautés, les deux premiers volets présentés ci-dessus (Thompson et al., 2001; Hooper et al., 2005). Ces deux volets se sont développés plus ou moins parallèlement jusqu'ici, et leur articulation peut s'envisager *via* la prise en compte de la notion de diversité fonctionnelle, définie à partir de traits ou de groupes (Chapin et al., 2000; Díaz et al., 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Hooper et al., 2005).

1.3.2. Les fonctions et services des écosystèmes : bilan de l'approche écologique

Quel bilan peut-on tirer des nombreux travaux et synthèses qui se sont multipliés pour mettre au jour les interactions complexes entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, question stratégique on l'aura compris, puisque c'est par là que s'expriment les relations supposées entre biodiversité et services écologiques ? Plusieurs synthèses ont été publiées sur le sujet, parmi lesquelles celles de Hooper et al. (2005), Cardinale et al. (2006) et Balvanera et al. (2006) ont procédé à une large revue de la littérature disponible, qu'il s'agisse de travaux expérimentaux de terrain ou de laboratoire.

On reprendra ici les conclusions que dégagent Hooper et al. (2005), suite à un rapport de l'*Ecological Society of America*, et qui s'accordent avec celles de Cardinale *et al.* et de Balvanera *et al.* :

- Les caractéristiques fonctionnelles des espèces influent fortement sur les propriétés des écosystèmes. Il ne s'agit donc pas seulement d'une question de nombres d'espèces. Ces caractéristiques fonctionnelles opèrent dans un certain contexte, qui inclut les effets d'espèces dominantes, d'espèces pivots (ou clés de voûte), d'espèces "ingénieurs" et des interactions entre espèces (compétition, facilitation, mutualisme, parasitisme, prédation). L'abondance relative seule n'est pas toujours un indicateur satisfaisant de l'importance d'une espèce pour le fonctionnement de l'écosystème, car des espèces même très peu abondantes (par exemple un prédateur clé de voûte) peuvent influencer fortement sur les voies des flux de matière et d'énergie.
- Les changements de composition des peuplements suite à des invasions ou des extinctions d'espèces ont altéré significativement les services écologiques rendus dans de nombreux cas bien documentés. Ces changements apparaissent en outre difficiles sinon impossibles à corriger – ou à des coûts trop élevés, qu'il s'agisse de voies techniques ou écologiques.

- Les effets des pertes d'espèces et de changements de composition des communautés, ainsi que les mécanismes par lesquels ils se manifestent, peuvent différer entre écosystèmes ou selon les propriétés considérées au sein d'un même écosystème.
- Certaines propriétés ou performances des écosystèmes sont *initialement* insensibles aux pertes d'espèces parce que : (a) ils contiennent de nombreuses espèces à rôles fonctionnels similaires ; (b) certaines espèces peuvent ne contribuer que faiblement aux propriétés en question ; (c) ces propriétés sont principalement contrôlées par des caractéristiques de l'environnement abiotique.
- Davantage d'espèces sont nécessaires pour garantir une fourniture stable de biens et services écologiques lorsque croît la variabilité spatiale et temporelle, ce qui se produit nécessairement quand on considère des périodes de temps plus longues et des échelles d'espace plus vastes.
- Les combinaisons d'espèces à modalités d'utilisation des ressources complémentaires peuvent accroître la productivité et la rétention des nutriments.
- La vulnérabilité à l'invasion par des espèces exotiques est fortement influencée par la composition en espèces et décroît généralement avec la richesse spécifique.

Enfin, parmi les points insuffisamment étudiés et donc les priorités pour de nouvelles recherches, Hooper et ses collègues relèvent : que les relations entre diversité taxonomique, diversité fonctionnelle et structure des communautés doivent être approfondies pour permettre d'identifier les mécanismes impliqués dans les effets de la biodiversité et d'évaluer ces derniers ; que les écosystèmes sont organisés en niveaux ou réseaux trophiques tandis que la biodiversité est généralement appréhendée à l'échelle d'un seul de ces niveaux (or les réponses des écosystèmes aux variations de biodiversité sont évidemment influencées par les altérations de ses structures et dépendent donc des niveaux trophiques où se produisent ces changements) ; enfin que la vieille question de la relation diversité-stabilité (évidemment dépendante aussi des deux points ci-dessus), bien traitée sur le plan théorique, est restée négligée par les travaux expérimentaux, spécialement *in natura*. Il est donc nécessaire de développer les expériences à long terme, et même à très long terme, pour être capables d'évaluer le rôle réel de la biodiversité dans la stabilité des écosystèmes et leur résilience (c'est-à-dire leur capacité à résister aux perturbations et à se reconstituer après ces dernières), comme dans d'autres aspects et performances des réseaux trophiques. Cette dernière remarque rejoint une des critiques formulées par Naeem et Wright (2003), à savoir que la portée de beaucoup des travaux expérimentaux réalisés souffraient de la grandeur des échelles d'espace et de temps où ils furent conduits – outre le caractère souvent vague de ce que recouvrait le vocable "fonction" ou "fonctionnement".

1.4. Les fondements des politiques de conservation de la biodiversité

Nous avons vu plus haut que la reconnaissance de la conservation de la biodiversité comme un objectif majeur de la communauté internationale n'a pas été suffisante pour imposer sa légitimité en priorité par rapport à d'autres objectifs comme celui de la liberté du commerce. La mise en évidence du rôle de la diversité fonctionnelle, et de sa contribution aux services des écosystèmes, est-elle de nature à renforcer la légitimité de la conservation de la biodiversité, en complément de la valeur dite "patrimoniale" de la biodiversité ? La question comporte en fait trois aspects : l'un est descriptif et recense les différentes valeurs attribuables à la conservation de la biodiversité, l'autre est topologique et consiste à étudier l'impact de la distribution géographique des éléments de la biodiversité sur leurs valeurs à différents niveaux, et le dernier porte sur les modes d'articulation des valeurs locales et des valeurs globales. Ces deux derniers points sont particulièrement importants pour la conception des politiques publiques, dans la mesure où ils impliquent d'éventuels transferts entre pays ou régions inégalement dotées en biodiversité.

La question des valeurs et de l'évaluation est intimement liée à celle la nature duale de la biodiversité, à la fois définie par la collection de ses composants, et par les propriétés du tout. Chacune de ses composantes est susceptible d'une appropriation juridique, du moins depuis 1992, alors que les propriétés du tout restent un bien public. Et comme les composantes de la collection sont distribuées à

la surface du globe, il en résulte que la biodiversité, conçue comme une propriété du tout, a les caractéristiques d'un bien public global. La tension entre ces deux pôles, inhérente à l'objet, est à l'origine des difficultés rencontrées lorsqu'on cherche à fonder la décision publique portant sur la gestion de la biodiversité. En effet, lorsqu'une décision privée ou publique de niveau local est en cause, les valeurs en jeu ne sont pas les mêmes que lorsqu'il s'agit d'une décision collective au niveau de la planète. Or c'est bien au niveau local, et dans la gestion des composantes locales de la biodiversité, que se joue le devenir de la biodiversité comprise comme un tout. C'est cette caractéristique qui conduit à donner autant d'importance, dans les politiques de conservation, à la question des incitations.

Nous allons examiner maintenant les principes juridiques qui peuvent servir de fondements à une action publique en matière de protection de la biodiversité et de maintien des services des écosystèmes, puis les fondements de l'évaluation économique de la biodiversité. Nous soulignerons enfin l'importance des débats sur la métrique de biodiversité et le caractère lacunaire de l'information primaire sur la biodiversité.

Encadré 1-6. Pourquoi s'intéresser à la biodiversité ?

(d'après Lévêque, 1997, *La biodiversité*)

Motifs économiques

- Elle contribue à la fourniture de nombreux produits alimentaires, de matières premières pour l'industrie, de médicaments, de matériaux de construction et à usages domestiques.
- Elle est à la base de toute la production agricole, tant du point de vue du nombre d'espèces utilisées que des nombreuses variétés patiemment sélectionnées ; elle est indispensable pour l'amélioration des végétaux et des animaux domestiques.
- Elle offre d'importantes perspectives de valorisation dans le domaine des biotechnologies, notamment pour les micro-organismes, mais également dans le domaine des manipulations génétiques.
- Elle suscite une activité économique liée au tourisme et à l'observation d'espèces dans leur milieu ou à l'attrait de beaux paysages.

Motifs écologiques

- Elle est indispensable pour maintenir les processus d'évolution du monde vivant.
- Elle joue un rôle dans la régulation des grands équilibres physico-chimiques de la biosphère, notamment au niveau de la production et du recyclage du carbone et de l'oxygène.
- Elle contribue à la fertilité des sols et à sa protection, ainsi qu'à la régulation du cycle hydrologique.
- Elle absorbe et décompose divers polluants organiques et minéraux, et participe par exemple à l'épuration des eaux.

Motifs éthiques et patrimoniaux

- Les hommes ont le devoir moral de ne pas éliminer les autres formes de vie.
- Selon le principe d'équité entre les générations, nous devons transmettre à nos enfants l'héritage que nous avons reçu.
- Les écosystèmes naturels et leurs espèces sont de véritables laboratoires pour comprendre les processus de l'évolution.
- La biodiversité est chargée de normes de valeur : c'est ce qui est naturel, ce qui est vulnérable, ce qui est bon pour l'homme et la survie de l'humanité, etc.

1.4.1. Les fondements juridiques de la valeur de la biodiversité

La notion de services des écosystèmes a pour effet de leur attribuer une valeur fondée sur l'utilité qu'ils représentent pour l'humanité. Ce faisant, elle les positionne dans un système de hiérarchisation et facilite leur évaluation. Appréciée dans sa globalité, cette valeur est maximale, puisque de l'existence même de ces services dépend la survie de l'humanité. Ce point de vue n'exclut pourtant nullement une hiérarchisation de ces services entre eux, mais également avec les autres valeurs que le

droit reconnaît. Si ce processus de hiérarchisation peut se révéler préjudiciable à une vision globale des écosystèmes, il semble pourtant inévitable dès lors que les écosystèmes et leurs composants comme la biodiversité intègrent un système lui-même hiérarchisé tel que le droit.

L'utilité reconnue aux écosystèmes fournit certaines clés de classement ; ainsi les services strictement nécessaires à la vie humaine (eau potable, qualité de l'air) peuvent être considérés comme plus utiles et importants que ceux qualifiés de culturels ou récréatifs par exemple. Ces derniers peuvent alors être mis en balance avec d'autres valeurs que le droit protège, comme la liberté du commerce par exemple.

La notion de service facilite également l'évaluation financière de la biodiversité (coûts évités, coûts de la restauration, de la compensation, de techniques éventuelles de substitution à ces services), laquelle se prête dès lors davantage à une hiérarchisation. La possibilité d'évaluer financièrement le coût des services rendus par la biodiversité est de nature à rendre plus aisée leur prise en compte par le droit. Elle peut ainsi faciliter la pesée des intérêts dans une décision publique d'autorisation d'une activité ou d'un produit susceptible d'affecter ces services.

L'appréhension de la biodiversité par le prisme des services qu'elle fournit apporte une légitimité accrue à la technique de la compensation. Celle-ci est connue en droit de l'environnement, où les interdictions absolues d'atteintes n'existent quasiment jamais. C'est le cas pour la réglementation des installations classées pour la protection de l'environnement (ICPE) en droit français, où l'intérêt jugé supérieur des activités industrielles ou agricoles autorise des atteintes irréversibles, à un environnement qualifié de banal ou ordinaire, sous réserve de mesures compensatoires. Selon la valeur accordée à l'environnement, le droit peut réduire sensiblement les atteintes autorisées et réduire ainsi le recours à la compensation. C'est le cas dans le cadre de la directive 92/43 dite "Habitats" où le déclassement d'une zone est possible pour des "raisons impérieuses d'intérêt public majeur", ou pour les habitats et/ou espèces particulièrement menacés pour des considérations uniquement liées à la santé humaine, à la sécurité publique ou à des conséquences bénéfiques primordiales pour l'environnement. La technique de la compensation est par nature incompatible avec des valeurs considérées comme uniques et irremplaçables. Elle ne serait pas envisageable dans un système où la biodiversité serait protégée exclusivement pour elle-même, pour sa valeur intrinsèque. Mais dès lors que la biodiversité, ou tout autre élément de l'environnement, est également protégé pour les services fournis, la compensation s'impose comme un mode de gestion pertinent. Il n'est pas étonnant d'ailleurs de constater que la Convention de Ramsar de 1971, qui protège les zones humides en raison des services rendus par ces écosystèmes, prévoyait déjà un système de compensation⁴.

Le lien entre valeur intrinsèque et fonctionnelle tient à la prise en compte, dans les textes juridiques, des besoins des générations futures et de l'humanité dans son ensemble. Si la notion de patrimoine commun ne parvient pas à fonder un statut juridique spécifique (cf. section 1.2.2.), elle impose une vision anthropocentrique de la nature, sans la réduire pour autant à la seule dimension économique.

A cet égard, le préambule de la CDB est caractéristique, puisque toutes ces références s'y retrouvent. La "valeur intrinsèque de la diversité biologique" est proclamée à l'alinéa 1^{er} et "l'importance de la diversité biologique pour l'évolution et pour la préservation des systèmes qui entretiennent la biosphère" à l'alinéa 2. L'alinéa 20 dispose que "la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique revêtent la plus haute importance pour la satisfaction des besoins alimentaires, sanitaires et autres de la population de la planète (...)" et les Parties contractantes se déclarent "déterminées à conserver et à utiliser durablement la diversité biologique au profit des générations présentes et futures" (al.23).

Dans le champ du droit, la valeur fonctionnelle des écosystèmes s'ajoute à leur valeur intrinsèque, sans s'y substituer. Les fonctions des écosystèmes ne se limitant pas aux seules valeurs ou potentialités économiques, il n'y a pas de contradiction entre les deux notions. La notion de service modifie sensiblement les objectifs poursuivis par le droit de la biodiversité puisqu'il s'agit d'assurer la survie

⁴ Art.4-2 : "Lorsqu'une partie contractante (...) retire une zone inscrite sur la liste ou en réduit l'étendue, elle devrait compenser autant que possible toute perte de ressource en zone humide et, en particulier, elle devrait créer de nouvelles réserves naturelles pour les oiseaux d'eau et pour la protection, dans la même région ou ailleurs, d'une partie convenable de leur habitat antérieur".

même de l'humanité. Autrement dit, l'état de "servitude" est double ; en affirmant que les écosystèmes sont au service de l'humanité, le droit acte en même temps la dépendance de celle-ci à leur égard.

Pour autant, toute dimension économique n'est pas absente de la notion de services des écosystèmes. Elle lui est au contraire inhérente et elle est censée agir comme un facteur déclenchant de l'action des sociétés présentes. Comme si la survie de l'humanité ne suffisait pas, n'était un objectif suffisamment mobilisateur, s'y ajoute le coût des services des écosystèmes. Le raisonnement est le suivant : sachant d'une part que ces services sont essentiels à la survie de l'humanité et que, d'autre part, il n'est pas toujours possible de les restaurer en cas d'atteinte irréversible et qu'en tout état de cause, il est beaucoup plus coûteux de les restaurer que de les préserver, les sociétés présentes ne disposent plus du choix de préserver ou non la biodiversité. A cet égard, l'approche de la Commission européenne est tout à fait significative ; elle relève que "Au vu de l'ampleur du défi à relever, il est nécessaire d'envisager de nouvelles approches et, surtout, de rendre la protection de la biodiversité économiquement intéressante. La valeur intrinsèque de la nature ne sera pas suffisante en soi"⁵. Le message est le même dans sa communication "Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà. Préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain"⁶. La Commission affirme que la "diminution de la biodiversité, qui concerne les écosystèmes, les espèces et les gènes, est préoccupante non seulement en raison de la valeur intrinsèque de la nature, mais aussi parce qu'elle engendre un déclin des "services écosystémiques" fournis par les systèmes naturels. (...) Le problème fondamental est qu'en exploitant le capital naturel de la Terre, nous mettons en péril la capacité des écosystèmes à pourvoir à la subsistance des générations futures". Sous le titre "Pourquoi la biodiversité est-elle importante ?", la Commission place en premier lieu "le point de vue éthique selon lequel nous n'avons pas le droit d'agir sur le devenir de la nature", puis le point de vue économique, où s'il est malaisé d'attribuer une valeur monétaire précise aux services écosystémiques, "on estime qu'ils représentent plusieurs centaines de milliards d'euros par an". La Commission ajoute que "une fois franchi un certain cap, il est souvent très difficile, voire impossible, de rétablir les écosystèmes. L'extinction est définitive. À terme, l'humanité ne peut pas survivre sans ces systèmes naturels".

Il convient de noter que l'approche par "services des écosystèmes" a tendance à s'affirmer en droit communautaire, dans les communications de la Commission européenne, mais également dans les textes, ou projets de textes, contraignants. Cette notion est absente de la communication "Stratégie communautaire en faveur de la diversité biologique"⁷ de 1998 et à peine implicite dans la communication "Plan d'action en faveur de la diversité biologique dans le domaine de l'agriculture"⁸ de 2001. C'est en revanche l'objet même de la communication déjà citée "Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà. Préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain" de 2006. Un an plus tard, les services des écosystèmes sont au cœur de la communication relative à l'examen à mi-parcours du sixième programme d'action communautaire pour l'environnement⁹. Quant aux textes contraignants, on remarquera que dans la directive 2000/60 dite directive cadre sur l'eau¹⁰, la notion de "service des écosystèmes", en l'espèce aquatiques, n'apparaît pas. En 2004, en revanche, la directive 2004/35 sur la responsabilité environnementale¹¹ définit la notion de dommages à l'environnement comme "une modification négative mesurable d'une ressource naturelle ou une détérioration mesurable d'un service lié à des ressources naturelles (...)". Enfin, les "fonctions écologiques, économiques, sociales et culturelles" des sols sont le fondement du régime protecteur qui leur est consacré dans la proposition de directive définissant un cadre pour la protection des sols¹².

⁵ Communication de la commission relative à l'examen à mi-parcours du sixième programme d'action communautaire pour l'environnement, COM (2007) 225 final.

⁶ COM(2006)216 final.

⁷ COM (1998) 42, non publié.

⁸ COM (2001) 162 final.

⁹ COM (2007) 225 final.

¹⁰ Directive 2000/60 du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau, JOCE L 327 du 22 décembre 2000.

¹¹ Directive 2004/35/CE du 21 avril 2004, sur la responsabilité environnementale en ce qui concerne la prévention et la réparation des dommages environnementaux, JOUE L 143 du 30 avril 2004.

¹² CPM (2006) 232 final.

1.4.2. Les fondements économiques de l'évaluation de la biodiversité

Les économistes regroupent l'ensemble des valeurs attribuables à la biodiversité dans le concept de valeur économique totale, décomposée elle-même entre valeurs d'usages et de non usage. Ces dernières comportent les valeurs d'existence et de transmission, et sont en grande partie assimilables aux valeurs intrinsèques décrites précédemment. Les valeurs d'usage se décomposent en valeurs d'usage direct et d'usage indirect, dans lequel on classe les services des écosystèmes. Notons que l'exploitation des ressources biologiques par la chasse, la pêche ou toute autre forme de prélèvement n'entre pas dans cette typologie, car elle ne porte pas sur la biodiversité en tant que telle, mais seulement sur un de ses éléments. Néanmoins, quand la surexploitation affecte la population d'une espèce clé de voûte d'un écosystème, il peut y avoir un effet indirect de cette surexploitation sur la diversité d'ensemble.

Pour l'économiste, la distinction entre valeur patrimoniale et valeur fonctionnelle de la biodiversité est moins évidente que pour les écologues, notamment quand l'une et l'autre peuvent être converties dans la même métrique d'utilité.

Deux types de situations dans lesquels l'évaluation des variations de biodiversité est utile, si ce n'est indispensable, à la décision publique, sont d'une part les projets qui conduisent potentiellement à une diminution de la biodiversité ou des services des écosystèmes, et d'autre part les projets qui sont spécifiquement dédiés à la conservation de la biodiversité. Ces deux situations peuvent entrer dans le cadre général proposé par D. Pearce (Pearce & Moran, 1995) qui consiste à se demander quel est le niveau de biodiversité socialement optimal (cela suppose implicitement que l'on puisse établir un état de la biodiversité, à la fois au niveau global de la décision, et aux différents niveaux locaux). Pour répondre à une telle question, l'économiste a besoin de disposer d'une métrique pour la biodiversité, ce qui, on s'en doute, n'est pas chose évidente compte tenu des débats évoqués plus haut quant à sa définition.

La question cruciale que pose l'évaluation de la biodiversité, dans le contexte de projets de développement des infrastructures publiques qui ont leur propre légitimité, comme dans celle de projets de conservation, est celle du niveau global de biodiversité au moment de la réalisation du projet, et dans les périodes à venir après sa réalisation éventuelle. La réponse a besoin d'un cadre théorique global, et d'une réflexion sur son application dans les contextes précis de développement.

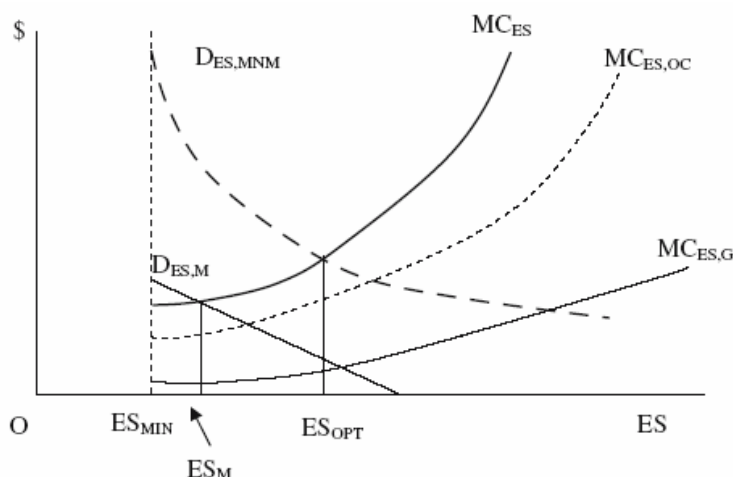
Table 5: Identification of monetary valuation methods according to the different biodiversity value components

TOTAL ECONOMIC VALUE (TEV)	USE VALUES (UV)	Direct use value (DUV)	Recreation benefits, e.g. sight-seeing, fishing, swimming Methods: Travel cost, contingent valuation
		Indirect use value (IUV)	Ecosystem functional benefits, e.g. regulating local chemical composition of the water Methods: production function, averting behaviour, hedonic price
		Option Value (OV)	Insurance for having the asset on <i>stand-by</i> , e.g. future visits, future genetic manipulation Methods: contingent valuation
	NONUSE VALUES (NUV)	Bequest Value (BV)	Legacy benefits e.g. habitat conservation for future generations Methods: contingent valuation
		Existence value (XV)	Existence benefits, e.g. knowledge of existence of marine wildlife diversity Methods: travel cost, contingent valuation

Pour Pearce, il s'agit de savoir si le niveau de biodiversité obtenu après le développement (au sens de transformation d'un habitat naturel en artefacts humains) se situe, sur la figure ci-dessous, à droite du point ES_{OPT} qui est censé représenter une situation socialement optimale, auquel cas il y aurait une

marge pour réduire le niveau de biodiversité, ou bien à gauche de ce point, auquel cas exécuter le projet signifierait une perte de bien-être social. Ce raisonnement, tout en étant à la marge, suppose implicitement que l'on soit capable d'identifier une fonction de coût marginal, ainsi qu'une fonction de demande à l'échelle de la société, c'est-à-dire à un niveau agrégé. Autrement dit, le niveau de biodiversité qui permet de calculer les bénéfices et les coûts marginaux est bien le niveau agrégé, et non le niveau ponctuel lié à un projet spécifique. Sans référence à ce niveau agrégé, dans l'évaluation de chaque projet spécifique, on court le risque d'une décision socialement sous-optimale, soit que l'on accepte le projet, alors que l'on est déjà rendu à un niveau trop bas de biodiversité, soit que l'on rejette le projet, alors qu'il y a encore des marges de développement.

Fig. 1 Stylised costs and benefits of ecosystem service provision



Notons que l'analyse est ici menée du point de vue de la biodiversité, plus spécifiquement des services fournis par les écosystèmes, et qu'elle inclut deux sortes de coûts : les coûts de gestion, indicés par G et les coûts d'opportunité, indicés par OC. Ces derniers incluent les bénéfices liés à la réalisation du projet d'infrastructure, ou au maintien d'une activité qui fournit d'autres biens ou services. Les hypothèses qui sous-tendent le choix de la forme de la fonction de coût d'opportunité de la biodiversité sont celles d'une saturation de la demande de développement, correspondant à une utilité marginale décroissante de la création d'infrastructures et d'urbanisation. Symétriquement, l'utilité marginale de la biodiversité est décroissante avec le niveau de biodiversité (courbe $D_{ES,MNM}$).

Alors que les données sur le coût marginal de gestion sont des données techniques mesurables assez facilement, il n'en est pas de même des courbes de demande de biodiversité et des courbes de demande de développement (permettant de calculer le coût d'opportunité de la conservation de la biodiversité). Dans les deux cas, ces données doivent être déduites d'enquêtes, car les services correspondants ont la nature de bien public.

La difficulté avec ce genre de raisonnement théorique est le passage à la mesure, indispensable à son application. Il pose en fait un double défi, lié d'une part à la définition de la biodiversité et à sa mesure sur le terrain, et d'autre part, à la difficulté de mesurer les variations marginales de bien-être social liées au projet. On supposera pour simplifier que ces difficultés sont spécifiques à la biodiversité et ne s'appliquent pas au projet de développement lui-même. La première difficulté souligne le besoin urgent d'un observatoire de la biodiversité sans lequel la définition de valeurs n'aurait pas de sens. La seconde met en évidence le besoin de méthodes d'évaluation des projets fiables et standardisées.

Au-delà des tentatives d'attribuer une valeur globale aux services des écosystèmes (Costanza et al., 1997; Alexander et al.), et qui n'ont en définitive pas beaucoup de portée opérationnelle¹³, les

¹³ La méthode proposée par Alexander et al. repose sur la fiction d'un propriétaire de l'ensemble des écosystèmes du globe, en position de monopole, qui se poserait la question du montant du loyer pour l'usage des services de ces écosystèmes. Un maximum pour cette rente est constitué par la différence entre le PNB mondial et un hypothétique revenu global de

économistes disposent de plusieurs méthodes pour évaluer à la marge la valeur d'un projet affectant les écosystèmes. Ces méthodes sont basées souvent sur un principe de substituabilité entre actifs naturels et actifs manufacturés :

- Les coûts évités (*avoided costs*) : la méthode consiste à évaluer les coûts des conséquences d'une absence de ces services (dommages aux infrastructures, comme dans le cas de catastrophes naturelles, ou dommages de santé, comme dans le cas des services d'épuration ou de régulation face aux espèces envahissantes).
- Les coûts de remplacement : coûts des services de substitution à créer artificiellement par l'homme.
- Les facteurs de revenus (*factor income*) : une bonne qualité des ES, par exemple des étangs exempts de polluants, procurent une productivité supérieure de la pêche, et donc soutiennent le revenu de ce secteur.
- Les coûts de déplacements (*travel costs*) : même en l'absence de marchés directs permettant de capturer la demande pour un service donné, il est possible d'évaluer indirectement la demande à travers une dépense liée, par exemple pour bénéficier de ce service (aménités paysagères, récréatives ou autres...).
- La méthode des prix hédoniques (*hedonic prices*) : l'idée est ici la même que la précédente, elle repose sur l'hypothèse que les consentements à payer transitent par les prix consentis pour certains biens permettant de profiter des services associés
- Les méthodes d'analyse contingentes (CV et CE) : il s'agit ici de créer une situation hypothétique de décision face à un projet, afin de déceler les consentements à payer et les substitutions possibles entre alternatives de modification, incluant le status quo.

A la lecture de cette liste, on voit bien que la nature des informations obtenues par les différentes méthodes, et donc leur usage dans un processus de décision, ne sont pas homogènes. Pour les unes, le résultat est une évaluation monétaire directement comparable à d'autres grandeurs économiques, dans une perspective de comparer les coûts et les bénéfices du projet. Pour les autres (méthodes d'analyse contingente par exemple), la façon dont on peut les utiliser dans un processus de décision collective devrait en principe reposer sur un choix préalable d'un mécanisme de révélation (*mechanism design*). En effet, dans la perspective de mettre en balance les coûts directs ou d'opportunité, du projet, et ses bénéfices du point de vue des citoyens, l'utilisation des informations sur la distribution des consentements individuels à payer n'est pas indépendante du choix d'un mécanisme. Or on sait¹⁴ que ces mécanismes, dans le cas des biens publics purs, sont toujours imparfaits et ne peuvent être à la fois à l'abri des manipulations stratégiques, et financièrement équilibrés.

Idéalement, on devrait fonder la décision publique sur la balance des coûts et des bénéfices, mais cela suppose que l'on dispose d'une part d'une métrique de biodiversité légitime scientifiquement et acceptée socialement, et d'autre part, que l'information pour la construire soit disponible à un coût lui-même acceptable. Nous allons voir que ces deux conditions n'ont rien d'évident.

1.5. A la recherche d'une métrique de biodiversité

1.5.1. Indices de biodiversité

A partir du moment où la biodiversité, au-delà de son seul intérêt scientifique, est devenue un objet de politiques publiques, on a assisté à une explosion des travaux scientifiques et des réflexions sur l'élaboration de mesures, d'indices et d'indicateurs de son état et de sa dynamique (Plantureux, 2008). Pour des raisons de commodité, nous distinguerons ce qui relève de la discussion sur les indices de ce

substance. Cette méthode a le mérite de cadrer les évaluations données précédemment par le célèbre et très critiqué article de Costanza et al. (1997) sur la valeur totale des services des écosystèmes.

¹⁴ Depuis la démonstration de Arrow, on sait qu'il est impossible de trouver un mécanisme de révélation démocratique.

qui relève de l'élaboration d'indicateurs utiles à la gestion, qui sera traité avec les politiques publiques, dans le Chapitre 4. Dans un premier temps en effet, il est commode de considérer que les indices de biodiversité sont idéalement conçus pour servir de base à la décision publique. Les objectifs de conservation étant alors définis, on passerait à la phase de mise en œuvre, les indicateurs seraient alors choisis et l'on utiliserait l'information fournie par les naturalistes pour les construire.

Au-delà des aspects globaux et de la question de l'agrégation des informations pour évaluer les politiques publiques, on notera que le monitoring de la biodiversité peut aussi porter sur des niveaux géographiques fins, comme la parcelle ou l'unité de paysage, en relation avec les formes d'incitations choisies par les pouvoirs publics. Le choix de l'indicateur de biodiversité devient alors un des éléments clés de la négociation des contrats de conservation fondés sur un engagement de résultats.

Dans tous les cas, la contrainte de disponibilité et de coût de l'information est cruciale, et conduit à poser la question de la production de l'information primaire sur la biodiversité, des formes d'organisation et des arrangements institutionnels pour sa gestion (Levrel, 2006).

La discussion sur la construction des indices de biodiversité permet de retrouver tous les controverses et enjeux liés à sa définition. Elle reflète également les évolutions des conceptions sur les fondements des politiques de conservation, initialement polarisées par une conception patrimoniale centrée sur les espèces, et les distances phylogénétiques, et qui ont évolué ensuite vers une conception plus utilitariste, sous la double influence des travaux des économistes et des débats concernant la diversité fonctionnelle et les services rendus par les écosystèmes¹⁵. Alors que cette évolution dans l'élaboration des indices semble réalisée de façon assez pragmatique, on voit aujourd'hui apparaître des recherches qui posent la question de ses fondements axiomatiques pour proposer des directions nouvelles de recherche (e.g. Aulong et al., 2006). L'argument de base de ce courant de recherche est le suivant : la finalité de l'élaboration d'un indice de biodiversité est de pouvoir comparer des échantillons d'organismes vivants. Pour cela, il faut élaborer une procédure de condensation de l'information contenue dans l'échantillon, ce qui implique un choix des attributs individuels et des procédures pour construire l'information. On peut donc concevoir a priori une infinité d'indices. La conséquence en est qu'un échantillon peut relever d'un classement différent selon le point de vue et les procédures adoptées dans la construction de l'indice. En l'absence d'une identification claire des axiomes sous-jacents à un indice, on peut être amené à hériter de certaines propriétés indésirables, voire contraires à ses propres objectifs, de cet indice. Ces observations ont conduit Aulong et al., ainsi que Bervoets, à examiner systématiquement les indices de biodiversité actuellement publiés et à identifier les axiomes sous-jacents à chacun d'entre eux.

Dans le tableau ci-dessous, figurent en ligne les axiomes, et en colonne les indices les plus courants. On trouvera dans Aulong et al. (2006), la description précise des axiomes impliqués dans chacun des indices.

Tableau 1 : Propriétés des indices de diversité

	D_A	D_α	D_W	D_{SPB}	D_{NP}
Indifférence aux singletons	oui/non	oui	oui	non	non/oui
Monotonie p/r ajout à un singleton	oui	non	oui	non	non/oui
Indépendance	oui	non	non	non	non/oui
Propriété de jumelage	oui	non	oui	oui	non/oui
Monotonie p/r aux espèces	oui	non	oui	oui	oui
Existence d'un lien	non	non	oui	?	non/oui
Monotonie p/r distances	non	non	oui	oui	non/oui
Indépendance restreinte	non	non	oui	non	non/oui
Robustesse ajout ens. dominés	non	non	non	non	non
Dict. paire la plus dissimilaire	non	non	non	non	non

D_A : Famille des indices additifs (nombre et abondance des espèces)

D_α : Famille des indices d'abondance relative

D_W : Indice de Weitzman 1992 (agrégation des dissimilarités cardinales)

D_{SPB} : Indice de Solow, Polasky, Broadus (1993)

D_{NP} : Indice de Nehring et Puppe (2002), Agrégation uni et multidimensionnelle des attributs réalisés.

¹⁵ Une telle présentation doit cependant être nuancée, puisqu'on trouve chez Noss, dès 1990, une présentation hiérarchisée des trois niveaux de la biodiversité (gènes, population, écosystèmes) interconnectée avec les attributs de composition, de structure et de fonctions.

Au total, il semble bien que la complexité croissante des indices proposés ait autant soulevé de problèmes qu'elle n'en a résolus, d'autant plus que cela a contribué à souligner le décalage entre les besoins d'information découlant de certains indices et la possibilité de l'obtenir à un coût raisonnable. D'autre part, le constat que certains indices peuvent conduire à justifier à peu près n'importe quel choix de conservation ne contribue pas à renforcer la confiance que l'on pourrait placer dans des indices complexes pour fonder une décision réellement démocratique en la matière. On est alors conduit à se demander si un retour à quelques principes simples ne serait pas plus adapté et efficace, ce qui donne à l'approche de Weikard un relief tout particulier (Weikard, 2002).

Certains des indices décrits et analysés ci-dessus introduisent implicitement un point de vue utilitariste, notamment lorsqu'ils affectent aux espèces des poids différents. En effet, l'argument le plus fréquemment avancé pour justifier l'usage de poids différents est lié à la place des espèces considérées dans le fonctionnement des écosystèmes. Mais il peut également être lié à la valorisation différente, par la société, de ces espèces. C'est ainsi que Noss a introduit des notions d'espèce parapluie, d'espèce porte-drapeaux, d'espèce clé de voûte, etc. De même, l'indice de Nehring et Puppe, qui agrège des attributs "réalisés", se rattache à la théorie utilitariste de Lancaster, selon laquelle un bien procure une utilité non par lui-même mais par la combinaison des attributs d'intérêt.

Une étape supplémentaire dans la recherche de fondements théoriques solides pour les politiques de conservation est constituée par la démarche proposée par Weitzman (1998), qui consiste à intégrer les aspects écologiques et biologiques et les aspects économiques dans un contexte de limitation de moyens et d'incertitude sur les résultats de la politique de conservation. La politique de protection optimale, au sens de Weitzman, peut être approchée par une règle simple, qui consiste à classer les espèces ciblées par le projet de protection selon les valeurs d'un indice composite, qui utilise à la fois l'indice de dissimilitude cardinale D_w , les bénéfices espérés, le tout pondéré par le coût de la protection et la variation relative du risque d'extinction par rapport au risque en l'absence de la protection.

Encadré 1-7. Les mesures de diversité spécifique

- La richesse spécifique S

C'est le nombre d'espèces recensées, généralement dans un groupe taxonomique donné (Oiseaux, plantes, etc.).

- La diversité spécifique

Elle prend en compte l'abondance relative des espèces en plus de leur nombre. Les deux indices les plus utilisés dans la littérature écologique sont :

- l'indice de Simpson : $I = 1 / \sum p_i^2$ en désignant par N la somme des effectifs des S espèces constituant le peuplement ou l'échantillon analysé ; par n_i l'effectif de la population d'espèce i et par p_i l'abondance relative de l'espèce dans l'échantillon ($p_i = n_i/N$). Il varie de 1 (une seule espèce présente) à S (toutes les espèces présentes ont même abondance).

- l'indice de Shannon, issu de la théorie de l'information : $H = - \sum p_i \log_2 p_i$

Sa valeur varie de 0 (une seule espèce) à $\log S$ (lorsque toutes les espèces ont même abondance).

- L'équitabilité

Les valeurs que prennent les indices précédents dépendent à la fois de la richesse spécifique S et de la répartition des effectifs entre les diverses espèces. Des ensembles biologiques à physionomie très différente peuvent ainsi avoir une même valeur de diversité. Aussi doit-on utiliser parallèlement à I ou H des mesures d'équitabilité : $E = H/\log S$ ou $E_s = I_s - 1/S - 1$

L'équitabilité varie de 0 à 1 : elle tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs est concentrée sur une espèce ; elle est de 1 lorsque toutes les espèces ont même abondance.

1.5.2. La production de l'information sur la biodiversité

On peut facilement faire le constat de l'importance du fossé qui sépare les analyses théoriques décrites ci-dessus, qui cherchent à donner un fondement biologique, écologique ou économique aux indices de biodiversité, et les approches proposées pour guider et évaluer les politiques publiques. La première

différence, qui est bien décrite dans les papiers de Bockstaller et al. (2008) et de Levrel (2007), est la suprématie des indicateurs indirects observée quand on passe du stade de la recherche à celui de la gestion. A ce stade en effet, les décideurs politiques et les gestionnaires se trouvent confrontés à plusieurs difficultés d'ordre différent :

- une abondance de propositions qui est en porte à faux avec la carence ou le caractère lacunaire de l'information biologique, écologique ou économique qui serait nécessaire pour les mettre en œuvre ;
- une diversité d'intérêts plus ou moins puissants qui contribuent paradoxalement à faire du débat sur le choix des indicateurs un enjeu de la négociation sur les objectifs de la politique elle-même ;
- une difficulté de gestion : quand les indicateurs finalement retenus révèlent un risque d'extinction voire une extinction, il est souvent déjà trop tard pour agir.

Ces trois difficultés expliquent la nette prédominance de l'usage des indicateurs indirects sur celui des indices de biodiversité. Or, ce qui caractérise ces indicateurs, c'est précisément qu'ils portent majoritairement sur les pressions, sur les impacts, et sur les réponses en terme de politiques et de gouvernance, et peu en définitive sur les états de la biodiversité et des écosystèmes eux-mêmes.

Il faut alors se demander à quoi tient la situation de sous-information sur l'état de la biodiversité. Au-delà de la complexité et de la richesse des débats sur les indices de biodiversité, on peut voir plusieurs raisons à cette situation :

- La première tient au caractère distribué de la biodiversité sur le territoire, et donc au coût élevé de son observation systématique. Mais l'on peut faire remarquer que cette caractéristique n'est pas l'apanage de la biodiversité, et que de nombreuses activités humaines, à commencer par l'agriculture, la partagent avec elle. Il reste alors un problème important de collecte et d'agrégation.
- La seconde tient à son caractère de bien public, qui fait que seuls des groupes hautement concernés soit par son exploitation directe, soit par sa conservation, sont prêts à investir dans sa conservation (ce qui explique la prééminence des ONG dans ce secteur). Comme l'a souligné Pearce, on peut observer un important décalage entre les déclarations d'intention et les réalisations au niveau de l'investissement public pour la conservation de la biodiversité.
- La troisième tient enfin à la combinaison de ces deux premières caractéristiques, et à la dissociation des droits de propriété entre parties prenantes – dit autrement, à la dissociation entre les droits des propriétaires fonciers, qui sont les gestionnaires de la majorité de la biodiversité distribuée sur le territoire, et ceux des parties intéressées à sa conservation. Ce problème peut induire des difficultés et des biais importants dans l'élaboration de l'information primaire sur la biodiversité (non seulement un biais d'accès mais aussi un biais de sélection¹⁶).

L'élaboration de l'information primaire sur la biodiversité repose sur plusieurs compétences et capacités. Il y a d'abord la compétence taxonomique, qui est fondamentalement la capacité à discriminer. Elle repose selon les cas sur l'usage de techniques plus ou moins sophistiquées et coûteuses, comme les barcodes ADN. Mais elle repose surtout sur un investissement intellectuel personnel important. Il y a aussi la capacité à dénombrer et à interpréter sur le terrain. On commence seulement aujourd'hui à mesurer les paramètres de cette capacité, la robustesse, la fiabilité et la fidélité des mesures obtenues par différents opérateurs.

De fait, on constate qu'une bonne partie de l'information primaire sur la biodiversité est produite par l'engagement bénévole des naturalistes amateurs dans le cadre de réseaux spécialisés ou locaux. Les motivations de cet engagement, qui a une vraie valeur économique, sont variées, et vont de la recherche de la notoriété dans un groupe de pairs à la volonté de contribuer à la préservation d'une espèce, en passant par une motivation pour améliorer l'état d'une ressource exploitée (cas de nombreuses associations de pêcheurs et de chasseurs). Les expériences analysées, tant en France qu'à l'étranger, montrent qu'une condition de succès et d'efficacité de ces réseaux est la coordination réalisée par des scientifiques ou des Institutions.

¹⁶ Dont témoignent par exemple la faible information disponible sur des espèces ou groupes peu attractifs, comme les arachnides ou les mites, relativement aux oiseaux ou aux papillons, ou la difficulté d'accès aux tableaux de chasse dans les chasses privées.

Les difficultés rencontrées dans la collecte et l'agrégation de l'information primaire sur la biodiversité, avec pour corollaire son coût élevé et son caractère lacunaire, ont conduit très tôt les gestionnaires et les décideurs politiques à rechercher des mesures indirectes ou de substitution. C'est ce qui explique la prolifération des indicateurs.

1.6. Synthèse et discussion

Définir la biodiversité comme "la totalité de toutes les variations du vivant" (Wilson, 1988) est clair, lapidaire, mais d'une faible utilité pratique. Il est, certes, utile de comprendre ce qui caractérise ce champ d'action identifié aujourd'hui par le terme biodiversité. Mais pour aborder les problématiques liant biodiversité et agriculture, force est de revenir à des réalités accessibles à l'observation, la mesure et l'analyse expérimentale.

Pratiquement, la quasi-totalité des auteurs confrontés à la "réalité-terrain" proposent de l'aborder niveau par niveau, selon la question posée : "la *diversité génétique*, à l'échelle d'une population ou d'un ensemble de populations pour une espèce donnée ; la *diversité taxinomique*, aux niveaux supérieurs de classification ; et la *diversité écosystémique*, pour laquelle les catégories considérées sont les écosystèmes" (Gossellin & Laroussinie, 2002, *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver*).

Au-delà de l'action des professionnels des ressources génétiques, la biodiversité est aujourd'hui au cœur de diverses politiques environnementales, au sein desquelles elle présente un ensemble de caractéristiques qui la distinguent d'autres biens environnementaux :

- Elle recouvre une réalité extrêmement vaste, puisqu'elle concerne tous les types d'écosystèmes terrestres, d'eau douce ou marins. Au sein d'un même écosystème dont les frontières sont parfois difficiles à préciser, peuvent cohabiter des milliers d'espèces ou seulement quelques unes. Au sein de chaque population, la variabilité peut être très importante ou très limitée.
- Sa complexité, reflétant la complexité du vivant, peut être appréhendée à différents niveaux ; ainsi, elle a la particularité d'être à la fois un tout (la diversité des écosystèmes) et une partie de ce tout (les espèces au sein des écosystèmes, la diversité génétique au sein de chaque espèce). On doit souligner aussi son hétérogénéité, qui a pour conséquence qu'elle ne peut être mesurée à l'aide d'un indicateur simple et unique¹⁷ (ce qui soulève évidemment des problèmes de mesure et d'agrégation).
- Le caractère encore fragmentaire des connaissances scientifiques sur le sujet (nombre d'espèces inventoriées¹⁸, connaissance généralement limitée de la diversité intra spécifique, dynamique et fonctionnement des écosystèmes encore mal connus, etc.)
- Le caractère souvent irréversible de sa dégradation (il est très difficile, voire impossible, de recréer gènes, espèces et écosystèmes disparus) qui implique que l'action de protection doit souvent précéder la compréhension de ce qui est protégé (principe de précaution).

Cette complexité se retrouve dans la difficulté de définir la biodiversité de façon vraiment opérationnelle. C'est ce constat que fait P.H. Gouyon (1994) en nuancant quatre dimensions à prendre en compte : "la biodiversité est effectivement un ensemble de phénomènes qui évoque la complexité. On ne doit pas compter à égalité dans la biodiversité de la biosphère un éléphant et une bactérie. Un éléphant à lui tout seul 'ça fait plus biodiversité' qu'une bactérie car ce sont de nombreuses lignées cellulaires... Il y a un concept en développement qui s'appelle la complexité, cela fait partie de la diversité du vivant. Un même organisme peut produire plusieurs formes en fonction de

¹⁷ Il existe pourtant de multiples tentatives de construction d'indicateurs synthétiques de biodiversité ; mais ils sont contingents à un questionnement scientifique ou à un objectif de politique.

¹⁸ On trouve un large spectre d'évaluations, de 3 à 100 millions d'espèces dans la littérature (Heywood & Baste, 1996) les plus probables se situant entre 10 et 30 millions, 12,5 millions étant souvent considéré comme une estimation raisonnable. Les systématiciens ont décrit 1,7 million d'espèces à ce jour ; les vertébrés et les végétaux supérieurs sont les mieux connus, les insectes les plus nombreux ; mais beaucoup d'invertébrés, de champignons et de micro-organismes restent à inventorier.

l'environnement, c'est la plasticité et c'est aussi une composante de la biodiversité. Ensuite, la composante génétique, c'est-à-dire l'existence de génotypes différents, puis la richesse spécifique qu'on étudie en écologie. Voilà quatre niveaux de diversité dont l'ensemble peut être appelé la biodiversité".

A la complexité du concept de biodiversité dans sa définition scientifique, s'ajoute le fait qu'il a été forgé, et utilisé dans les débats internationaux, à partir de quatre logiques qui ne sont pas forcément cohérentes les unes avec les autres, et que l'Institut de Développement Durable et des Relations Internationales (IDDRI) caractérise comme suit :

- une logique environnementaliste qui affiche la conservation comme objectif ;
- une logique agronomique qui cherche à limiter l'érosion de la diversité génétique dans un but d'amélioration des plantes ;
- une logique commerciale qui s'est exprimée par l'adoption du principe de propriété intellectuelle du vivant lors des négociations de l'Uruguay Round ;
- une logique culturaliste ou indigéniste, venue se greffer aux débats à la fin des années 80.

Cette multiplicité des raisons à la source des débats conduit, à l'évidence, à deux conceptions, parfois antinomiques de la biodiversité : l'une qui se fonde sur la compréhension de ses fonctions écologiques, alors que l'autre y voit avant tout une notion patrimoniale. Mais ce crible proposé par l'IDDRI doit être complété par un autre, qui permette de se repérer derrière la diversité et les ambiguïtés des usages faits du vocable de biodiversité, y compris par les scientifiques qui en proposent des définitions (voir Encadré 1-3) et qui argumentent pour en défendre l'intérêt (Encadré 1-6).

Pour simplifier, on peut distinguer :

- (1) la biodiversité appréhendée comme un tout, ensemble d'espèces ayant des vertus en tant que tel – et qui peut être décliné du local au planétaire ;
- (2) la biodiversité réduite à un de ses sous-ensembles, groupe d'espèces partageant la même fonction ou relevant d'une même catégorie taxonomique ;
- (3) la biodiversité assimilée au vivant, de sorte que l'on peut en faire état à propos de n'importe quelle entité biologique – espèce, organe, cellule, molécule organique...

On relève dans beaucoup d'écrits, notamment ceux qui s'inscrivent dans la "logique environnementale" (voir ci-dessus), une confusion fréquente entre ce qui relève de la vertu supposée de la diversité et ce qui résulte des avantages apportés par telle ou telle composante du complexe biologique considéré, espèce ou gène. On trouve cette confusion aussi bien dans les débats actuels touchant à la relation diversité → productivité, que dans ceux qui ont émaillé l'histoire de l'écologie de la seconde moitié du XX^e siècle, à propos de l'équation diversité = stabilité – et plus encore dans les plaidoyers en faveur de la valeur de la biodiversité comme source de médicaments, de ressources alimentaires ou de fibres d'intérêt industriel.

Finalement, les arguments liés à la relation entre biodiversité et services rendus par les écosystèmes peuvent se révéler eux-mêmes à double tranchant, comme le souligne Ridder (2008) : "Acknowledging the limits of the Ecosystem Services argument of biodiversity conservation is necessary if the credibility of conservation science is to be maintained and the negative implications of ecosystem service arguments are to be avoided. The most serious of these is that all values associated with biodiversity become secondary to the goal of maintaining ecosystems, with result that this goal becomes the principal criteria for managing those areas and species that are currently valued as 'wild' and 'natural'."

2. L'agriculture, de sa modernisation au XX^e siècle aux défis du XXI^e siècle

L'objectif de ce chapitre est de fournir les éléments de contexte nécessaires pour appréhender la complexité des relations entre agriculture et biodiversité, et leur évolution historique. Nous insisterons en particulier sur l'évolution scientifique, économique, politique et sociale qui a conduit à la mise en place du processus d'intensification de l'agriculture dans la seconde moitié du XX^e siècle. Fondé sur des principes diamétralement opposés à la biodiversité et à son usage, il est important d'en comprendre la genèse scientifique. Et d'en saisir la grande cohérence technique, économique et sociale, afin de mieux mesurer le défi que constitue l'objectif de réintégration de la biodiversité dans les pratiques agricoles.

Après avoir brièvement rappelé quelques définitions de l'agriculture et de l'agrobiodiversité, notre plan consistera : à retracer brièvement l'histoire des débats et controverses scientifiques qui ont jalonné la formation du modèle agronomique aujourd'hui dominant¹⁹, à décrire les caractéristiques les plus significatives du processus de modernisation au regard de sa relation avec la biodiversité, et enfin, à analyser les grandes transformations de l'agriculture française au cours des dernières décennies, en insistant sur celles qui ont pu avoir le plus fort impact sur la biodiversité.

2.1. Agriculture et exploitation agricole : définitions et enjeux

Dans le langage commun, l'agriculture est l'ensemble des travaux transformant le milieu naturel pour la production des végétaux et des animaux utiles à l'homme (Le Petit Robert). C'est donc une activité humaine appliquée à des objets biologiques et dont le but est la fourniture de biens et services à l'humanité, essentiellement la fourniture de nourriture et de fibres.

Milhau et Montagne (1964), dans leur manuel, ont développé la définition suivante : "Toutes les activités agricoles se trouvent marquées par cette vocation fondamentale : obtenus à partir de la terre, les produits agricoles sont des produits vivants (ou issus du vivant) qui fourniront la nourriture indispensables aux hommes... Comme toute activité économique, l'activité agricole a pour but la satisfaction des besoins humains. Mais les besoins qu'elle tend à satisfaire sont essentiels, aussi bien par leur importance que par leur permanence (...) pour satisfaire ces besoins importants, anciens et permanents, l'activité agricole va mettre en oeuvre des moyens impliquant l'intervention des facteurs naturels et les phénomènes biologiques (...) La production agricole met en œuvre des phénomènes complexes, parfois mal connus, elle est dominée par son caractère aléatoire. En outre, le producteur agricole doit tenir compte de l'équilibre des espèces vivantes". Ils mettent ensuite l'accent sur la diversité constitutive de l'agriculture, dans ses adaptations aux conditions de milieux et de climat, mais aussi d'organisation sociale.

Le Code civil retient quand à lui une perspective analogue quand il définit l'agriculture par la maîtrise et l'exploitation d'un cycle biologique : "Sont réputées agricoles toutes les activités correspondant à la maîtrise et à l'exploitation d'un cycle biologique de caractère végétal ou animal (...)", L 311-1 Code rural.

Longtemps, la dépendance de l'agriculture à l'égard de la Nature (comprenant à la fois les éléments biotiques et abiotiques tel le climat) a été considérée comme une caractéristique intrinsèque de cette activité, conditionnant ses caractéristiques économiques (Servolin, 1985). Il y a eu de nombreux débats pour savoir dans quelle mesure l'intégration de l'agriculture dans un système agro-industriel et alimentaire pouvait conduire à relativiser l'importance des processus naturels et de la diversité biologique.

¹⁹ Des travaux approfondis sont actuellement menés par un groupe d'agro-historiens, à la demande de l'INRA, sur cette histoire. Notre but est ici plus simplement de donner quelques jalons en référence à la question centrale de l'expertise.

L. Malassis, dans un ouvrage de synthèse sur l'histoire sociale de l'alimentation et de l'agriculture, *Les trois âges de l'alimentaire*, a développé la thèse selon laquelle il fallait plutôt se centrer sur le "système agro-alimentaire". "Certes, l'agriculture demeurera fondée sur des processus biologiques de production, mais l'industrie, dans le contexte du développement global, modifiera radicalement les conditions de l'activité agricole et alimentaire... L'âge alimentaire nouveau sera agro-industriel, c'est-à-dire que l'industrie jouera un rôle croissant dans la production agricole et alimentaire, et que la chaîne alimentaire elle-même sera industrialisée" (Malassis, 1997).

La définition de l'exploitation agricole "professionnelle" est, en France, sous-tendue par un choix de politique agricole qui consiste à favoriser l'exploitation familiale et à limiter le développement des deux formes opposées, industrielle d'un côté et à temps partiel de l'autre ; tel était l'objectif affiché de la Loi de modernisation agricole de 1962, base de la politique dite de sélectivité. Un tel choix a des implications sur la structure et la dynamique des paysages ruraux, et sur la relation agriculture-biodiversité à l'échelle des paysages.

Au départ, il y a la définition générale de l'exploitation agricole, donnée par la FAO, et qui sert de base aux recensements agricoles (Encadré 2-1). Viennent ensuite des critères secondaires qui peuvent plus ou moins restreindre le champ, soit à travers une liste des activités relevant de l'agriculture, comme dans le droit du travail américain, soit à travers une quantité de travail minimale définissant les exploitations agricoles "professionnelles". Ce critère quantitatif est souvent relié à un enjeu sur le statut social des agriculteurs. Il définit par là même qui sont les bénéficiaires des aides agricoles, ce qui constitue un enjeu non négligeable dans le contexte des soutiens directs à l'agriculture.

Encadré 2-1. La définition statistique de l'exploitation agricole

Les séries statistiques sur les productions agricoles sont disponibles sur longue période. Depuis un décret de 1902, les communes devaient tenir à jour un registre des cultures avec superficies et rendements, pour servir de base aux statistiques agricoles. Elles devaient également établir une liste des personnes qui exploitaient les terres. Mais l'unité statistique était alors plutôt la commune que l'exploitation agricole.

Ce n'est qu'en 1955 qu'une définition de l'exploitation agricole a été proposée par l'Organisation pour l'agriculture et l'alimentation. Une exploitation agricole était définie comme « tout ensemble de terres d'un hectare ou plus en polyculture, 20 ares ou plus en cultures spéciales, quelle que soit l'activité principale de la personne qui en a la jouissance ». Elle devait être localisée de manière univoque sur la commune où est situé le bâtiment principal. Le recensement de l'agriculture de 1955 a été réalisé sur la base de cette définition.

Cette définition a été largement reprise pour le recensement agricole de 1970 et est encore en vigueur pour les enquêtes sur la structure des exploitations en 2005.

Une exploitation agricole doit :

- produire des produits agricoles ;
- dépasser une certaine dimension : 1 hectare de surface agricole utilisée ou certains seuils spécifiques

(20 ares de cultures spéciales, 6 brebis mères, 10 lapines mères, 10 ruches, ...) ;

- être soumise à une gestion unique.

Au sein des exploitations agricoles ainsi définies, on distingue les exploitations dites « professionnelles ». Celles-ci ont une dimension économique de plus de 12 hectares de blé ou équivalent (8 unités de dimension européenne - UDE - si on se réfère à l'unité de mesure utilisée) et emploient plus de 0,75 unité de travail annuel ou UTA. L'UTA est la notion d'équivalent temps plein pour les enquêtes agricoles. Le réseau d'information comptable agricole (RICA), notamment, porte sur ce sous-champ des exploitations.

Cette définition, vieille de cinquante ans, fait actuellement l'objet de discussions. Le caractère de plus en plus professionnel de l'agriculture fait que les très petites exploitations, importantes en nombre, ne représentent qu'un très faible potentiel économique. La définition des exploitations professionnelles elle-même est remise en question, la dimension de 12 hectares équivalent blé n'étant pas considérée comme suffisante. Par ailleurs, la réforme de la politique agricole commune de 2003, en introduisant le découplage des aides, va donner la possibilité aux exploitations de produire des « services environnementaux ». Ceux-ci devront être intégrés à la définition de l'activité des exploitations.

La réponse apportée par les différents pays à cette question peut avoir des conséquences importantes pour la nature des rapports entre l'agriculture, les paysages et la biodiversité. Ainsi, les pays qui ont intégré les agriculteurs dans la régime général de protection sociale, en associant le régime de protection à la personne et non à son activité, ont permis le développement de la pluri-activité et une intégration différente de l'agriculture dans les territoires ruraux (cf. notamment la situation de

l'agriculture autrichienne). La France a retenu une option différente, insistant au contraire sur l'autonomie du régime de protection sociale des agriculteurs, et l'attribution de son bénéfice aux seuls agriculteurs reconnus par la profession agricole elle-même comme "professionnels".

Encadré 2-2. L'agro-écosystème

Selon Conway (1987) "agroecosystems are ecological systems modified by human beings to produce food, fibre or other agricultural products. Like the ecological systems they replace, agroecosystems are often structurally and dynamically complex, but their complexity arise primarily from the interaction between socio-economic and ecological processes". Conway propose de caractériser le fonctionnement des agroécosystèmes par quatre propriétés : productivité, stabilité, soutenabilité, et caractère équitable.

Wood, Sebastian et Scherr, dans le cadre de l'Analyse Pilote des Ecosystèmes Globaux (PAGE), définissent les agrosystèmes comme "a biological and natural resource system managed by humans for the primary purpose of producing food as well as other socially valuable non food goods and environmental services" (Wood et al., 2001).

Pour l'OCDE, "An agro-ecosystem is an ecosystem under agricultural management, connected to other ecosystems" (OCDE, 2001, glossary, pp. 389-391).

2.2. La mise en place d'un modèle agronomique dominant

Le modèle agronomique est composé d'un ensemble de connaissances et de pratiques qui portent sur la fertilisation, la protection des plantes, la création variétale, l'alimentation des animaux... L'élaboration d'un modèle comme le modèle de l'agriculture intensive s'est étalée sur plus d'un siècle : elle a commencé au XIX^e siècle, avec l'élaboration des bases scientifiques, a culminé avec sa mise en œuvre à large échelle, au cours de la seconde moitié du XX^e siècle, et rencontre au début du XXI^e siècle un certain nombre de freins²⁰ qui préfigurent sans doute son adaptation et son renouvellement.

Aux origines de l'agronomie moderne, on trouve un débat entre les tenants de la fertilité naturelle, qui soulignaient le rôle primordial de l'humus (Sprengel, Thaer), et ceux de la nutrition minérale des plantes, représentés par les chimistes allemands (Liebig). Le débat est définitivement tranché à la fin du XIX^e siècle, en faveur de Liebig. C'est le fondement scientifique du développement de la filière industrielle des engrais de synthèse, qui ne sera développé à grande échelle qu'après la découverte du procédé Haber-Bosch d'extraction de l'azote atmosphérique, au début du XX^e siècle (1910), d'abord à des fins militaires, puis pour la production d'engrais azotés. La production massive d'engrais minéraux de synthèse, dans un contexte d'énergie bon marché, va vite avoir raison des débats de la fin du XIX^e siècle²¹. Cette évolution va permettre la dissociation spatiale de l'élevage et des cultures, et la spécialisation des exploitations. Les agricultures du bassin parisien, du nord et de l'ouest de la France sont particulièrement affectées par ces transformations, induisant une transformation importante des paysages ruraux.

Dans le domaine de la lutte contre les ravageurs des cultures et les adventices, c'est manifestement le secteur industriel de la chimie, dont le développement avait été dopé par la seconde guerre mondiale, qui a très rapidement pris le dessus sur les méthodes de lutte biologique et intégrée, proposées par l'OILB dès les années 50, c'est-à-dire à peu près à la même période²². Dès la fin de la seconde guerre

²⁰ On observe en effet dans presque tous les pays qui ont mis en œuvre ce modèle, un ralentissement de la croissance de la productivité. La signification de ce phénomène est largement débattue dans les congrès internationaux : selon les uns, il exprimerait simplement le succès du modèle, et traduirait le fait qu'il a "saturé" le milieu, pour les autres, la raison est plus endogène, et traduirait ses limites agro-écologiques.

²¹ On peut remarquer que l'apport massif d'azote dans les agrosystèmes a eu plusieurs effets, dont le développement des adventices, des maladies cryptogamiques, et le développement des émissions par lessivage.

²² The International Organization for Biological Control of noxious Animals and Plants (IOBC) a été créée en 1956, à Antibes, sous les auspices de l'Union Internationale des Sciences biologiques. "The mission of IOBC is to promote the development of biological control and its application in integrated control programmes, where the biological control means

mondiale, en effet, les écologistes et entomologistes avaient de sérieuses préoccupations à propos des effets nocifs du contrôle chimique des ravageurs sur la santé humaine et l'environnement. Ils considéraient le contrôle biologique comme une alternative potentielle importante aux pesticides. Malgré des succès significatifs, la lutte biologique et intégrée n'a pas réussi à supplanter la lutte, devenue conventionnelle, par les pesticides.

Dans le secteur des semences, on trouve le même processus, avec un effort continu du secteur industriel pour sélectionner des innovations permettant de contrôler les marchés et de préserver les investissements, soit à travers une barrière technologique (variétés hybrides), soit à travers les brevets, dans le cas des OGM. Mais la concurrence des semences produites à la ferme, notamment pour les espèces autogames, continue de constituer un risque économique qui limite le développement des marchés. La sélection variétale a longtemps privilégié les traits adaptés à l'usage des intrants chimiques, et les critères de productivité et d'adaptation à une transformation industrielle. Dans le même temps, la concentration de la production sur un nombre réduit de cultivars ou de races a conduit à négliger la diversité génétique et son intérêt potentiel.

Enfin, de nombreux travaux d'agronomes et d'économistes ont souligné l'importance des modalités de soutiens publics à l'agriculture dans l'adoption de certaines pratiques d'intensification, comme l'excès de fertilisation, ou l'utilisation systématique des herbicides et pesticides comme instruments de couverture de risques.

	1850	1900-1950	1950-2000	2000 et au-delà
Nutrition des plantes				
Fertilisation minérale	Liebig/Lawes	Haber-Bosch (1910)	Production industrielle d'engrais azotés	Crises de l'azote, PMPOA
Matière organique	Production industrielle d'engrais phosphoriques Sprengel Thaer	Howard (1940)		
Contrôle des adventices	Labour et épuration	manuelle	Herbicides	OGM herbicides tolérants
Protection/ravageurs	Cuivre, soufre		Production massive d'insecticides (DDT)	OGM Bt
	Méthodes biologiques: greffage (Thouin, 1827)		Lutte biologique, IPM, OIBC	Gestion des résistances
Amélioration variétale	Mendel	De Vries, Morgan (1905)	Variétés hybrides (maïs)	OGM
	Sélection Massale (1871)	Variétés Populations		

Le contexte de montée des préoccupations environnementales et sanitaires a suscité, dans les années 2000, l'intérêt pour des modèles d'agriculture alternatifs à base d'intrants naturels. L'agriculture biologique, apparue dans la première moitié du XX^e siècle, n'étant pas au départ fondée sur une vision scientifique, elle a été l'objet d'un certain dédain de la part de la recherche agronomique, et des pouvoirs publics, qui ne l'ont reconnue comme une voie crédible que très tardivement, c'est-à-dire après 2000.

Au total, il apparaît que l'utilisation des connaissances acquises par les scientifiques est souvent conditionnelle à la possibilité de maîtrise industrielle et de développement d'un marché correspondant pour l'industrie. La plupart des éléments qui composent le modèle d'agriculture intensive (engrais de synthèse, insecticides, herbicides, variétés hybrides, variétés OGM...) correspondent en effet à des opportunités de développement d'un secteur industriel en amont. La taille et la densité du marché, les opportunités et le coût d'exclusion (barrières techniques ou barrières juridiques comme les brevets), sont les principaux critères mis en évidence pour expliquer l'entrée des firmes industrielles dans le

the use of living organisms or their products to prevent or reduce the losses or harm caused by pest organisms (or, in short, the use of biota to control biota)." Des réussites exemplaires avaient été obtenues bien avant, notamment en Australie (Fallding, 1957; Mann, 1970).

marché des intrants. Il en découle une concentration sur un petit nombre d'espèces et de variétés, et des productions "orphelines" d'innovation (Griliches, 1957; Acemoglu & Linn, 2003). Le "progrès technique" ne sélectionne que rarement les technologies ou innovations qui n'offrent pas de possibilité de contrôle par l'industrie, ou celles qui, permettant une mise en œuvre décentralisée par les agriculteurs, sont plus coûteuses en connaissances incorporées et en temps, et dépendent d'un apprentissage collectif (Meynard et al., 2003; Smale, 2005).

Encadré 2-3. La lutte biologique et intégrée et l'IOBC

1948 Stockholm: First idea to create an international organisation on biological control.

1950: IUBS (International Union of Biological Sciences) decided to support the establishment of a "Commission Internationale de Lutte Biologique" (CILB) as part of the IUBS Division of Animal Biology. A first preparatory committee ("Commission pour les recherches sur la lutte biologique") established itself at Menton.

1955: IUBS ratified the statutes of CILB.

1956: First official plenary session of CILB took place at Antibes, France.

1965: CILB changed its name from "Commission" to "Organisation" becoming OILB/IOBC "International Organisation of Biological Control of Noxious Animals and Plants".

1969: Under the auspices of IUBS an agreement was reached among competing organisations to merge IOBC and IACBC ("International Advisory Committee for Biological Control" active in English-speaking countries) into a single international organisation carrying the unaltered name of IOBC. It was also agreed to continue publishing *Entomophaga* as official journal of the new IOBC.

1971 Rome: Official establishment of Global IOBC and continuation of the former IOBC as one of these sections as WPRS (West Palaearctic Regional Section).

Sources : Lenteren, van, 2006; Boller et al., 2006.

2.3. Le processus de modernisation agricole au XX^e siècle

2.3.1. Le processus de modernisation de l'agriculture après la seconde guerre mondiale

Notre but ici n'est pas de développer une analyse économique ou sociologique du processus de modernisation pour lui-même, mais d'en décrire la logique pour comprendre les processus par lesquels il a modifié profondément l'agrobiodiversité et en quoi ce processus de transformation peut être aujourd'hui réorienté au profit de l'agriculture et de la biodiversité. Le processus social à travers lequel se construit un "modèle" d'agriculture est en effet complexe, et se développe sur plusieurs décennies. Il n'est pas inutile pour le projet de cette expertise, de s'appuyer sur l'analyse de cette histoire, car elle peut notamment fournir des éléments intéressants pour les Chapitres 3 et 4. L'existence d'un stock de connaissances, la présence ou la possibilité de développement d'un secteur industriel fournisseur d'intrants, un mouvement social porteur d'une vision du monde et d'un projet (incluant le concept de contrat agriculture-société, et toutes les institutions), le développement d'un secteur aval, et enfin la présence d'institutions et d'arrangements institutionnels constituent les ingrédients indispensables à la mise en place de la norme de modernité. Même lorsque les connaissances scientifiques et techniques existent pour l'utilisation d'un procédé fondé sur la biologie ou l'écologie, ce n'est pas pour autant qu'il est adopté et mis en œuvre par l'ensemble des agriculteurs (Meynard & Girardin, 1991; Meynard et al., 2003).

Après 1945, la conjonction de la mécanisation, de l'usage généralisé des intrants chimiques et du départ de nombreux petits agriculteurs âgés a permis une augmentation importante de la production et de la productivité du travail.

Au niveau de l'exploitation, le processus s'est traduit par une adoption généralisée de l'usage des engrais minéraux, des pesticides, par une diffusion progressive et massive d'un petit nombre de

cultures et la simplification des assolements. Les nouvelles pratiques, qui s'opposaient aux anciennes héritées de l'expérience et transmises par apprentissage intrafamilial, reposaient sur un modèle intellectuel relativement simple, qui répondait à chaque problème séparément, par une action fondée sur la proportionnalité, sans prendre en compte les interactions entre variables, ni les phénomènes d'adaptation.

Cependant, en tant que tel, le processus de modernisation ne peut se réduire à l'intensification dans l'usage des intrants d'origine industrielle, même si la croissance de la production agricole est fortement corrélée, au niveau agrégé, à la croissance de cet usage. En effet, selon les régions, les systèmes de production et les exploitations, la modernisation a pu prendre des voies différentes, combinant différemment les facteurs de production, selon les dotations initiales en ces facteurs.

Malgré une croissance considérable de la production et de la productivité, la visée du modèle productiviste se heurtait toujours à la forte dépendance de l'agriculture par rapport à l'environnement. La recherche d'une maîtrise la plus poussée possible des conditions de production par contrôle de l'environnement est vite devenue une composante essentielle du processus de modernisation et a induit le développement de grands projets régionaux d'aménagement d'irrigation, d'assèchement des zones humides et de drainage, de reboisement. Cette dimension est une composante essentielle du processus de modernisation, dans laquelle l'engagement conjoint de l'Etat et des organisations professionnelles agricoles a été décisif.

Cette modernisation globale, décrite par les responsables du processus de modernisation agricole comme Michel Debatisse par le terme de "révolution silencieuse", et théorisée par nombre d'intellectuels, comme S. Mansholt ou L. Malassis, a consisté à imposer ce modèle comme une norme sociale autant qu'économique et organisationnelle, qui copiait le monde industriel. Il s'agissait avant tout d'obtenir une parité économique et sociale entre les conditions de vie et les revenus des agriculteurs, et celles prévalant dans les autres secteurs.

Ce processus global, et original à l'échelle historique, a reposé sur une alliance politique durable entre le pouvoir politique gaulliste et les nouvelles élites agricoles issues de la JAC (Jeunesse agricole chrétienne). Il s'est traduit par une sorte de contrat social implicite, confiant aux représentants du monde agricole lui-même les rênes du processus, à savoir le contrôle de la transformation structurelle et celui de l'appareil de vulgarisation technico-économique (Colson & Rémy, 1990).

Le paradoxe est que le processus, qui était censé donner à l'agriculture son autonomie économique et la parité avec les autres secteurs, sur la base des performances techniques et d'une meilleure organisation économique, a abouti à la situation complexe actuelle, qui est un mélange de bonnes

Encadré 2-4. Les bases de la restructuration de l'agriculture française : les lois d'orientation de 1960 et 1962

Au début des années soixante, sous la pression du Centre national des jeunes agriculteurs (CNJA), une politique dite des structures va progressivement se mettre en place. Le CNJA demandait des mesures permettant aux exploitations petites ou moyennes mais potentiellement viables de se moderniser. La loi d'orientation de 1960, puis la loi complémentaire de 1962, portée par Edgar Pisani, ministre de l'agriculture de l'époque, ont jeté les bases de la politique des structures qui allait largement conditionner le développement de l'agriculture pour les décennies suivantes. Elles visaient à "intégrer l'agriculture à l'économie nationale, établir la parité entre l'agriculture et les autres activités économiques en mettant l'agriculture et plus spécialement les exploitations familiales en mesure de compenser les désavantages naturels et économiques auxquels elle reste soumise comparativement aux autres secteurs". Le but était de créer des exploitations de type familial capables de mettre en oeuvre des techniques modernes de production. Les premières mesures étaient destinées à permettre de libérer des terres pour installer les jeunes : l'indemnité viagère de départ (IVD) pour les agriculteurs de plus de 60 ans cessant toute activité. Plus tard, les jeunes seront également aidés financièrement pour s'installer grâce à la dotation aux jeunes agriculteurs (DJA). Les lois de 1960 et 1962 créaient également une forme sociétaire adaptée à l'agriculture, le groupement agricole d'exploitation en commun (GAEC). Une nouvelle forme sociétaire verra le jour en 1985, les entreprises agricoles à responsabilité limitée (EARL). La politique des structures de 1960 entendait également contrôler l'attribution des terres par la création des sociétés d'aménagement foncier et d'établissement rural (SAFER) et un certain nombre de règles concernant la dimension des exploitations et la réglementation des cumuls.

(Desriers, 2007)

Encadré 2-5. Le modèle productiviste selon L. Malassis

Le modèle agricole productiviste a donné lieu à de vives critiques, et parfois engendré un véritable courant anti-productiviste. Plusieurs raisons sont invoquées, concernant pêle-mêle l'inefficacité économique de la croissance, qui n'a pas réduit la pauvreté relative, la marginalisation des "invalides du progrès", l'accélération de l'exode agricole, la destruction des petites exploitations, les effets polluants d'une intensification excessive sur l'environnement, etc.

Relents d'idéologies agrariennes, ruralisme "défendu" sur une base agricole, conjoncture économique défavorable, etc., nourrissent les courants anti-productivistes et obscurcissent les analyses. A terme, ce n'est pourtant pas la productivité qui est en cause, à moins que la "sagesse" des sociétés occidentales ne les conduisent vers l'adoption d'une vie plus simple, mais la capacité politique à gérer le progrès, en intervenant pour mieux répartir les charges et les produits.

Certes, la productivité ne doit pas devenir une fin en soi, mais demeurer un moyen pour un mieux-être social. Il convient donc d'être attentif aux modalités sociales de sa mise en œuvre.

En accord avec J. Klatzmann, il paraît souhaitable de clarifier le débat. Tout homme de progrès est forcément productiviste. Il se situe dans le courant qui, depuis le début de l'humanité, s'efforce de produire plus en travaillant moins. Les critiques les plus pertinentes portent sur les effets secondaires du progrès, et sur la répartition sociale de son coût et de ses avantages.

(Malassis, 1997, *Les trois âges de l'alimentaire, Essai sur l'histoire sociale de l'alimentation et de l'agriculture*, L'âge agro-industriel)

Encadré 2-6. Le modèle productiviste selon les agronomes

Les recherches menées dans les années 1980 ont mis en évidence la grande cohérence de ces systèmes productivistes, dont Meynard et Girardin rendaient compte, dès 1991, par 4 caractéristiques :

- *un objectif de production proche du potentiel de la culture*. Cet objectif de rendement maximum nécessite beaucoup d'intrants, dont la rentabilisation conduit à rechercher un accroissement du potentiel photosynthétique de la culture. Pour le blé, cette logique amène à pratiquer des semis précoces et denses, et à choisir les variétés, avant tout, sur un critère de productivité. Les semis précoces et denses sont favorables au parasitisme (insectes vecteurs de virus et maladies cryptogamiques) et ce d'autant plus que les variétés les plus productives sont peu résistantes aux maladies. Ces risques élevés entraînent une fréquence élevée de traitements phytosanitaires ;

- *un rôle pivot pour les traitements phytosanitaires*. Ainsi, par construction, ces systèmes de culture reposent sur l'usage des pesticides. Non seulement la production est préservée des ennemis des cultures par les phytosanitaires, mais la logique de maximisation de celle-ci rend la réussite de la culture complètement dépendante des traitements. De la même manière, les traitements phytosanitaires ont permis de réduire le délai de retour des cultures sur les parcelles, en aidant à maîtriser les maladies telluriques et les adventices favorisées par les rotations courtes ;

- *des stratégies d'assurance basées sur une surconsommation d'intrants*. Dans cette logique, l'incertitude inhérente à toute décision de conduite des cultures est traitée par l'adoption d'une « assurance » fondée sur le suremploi des intrants. Par exemple, on perd entre 5 et 10 fois plus d'argent si l'on met 40 unités d'azote de moins que ce que peut valoriser la culture, que si l'on en met 40 de trop. Ce calcul encourage à viser le rendement maximum autorisé par le milieu et à appliquer une dose élevée d'engrais. Cette tendance est encore renforcée par l'effet positif de la dose d'engrais N sur la teneur en protéines du grain. La sur-fertilisation accroît les risques de maladies et de verse, mais ceux-ci sont gérés par des stratégies du même type, qui privilégient les interventions préventives ;

- *un savoir-faire collectif peu favorable à une remise en cause des systèmes intensifs*. Ces systèmes de culture intensifs ont été mis au point et se maintiennent dans un contexte où les pratiques sont essentiellement évaluées sur leur résultat micro-économique (marge brute/ha) et sur le court terme. Ils ont été mis au point dans les années 1980 parce qu'ils étaient rentables ; ils perdurent bien que leur rentabilité ait diminué (*cf infra*), parce que c'est sur ces systèmes que se sont construits progressivement un savoir-faire collectif et un dispositif de conseil technique financé par la vente des pesticides.

La grande cohérence technico-économique des systèmes intensifs ne permet pas de changements ponctuels d'une technique : les agriculteurs qui ont réduit les phytosanitaires (sans adapter les autres techniques), suite à la baisse brutale des prix en 1993-1994, sont rapidement retournés à leurs pratiques antérieures. Une réduction significative des intrants nécessiterait de repenser l'ensemble du système de culture et de créer les moyens d'un apprentissage des nouveaux systèmes.

(Meynard & Savini, 2003)

performances techniques, de soutiens financiers directs importants, et de coûts externes non moins importants liés au mode d'obtention des performances techniques. L'autre aspect du paradoxe est que le système d'aides publiques à l'agriculture est devenu très vite en lui-même une composante du calcul économique des agriculteurs, et qu'il a contribué assez largement au développement des effets externes négatifs de l'agriculture : c'est ce qu'on a appelé les effets pervers des aides.

2.3.2. Les grands traits des transformations de l'agriculture

Le processus de modernisation décrit ci-dessus en termes qualitatifs peut être caractérisé statistiquement à travers une revue des principales données issues de la Statistique agricole²³ ;

Les transformations dans les usages du sol et les paysages ruraux

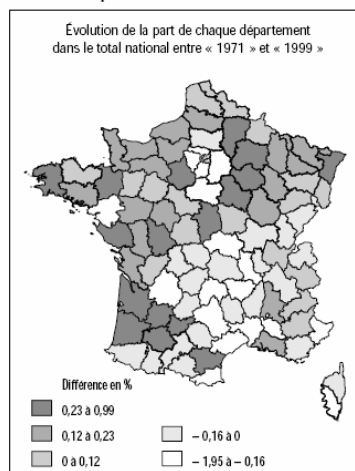
Pour appréhender l'ampleur des bouleversements induits par la modernisation, nous devons prendre en compte les changements dans la structure globale des usages des sols, mais aussi les changements survenus dans la gestion de ces usages au cours du temps, sur une même parcelle. Ces derniers sont aussi importants en termes d'impacts sur les écosystèmes que le sont les mutations structurelles.

Globalement, la part de l'espace proprement agricole s'est réduite au bénéfice de la forêt et des espaces urbains et des infrastructures.

Le pôle forestier s'est renforcé à la fois par les plantations (aidées et non aidées) et par les accrus naturels sur les parcelles abandonnées ; en 1999, il occupait 29% du territoire métropolitain. Le processus semble bien corrélé avec le début de la modernisation agricole, puisque globalement, les surfaces forestières étaient restées stables depuis la fin du XIX^e siècle. Au cours de la seconde moitié du XX^e siècle, la progression moyenne de la forêt a été de 35%, avec des progressions considérables dans certains départements du Massif Central et de Bretagne, et au contraire des régressions par défriche dans les départements traditionnellement forestiers de l'Est. Le processus a été accompagné par des aides aux plantations, car à la fois le stock et le taux de mobilisation des ressources étaient considérés comme insuffisants. Les trois quarts des plantations des années 90 se sont effectués sur d'anciennes prairies. Dans les deux cas, le processus conduit à une baisse de la biodiversité et à une homogénéisation des paysages.

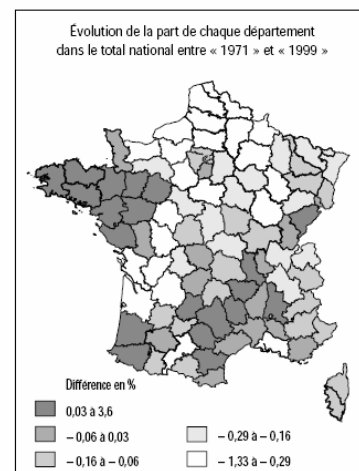
La structure de l'espace agricole s'est elle-même transformée, et la tendance majeure est la régression des prairies et la croissance des grandes cultures, dont le maïs, qui a connu une progression de 82% entre 1970 et 2000. Cette figure statistique doit être également interprétée en termes de transformations des systèmes de production. Elle correspond globalement à une dissociation des cultures et de l'élevage, et à la spécialisation des exploitations. La conséquence en a été un bouleversement de la géographie de la matière organique, avec une concentration forte de celle-ci sous la forme d'effluents

La production végétale s'est développée dans le Nord Est et en Aquitaine au détriment du Bassin parisien



Source : AGRESTE - Comptes départementaux de l'agriculture

La production animale s'est fortement concentrée dans le grand Ouest, mais les zones d'élevage extensif résistent bien



Source : AGRESTE - Comptes départementaux de l'agriculture

²³ Pour réaliser cette revue, nous nous sommes appuyés principalement sur les travaux de synthèse publiés par le SCEES dans la série Agreste - Les Cahiers, qui sont largement diffusés (site Internet du SCEES).

d'élevage dans les zones d'élevage intensif, et son remplacement par les engrais minéraux dans les zones spécialisées en grandes cultures. Dans les deux cas, la gestion des excédents d'azote est devenu un problème environnemental de premier plan. Nous y reviendrons.

La disparition de 5 millions d'ha de surfaces fourragères, avec un troupeau bovin qui a augmenté de 8 millions de têtes, n'a pu se réaliser qu'au prix d'une intensification considérable de la conduite des prairies et de l'utilisation accrue du maïs ensilage, d'une part, et de l'utilisation massive d'aliments concentrés, souvent importés, d'autre part. Au cours de la même période, les rendements des prairies temporaires et artificielles ont été doublés, et celui des céréales a été plus que triplé.

La transformation structurelle des usages du sol ne traduit pas toute la profondeur et la complexité du processus d'intensification et de spécialisation, et sa signification en termes d'impacts sur la biodiversité. Pour en mesurer toute la signification, il faut utiliser des sources différentes des statistiques de structures.

Dans le cadre d'une étude européenne sur les agricultures intensives en nature, Pointereau et al. (2001) ont complété la statique comparative entre 1970 et 2000, par un suivi des parcelles de l'enquête TERUTI, sur une période plus courte. Ils ont pu ainsi montrer que la modification structurelle de l'allocation du sol correspond en fait à une profonde modification des assolements, caractérisée par une réduction des temps de retour des cultures sur une parcelle, et une extension de la monoculture pour le maïs grain, pour les céréales comme le blé, et partiellement pour le maïs ensilage. Ces transformations ont principalement affecté la façade Ouest de la France, ainsi que le Nord-Est.

L'interprétation du mouvement global, en termes agronomiques et économiques, est celle d'une substitution massive des intrants naturels, gérés dans le cadre de systèmes de culture associant cultures et élevage, et pratiquant des rotations diversifiées, par des intrants chimiques et des pesticides pour contrôler au mieux le milieu. Ce mouvement a été largement accompagné, si ce n'est induit, par les systèmes d'aides.

La déclinaison locale de ces mouvements globaux est extrêmement importante pour évaluer les impacts potentiels sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, nous y reviendrons. Mais auparavant, il est utile de cadrer les grands mouvements qui ont affecté les infrastructures agricoles d'irrigation et de drainage, ainsi que le paysage agraire, via les remembrements du parcellaire.

La modification des infrastructures

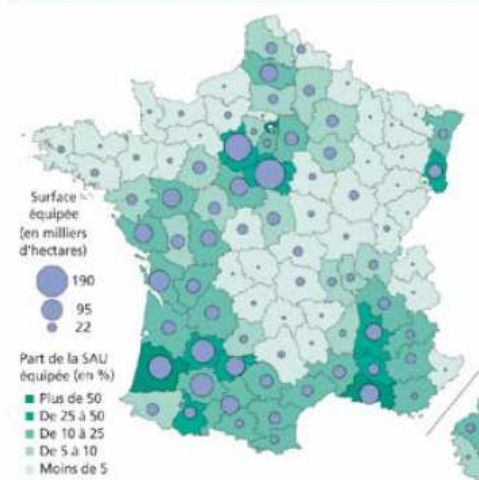
Dans l'effort de maîtrise des conditions environnementales de la production agricole, l'irrigation et le drainage ont constitué des atouts et donné lieu à de grands projets d'aménagements régionaux.

Le tableau ci-dessous donne une idée globale des transformations dans la maîtrise de l'eau par l'irrigation et le drainage : les surfaces irrigables et les superficies drainées ont été multipliées plus de trois fois, atteignant respectivement 2,6 et 2,8 millions d'hectares.

Surfaces en milliers d'ha	1970	1979	1988	2000
Surfaces irrigables	767	1 325	1 796	2 634
Surfaces irriguées	359	801	1 147	1 576
Surfaces drainées	603	943	2 084	2 799

Les **superficies irriguées** l'ont été principalement pour le maïs (plus de 50%), et secondairement pour les fruits et légumes. La carte des superficies irriguées traduit bien l'expansion géographique du maïs, et notamment sa remontée dans le Bassin Parisien, où la concurrence pour les usages de la nappe phréatique est vive.

Importance des surfaces équipées pour l'irrigation par département en 2000



Source : ministère de l'Agriculture et de la Pêche (Scees), Recensement de l'agriculture.

Les superficies concernées par le **drainage** ne sont pas uniquement des superficies agricoles utilisées, une bonne partie des actions de drainage a porté sur les zones humides d'importantes majeures, notamment dans la façade atlantique, les vallées alluviales et les plaines intérieures. Les opérations de drainage de ces zones ont été réalisées par grands projets. Dans certaines régions, peu d'opérations ont été réalisées après 1980, alors que dans d'autres le drainage des zones humides a été poursuivi après les années 1990. On peut observer localement que dans les zones humides drainées les plus anciennes, confrontées au coût de maintenance et à la faible rentabilité agricole des projets, il existe des projets de restauration des anciennes zones humides, ou de dépoldérisation.

A ces grands projets d'aménagement appuyés sur l'irrigation et le drainage, on peut rattacher le **remembrement**, qui a eu pour principale conséquence la diminution drastique du linéaire de haies et la modification quelquefois très importante des paysages ruraux. Les sources statistiques sur le remembrement sont difficiles d'accès, et l'on peut seulement donner un chiffre global de 15 millions d'ha remembrés depuis 1945. Le linéaire de haies est passé de 2 millions de km au début du XX^e siècle à 1 244 100 km en 1960, puis à 707 000 en 2000. Les sources comme l'Inventaire forestier et TERUTI permettent de préciser que la perte majeure du linéaire de haies s'est effectuée de 1960 à 1980, avec un rythme de 45 000 km/an, et a connu un fort ralentissement après 1980 (15 000 km/an). Comme le souligne Pointereau (2001), le recul des haies est lié à deux phénomènes majeurs et sans doute corrélés, le recul des prairies naturelles et le remembrement.

Les transformations des pratiques culturelles et leurs impacts

Les sources pour les appréhender sont diverses et de niveaux différents. Une enquête régulière leur est consacrée, et l'on trouve également des indications utiles dans les enquêtes spécialisées (Prairies, Viticulture, Vergers...). Le RICA (Réseau d'information comptable agricole) donne quelques indications au niveau des exploitations et des données comptables macroéconomiques permettent de cadrer et de tracer les évolutions. Nous donnerons d'abord les données de cadrage, puis nous développerons une analyse plus détaillée sur les prairies et leur fertilisation, car la fertilisation azotée a une incidence importante sur la composition floristique des prairies. Globalement, elles sont marquées par une utilisation croissante des intrants, énergie, fertilisants, et pesticides.

Après une phase de croissance continue, l'utilisation des engrais minéraux a connu une rupture significative dans les années 90, sans aucun doute due à la réforme de la PAC en 1992, qui a introduit une dissociation du niveau des aides d'avec le volume de production. L'utilisation des engrais phosphoriques et de la potasse a amorcé une décroissance significative, alors que celle de l'azote s'est stabilisée. Economiquement, cela s'est traduit par une remontée concomitante de la productivité de ces intrants. L'interprétation est assez claire : d'une part, la décroissance de l'utilisation des engrais minéraux n'a pas entraîné de baisse catastrophique de la production, et d'autre part, il est vraisemblable que dans la période antérieure, les surconsommations d'engrais étaient liées au système d'aides proportionnelles à la production. Cet effet pervers des aides était accentué par les considérations de risque, la sur-fertilisation (avec son inévitable conséquence, les exportations accrues de l'azote inutilisé) permettant de compenser dans une certaine mesure les effets des variations dans les conditions climatiques. La suppression des aides en volume et la hausse du prix des engrais ont permis de revenir à un usage économiquement plus rationnel.

La traduction géographique de ce phénomène fait apparaître une différenciation régionale marquée opposant la France des excédents d'azote et des risques de pollution par les nitrates, à celle de la France des herbages et des cultures spécialisées (caractérisées par d'autres risques de pollutions). Là encore, on retrouve la carte de l'expansion du maïs.

La même tendance que pour les engrais azotés peut être observée pour les autres intrants (herbicides, insecticides, etc.), mais avec un décalage de quelques années, la décroissance ne s'amorçant vraiment qu'à la fin des années 90.

L'intensification de la conduite des prairies

La régression des surfaces en prairies, et leur remplacement par des cultures annuelles, maïs notamment, s'est accompagnée d'une intensification de la conduite des prairies conservées. Celle-ci a

pris la forme d'une augmentation importante de la fréquence de fertilisation minérale, permettant une augmentation de la fréquence des coupes, et donc du rendement fourrager des parcelles. Là aussi la figure générale pour l'ensemble des prairies recouvre de grandes variations régionales. L'intensification est caractérisée à la fois par la fréquence des parcelles de prairies fertilisées et par les doses d'engrais azoté appliquées. Une classification utilisant 5 critères d'intensification permet de mettre en évidence 4 groupes de régions, les plus intensives étant les régions de l'Ouest, les moins intensives celles de l'Est et du Sud-Est. C'est d'ailleurs dans ces dernières régions qu'on trouve les pratiques d'estive, utilisant les prairies permanentes des massifs montagneux.

Estives et gardiennage

Les pratiques d'estives et de transhumance se sont maintenues dans presque tous les massifs montagneux grâce à des structures foncières collectives, les sections de commune, dont les principaux usages sont la chasse, les coupes de bois et le pâturage. Dans le seul massif alpin, avec plus de 680 000 ha, les alpages accueillent chaque année 100 000 bovins et 800 000 ovins. Le principal moteur de ces pratiques reste le gardiennage, qui, selon qu'il repose sur l'usage de parcs non gardés ou une présence des bergers sur place, induit des modes de rapports avec la faune sauvage, et notamment les loups et les ours, différents.

L'utilisation des prairies naturelles situées en altitude par les animaux des troupeaux locaux ou transhumants à une grande importance pour la biodiversité, à la fois pour éviter la fermeture des milieux ou limiter les risques d'avalanche, mais également du fait qu'elle est à l'origine de nombreux problèmes de cohabitation entre la faune sauvage et l'agriculture. L'utilisation des alpages est une composante importante de la politique de la Montagne.

Encadré 2-7. La politique de la montagne et le pastoralisme

La politique de la montagne est ancienne. Elle remonte aux premières mesures prises en 1860 pour limiter les effets catastrophiques de l'érosion. Cette politique de restauration et de conservation des terrains en montagne était menée par l'administration forestière et concernait déjà, pour partie, le pastoralisme.

Mais il faut attendre la loi de 1972 pour voir apparaître les premiers éléments d'une politique agricole spécifique, avec la loi relative à la mise en valeur pastorale en montagne. Elle relance et organise l'activité pastorale en créant trois outils complémentaires :

- les **associations foncières pastorales** qui regroupent les propriétaires de pâturages, et accessoirement de forêt, afin d'assurer une gestion commune des terrains ;
- les **groupements pastoraux** qui offrent un cadre d'association aux éleveurs montagnards et leur donnent un plus grand pouvoir de négociation tout en favorisant une amélioration des techniques d'élevage ;
- les **conventions pluriannuelles de pâturage**, contrats de location dérogatoires au statut des baux ruraux, qui concilient sécurité des preneurs et particularisme pastoral.

Parallèlement l'État, à travers le Fonds de rénovation

rurale, puis le Fonds interministériel du développement et d'aménagement rural (FIDAR), finance la majorité des travaux d'amélioration pastorale. C'est à cette époque, en 1974, que l'indemnité spéciale montagne est créée. C'est l'aide la plus connue, mais il en existe de nombreuses autres. 1974, c'est aussi la naissance du premier service pastoral en Haute-Savoie. Les services pastoraux sont des associations chargées de favoriser et de soutenir le pastoralisme.

En 1985, la loi relative au développement et à la protection de la montagne met en place un dispositif d'ensemble qui touche la plupart des secteurs de la vie économique et sociale dont, bien sûr, l'activité pastorale. Elle est basée sur le concept d'auto-développement et donne aux acteurs locaux les moyens réglementaires et financiers de leurs actions. C'est la création des comités de massifs, notamment ceux des Alpes du Nord et du Sud, du Fonds d'intervention pour l'auto-développement en montagne (FIAM) et des taxes départementales et communales sur les remontées mécaniques. L'État, avec ses nouveaux partenaires et sur la base d'une politique définie localement, notamment dans le cadre des contrats de plan État-Région, poursuit sa politique en faveur du pastoralisme.

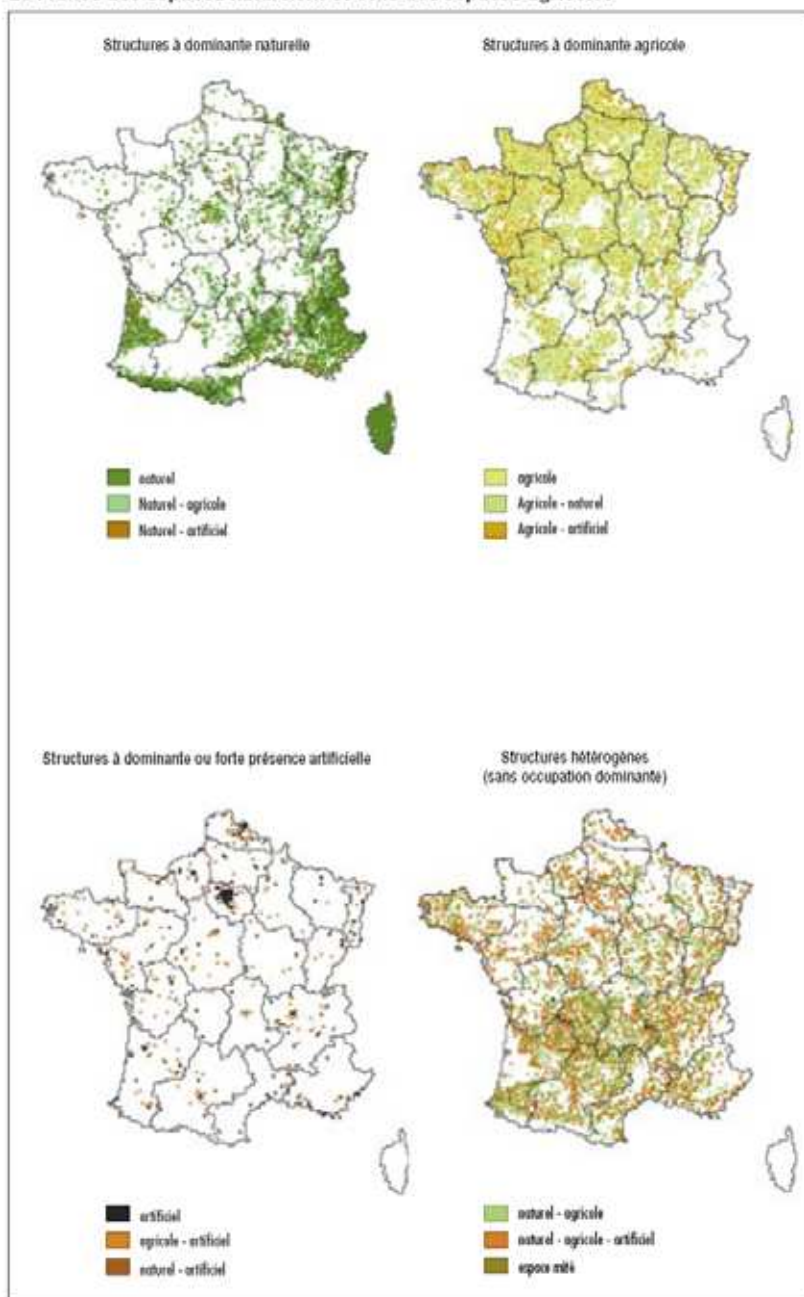
La traduction des transformations dans la structure des paysages ruraux

Les tendances décennales des transformations décrites ci-dessus aux niveaux national et régional ont profondément marqué les paysages ruraux. Pour en appréhender les effets au niveau local, plusieurs sources sont disponibles, depuis les recensements agricoles successifs jusqu'aux différentes

couvertures procurées par les satellites à travers la typologie de CORINNE LAND COVER. Une vision plus fine peut être dégagée à partir des grilles TERUTI. Elle a permis de réaliser une typologie des paysages fondée sur l'hétérogénéité / homogénéité des usages. Trois catégories d'usages dominants (Naturel, Agricole, Artificiel) sont définies, ainsi qu'une catégorie dérivée, d'usages hétérogènes (Slak et al., 2001).

L'objectif d'une telle typologie est d'évaluer les possibilités d'une coexistence entre agriculture intensive et espaces naturels, à l'échelle des paysages. L'examen des quatre cartes obtenues permet d'observer une nette prédominance des espaces à dominante agricole et des espaces à dominante hétérogène. Les espaces à dominante naturelle recourent pour l'essentiel les massifs montagneux, la Corse et quelques espaces de plaines de l'est et du Centre. Ces figures sont caractéristiques du territoire français, caractérisé par la diversité de ses paysages. Dans ce contexte, la plupart des régions, y compris les plus intensives, comme la Bretagne ou le Sud-Ouest, doivent tenir compte de la valeur économique des paysages et des milieux naturels. Ces caractéristiques structurelles du territoire français rendent plus difficile une politique d'organisation du territoire et de gestion de l'intensification agricole fondée sur le dualisme des espaces.

La France des espaces naturels... et celle des espaces agricoles



Source : AGRESTE - Enquête sur l'utilisation du territoire (Teruti) 1992

AGRESTE CAHIERS N° 1 - MARS 2001 17

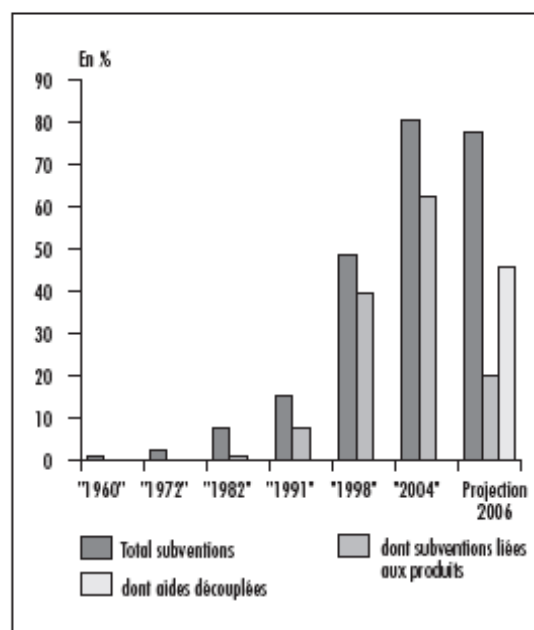
2.3.3. Les résultats : des performances techniques aux résultats économiques

Les résultats économiques du processus de modernisation décrit ci-dessus sont assez paradoxaux, car ils reposent sur des performances techniques remarquables, mais ont un coût social important. Par ailleurs, la modernisation agricole basée sur la substitution massive des intrants industriels aux ressources naturelles et aux services des écosystèmes a accru considérablement la dépendance de

l'agriculture vis-à-vis de ses fournisseurs. Comme parallèlement, l'agriculture s'est trouvée confrontée à l'émergence, puis à la concentration de la distribution alimentaire, elle n'a pas vraiment pu conserver les gains de productivité réalisés. Ceci est dû à un ensemble de mécanismes dont le principal est celui du ciseau des prix. L'interprétation de ce phénomène de captation des gains de productivité peut être faite en terme de contribution du secteur agricole à la croissance économique d'ensemble. Mais il faut alors, pour être complet, prendre en compte le coût social total de l'intensification agricole, incluant le coût d'usage des ressources naturelles et de l'environnement, ou même à minima, le coût des dommages environnementaux. Ce constat avait d'ailleurs conduit il y a déjà quelques décennies J. Poly à tirer la sonnette d'alarme et à explorer les voies d'une agriculture plus économe et autonome.

Les indicateurs de performances agrégés rendent compte de ce mécanisme de dépendance, et l'on voit clairement que la croissance de la production agricole en valeur est étroitement corrélée à celle des consommations intermédiaires. Le revenu net agricole global n'a cessé de décroître depuis les années 70, et ce n'est que par une diminution drastique du nombre d'agriculteurs que le revenu net par actif a pu tout juste se maintenir au cours de deux décennies, avant de progresser à partir de 1990 sous le double effet d'un ralentissement de la diminution de la population active agricole et d'une croissance des aides. Ainsi, en 2004, plus de 80% du revenu net des exploitations agricoles (RNEA) était constitué par les subventions et aides directes.

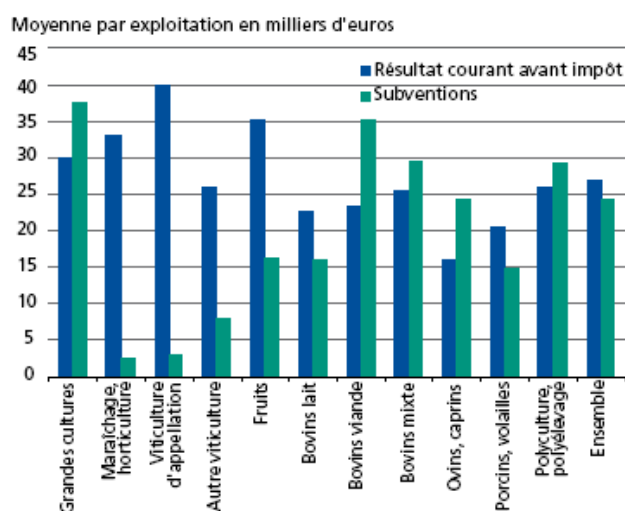
Part des subventions dans la formation du RNEA



Note : les années sont calculées comme des moyennes triennales des années $n - 1$, n , $n + 1$.

Source : INSEE - Comptes de l'agriculture, calculs SCEES

Importance des subventions dans le résultat courant avant impôt* en 2003



Source : ministère de l'Agriculture et de la Pêche (Scees - Réseau d'information comptable agricole).

Cette figure globale masque de grandes disparités entre systèmes de production, puisque en moyenne, les subventions par exploitation représentaient en 2003 38 000 € pour les grandes cultures, 35 000 pour les bovins viande et moins de 10 000 € pour les exploitations en Fruits et légumes, Viticulture. La disparité moyenne par système recouvre, on le sait, des disparités encore plus grandes au niveau des exploitations.

2.3.4. Comment prendre en compte des impacts de l'intensification agricole sur l'environnement

Le processus de modernisation agricole a été, on l'a vu, largement guidé par des préoccupations qui étaient plus marquées par le souci d'une autonomie alimentaire de la France, puis de l'Europe, que par celui de préserver la biodiversité et l'environnement. Il n'est donc pas surprenant qu'il n'y a pas eu de monitoring des impacts environnementaux.

Il n'existe pas de statistiques ou d'indicateurs de la performance environnementale de l'agriculture, qui permettrait de donner un bilan économique complet du processus de modernisation agricole. Comme l'ont souligné Meynard et Girardin (1991), "c'est peut-être plus par le caractère restrictif de ses critères d'évaluation que par ses objectifs que l'agriculture actuelle peut-être qualifiée de productiviste. On n'observe généralement pas d'autres critères (évolution d'indicateurs physiques, chimiques ou biologiques de fertilité, qualité alimentaire des produits récoltés, bilans entrée-sortie d'éléments minéraux, etc.)".

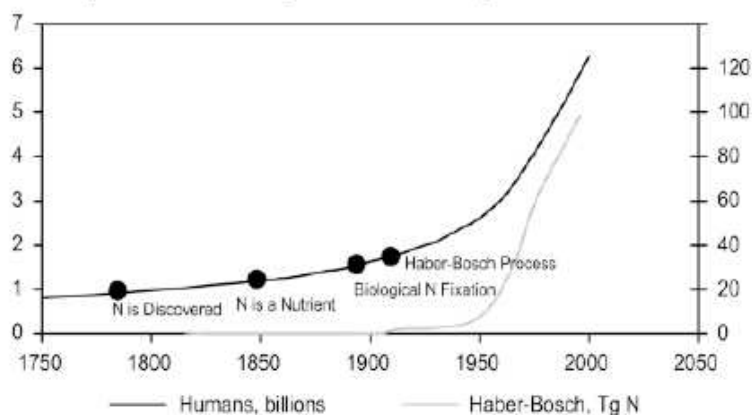
Même avec une sensibilité accrue du public à ces questions, la question du monitoring constitue un défi pour la recherche et les appareils statistiques publics. D'abord, parce qu'il est difficile de donner une méthodologie unique pour appréhender tous les impacts du processus de modernisation et d'intensification de l'agriculture sur la biodiversité. Et ensuite parce qu'il y a peu d'observations longues sur les populations et les écosystèmes. Ces questions seront abordées dans le Chapitre 1.

Nous allons prendre comme exemple de ces difficultés le cas du monitoring de l'azote.

Jusqu'à la mise au point du procédé d'extraction de l'azote atmosphérique (Haber-Bosch, 1910), la seule source d'azote réactif était la fixation biologique par les micro-organismes. Pour cette raison, le cycle de l'azote était caractérisé par des flux relativement peu importants, ne représentant que 1% du stock total de la planète (Galloway & Cowling, 2002).

A partir des années soixante, l'explosion de la production d'azote réactif par le procédé HB a modifié profondément cette situation, et a engendré des cascades d'azote nouvelles entre les différents compartiments de la biosphère.

Figure 1. Global population trends (36, 53) with key dates for the discovery of N as an element in the periodic table and its role in various biogeochemical processes. Also shown is an estimate of the annual production of N_r by the Haber-Bosch process.



Les impacts de la concentration d'azote dans les différents compartiments sur la biodiversité obéissent à des mécanismes écologiques différents selon que l'on considère les écosystèmes terrestres ou aquatiques. Dans les agroécosystèmes, l'apport d'azote modifie les données de la compétition pour la ressource, et affecte par exemple la composition spécifique des prairies en réduisant leur biodiversité. Dans les systèmes aquatiques, l'azote en excès provoque le développement d'algues et l'eutrophisation.

Pour appréhender les impacts des pratiques de fertilisation minérale et d'épandage des effluents d'élevage à l'échelle des écosystèmes, l'Union Européenne a développé une méthodologie indirecte, fondée sur le concept de Balance Globale des Eléments Nutritifs (Gross Nutrient Balance). La balance des éléments nutritifs inclut toutes les émissions de composés organiques et minéraux dans le sol,

l'eau et l'air. Elle est établie sur la base d'un modèle agronomique simple, en couplant des données des enquêtes de structure sur les exploitations, et les données d'utilisation du sol issues de la base de données CORINNE LAND COVER, à l'échelle d'unités de 10 km².

Les résultats font apparaître la position originale de la France, qui est caractérisée par une grande dispersion régionale des doses appliquées et des balances globales. On peut ainsi identifier facilement les régions à risques, du point de vue de l'impact des pratiques de fertilisation sur les écosystèmes.

Au fur et à mesure que nos connaissances sur l'impact écologique des méthodes de l'agriculture moderne se précisent, il devient évident que les mesures habituelles de productivité et d'efficacité sont biaisées en ce sens qu'elles ignorent à la fois la contribution des actifs naturels, tels la biodiversité ou les services des écosystèmes, à la formation du produit agricole, et les coûts induits de l'intensification sur les écosystèmes. En effet, les ressources et services, n'étant pas appropriés, n'ont pas de prix, et ne sont pas intégrés dans les comptabilités agricoles privées ou dans la comptabilité nationale.

Plusieurs tentatives de mesures ponctuelles ont été effectuées par différents auteurs dans différents pays. Ainsi, Pretty et al. (2000) ont évalué les coûts externes induits par l'agriculture, en se limitant aux coûts financiers mesurables, à 208 Livres/ha en 1996. Cette somme considérable sous-estime très certainement le véritable coût social lié à la production agricole.

Des mesures partielles de l'importance du biais de productivité ont été tentées sur des séries chronologiques de l'agriculture américaine, et sur la base d'un modèle incorporant les *trade-off* entre la production agricole et le coût des mesures de réduction de la pollution induite. Ball et al. (1994) ont évalué le biais de productivité introduit par la non prise en compte des coûts induits par l'excès d'azote à une fourchette comprise entre 12 et 28%.

Enfin, différents modèles destinés à estimer la contribution du capital naturel à la croissance économique ont été proposés et aboutissent à des mesures du Produit National Net (Thampapillai & Uhlin, 1997). Malgré l'ampleur du problème et l'existence de méthodologies économiques validées, peu de modifications ont été apportées au système statistique français, dont les missions restent marquées par les conditions de la modernisation agricole des 40 dernières années. Il est alors d'autant plus important de disposer de mesures indirectes.

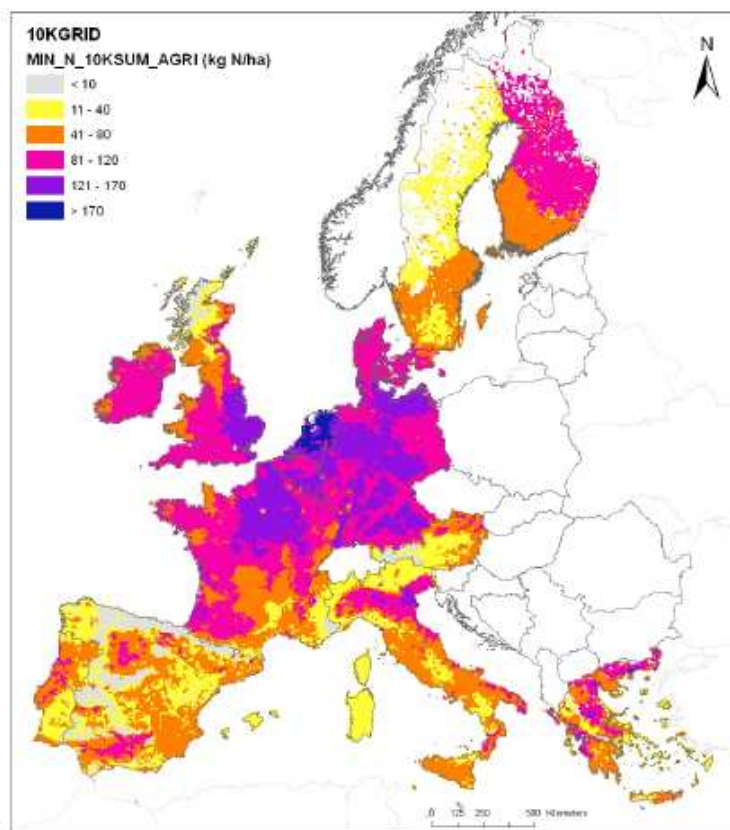


Figure 4.17 European map of nitrogen mineral fertiliser input per agricultural area in EU15, average on 10 km² area. (In Sweden and Finland the white colour indicates the absence of agricultural land within the 10 km² area).

3. Agriculture et biodiversité : des synergies à développer

Nous venons de présenter l'élaboration du modèle de l'agriculture productiviste, depuis la constitution de ses bases scientifiques au XIX^e siècle, jusqu'à sa prise en charge industrielle dans la seconde moitié du XX^e siècle. La question que nous posons maintenant est celle de la possibilité pour l'agriculture de produire efficacement, et de façon respectueuse de l'environnement et des ressources naturelles, dans un contexte nouveau de ressources rares et de concurrence pour l'usage des terres.

Nous présenterons d'abord les grands enjeux et les défis du moment, qui modifient profondément le contexte de l'activité agricole, puis nous verrons que des synergies entre biodiversité et production agricole existent et/ou représentent une source d'économie et d'efficacité et qu'elles peuvent donc être utiles dans la conception des nouveaux agro-écosystèmes. Cependant, le problème n'est pas seulement technique et agronomique ; il touche autant les visions du monde véhiculées par le modèle productiviste, et celles véhiculées par le monde de la conservation de la Nature. La compréhension de la genèse de ces visions est indispensable pour élaborer des modèles nouveaux, dans une perspective de développement durable.

3.1. Un contexte nouveau marqué par l'incertitude

3.1.1. L'enjeu alimentaire, côté offre et côté demande

Depuis Malthus, la question du rapport entre le rythme de progression des ressources alimentaires et celui de la population constitue la toile de fond de tout débat technique sur l'agriculture et l'alimentation à l'échelle de la planète. Elle revêt deux aspects, quantitatif et qualitatif, et peut être envisagée sous l'angle de la production, mais aussi sous celui de la demande et des régimes alimentaires (Malassis, 1997).

Un aspect fondamental de la question alimentaire est celui du régime alimentaire, et de sa composition en produits carnés. Cette question est très liée à celle des besoins en terres agricoles. En effet, comme la transformation des végétaux en produits animaux a un très faible rendement (7 pour 1 pour la viande bovine, 3 pour 1 pour les monogastriques), une réduction modeste de la consommation de produits carnés dans les pays riches pourrait libérer proportionnellement beaucoup plus de terres que ne pourrait le faire l'intensification de la production végétale (Roberts, 2008). Et cela d'autant plus que l'on a atteint dans de nombreuses régions du monde le plafond des rendements. La question est alors de savoir quels nouveaux systèmes d'élevage et de production de viande seraient compatibles avec l'augmentation des besoins en terres pour la production de céréales. Elle entretient bien évidemment un rapport étroit avec la question des paysages et de la biodiversité.

Dans les pays développés, si le spectre de la famine s'est éloigné, grâce à la production de masse, il a été remplacé par de nouvelles formes d'épidémies²⁴, et par la peur des grandes crises sanitaires (Roberts, 2008). La fragmentation des matières premières agricoles en composants élémentaires, ensuite assemblés en de nouveaux produits alimentaires, ainsi que l'hégémonie des formes concentrées de distribution, ont contribué à couper le consommateur de l'agriculture, en même temps qu'à réduire la part de l'agriculture dans l'Euro du consommateur. Ces évolutions alimentent dans une large mesure ces peurs.

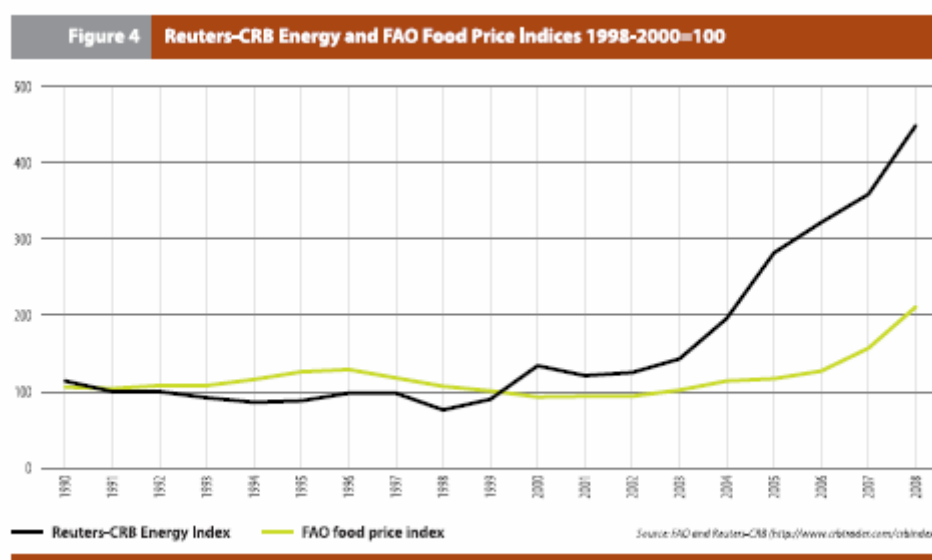
3.1.2. L'enjeu énergétique

L'agriculture moderne et industrialisée est un secteur gros consommateur d'énergie, à la fois parce que les principaux intrants utilisés sont riches en énergie fossile, notamment à travers la fabrication

²⁴ Ainsi, on parle d'épidémie pour l'obésité, qui serait liée à la conjonction d'un mode de vie et d'un mode d'alimentation.

d'engrais minéraux, et parce que la motorisation de plus en plus poussée la rend dépendante de ces énergies non renouvelables, menaçant ainsi la durabilité des modèles les plus intensifs en énergie.

La raréfaction de ces énergies et la montée concomitante des prix rendent la recherche de substituts de plus en plus urgente. Il est alors assez logique, d'un simple point de vue économique, de s'intéresser à la recherche de substituts aux intrants à fort contenu en ressources non renouvelables. Or ces derniers peuvent être recherchés et trouvés assez naturellement dans l'agriculture elle-même, dans la mesure où par nature, celle-ci consiste à transformer de l'énergie solaire en biomasse, via les surfaces de photosynthèse.



Ainsi est-on amené à évaluer les performances de l'agriculture à l'aide de son "empreinte énergétique"²⁵, mesurée en ha-équivalent-pétrole. La question de la "sole énergétique" se pose donc tout autant pour la production d'aliments et de fibres, que pour la production de bio-carburants à destination des autres secteurs. Quelle part de la SAU faudrait-il consacrer à la production énergétique de substitution aux énergies fossiles utilisées actuellement par l'agriculture intensive ? Est-il possible, à l'échelle de la ferme ou du paysage, de concilier production de biomasse par la photosynthèse et production d'énergie renouvelable, comme l'énergie éolienne ? Et quels seraient les systèmes agricoles par lesquels on pourrait parvenir à une quasi-autonomie énergétique de l'agriculture ? Comment assurer la compatibilité entre cette nouvelle fonction de l'agriculture et le respect des écosystèmes ?

3.1.3. L'enjeu environnemental : pollutions globales et locales

Aujourd'hui, l'enjeu environnemental majeur pour l'équilibre de la planète est celui de la réduction des émissions de gaz à effet de serre. C'est un enjeu global, lié à l'utilisation et à l'épuisement des énergies fossiles. Dans la maîtrise de l'effet de serre, le rôle de l'agriculture peut être important, à travers la stabilisation voire même l'amélioration de son bilan carbone. L'enjeu énergétique est en effet couplé à celui de la réduction des émissions de gaz à effet de serre. Miser sur l'autonomie énergétique de l'agriculture, c'est aussi miser sur la réduction de ses émissions de GES. Comme pour l'énergie, l'apparition de nouveaux marchés liés au service de stockage du carbone pourrait modifier profondément les paysages agricoles, en revalorisant notamment les surfaces en prairies permanentes, ainsi que des pratiques agricoles nouvelles comme le non-labour ou le semis sous couvert végétal.

²⁵ Pour reprendre la métaphore de l'empreinte écologique introduite par Wackernagel et Rees (1996).

A cet enjeu global viennent se superposer une série d'enjeux locaux liés à des rythmes d'émissions de polluants (nitrates, phosphore, pesticides) dans les écosystèmes, notamment aquatiques, qui excèdent la capacité d'assimilation de ces milieux, conduisent à des suraccumulations et à des perturbations profondes et durables de leurs principales fonctions (Galloway & Cowling, 2002). Quoiqu'une partie des effets soient exportés en dehors des agrosystèmes, et affectent d'autres agents, les agriculteurs sont souvent les premiers touchés par les conséquences de ces émissions polluantes, soit dans leur propre santé, soit dans le fonctionnement de l'exploitation et dans leur environnement.

3.1.4. L'enjeu démographique et l'aménagement du territoire

Les défis démographiques et d'aménagement du territoire trouvent quant à eux leur fondement à la fois dans la croissance de la population, sa répartition sur le territoire, et les modifications structurelles induites par l'allongement de la durée de vie. Ces concentrations urbaines induisent des besoins nouveaux à la fois en termes de consommation alimentaire et de consommation de services, notamment récréatifs, et exercent donc une pression sur les territoires ruraux environnants.

Le défi démographique se décline également en termes de pyramide des âges. Avec une espérance de vie à la retraite de vingt ans, la demande de loisirs, d'espace récréatifs, de voyages et d'activités touristiques est croissante, et la demande de paysages de qualité ira en croissant.

La diversité des paysages a une valeur patrimoniale et identitaire élevée, et constitue une ressource économique à préserver. Elle est en effet, avec l'existence d'un réseau de communication remarquable, la base d'un secteur économique de première importance, celui du tourisme et des loisirs. Les paysages et la biodiversité constituent aussi, et de façon importante, un cadre de vie pour les populations humaines. Or, les paysages et la biodiversité sont étroitement liés à travers les habitats et les écosystèmes, et le rôle de l'agriculture dans leurs dynamiques, quoique non exclusif, est important. Quand le processus de modernisation se traduit par une dégradation des infrastructures et par un abandon des zones marginalisées économiquement, cela est généralement évalué négativement, et l'on tente de limiter ou de réparer ces effets.

3.1.5. L'enjeu sociétal : quels liens sociaux au-delà des relations marchandes ?

L'enjeu sociétal et relationnel peut être décrit aux deux niveaux de l'organisation de la production agricole elle-même, et des relations entre l'agriculture et les citoyens. Ces deux types de relations sont immergés dans un contexte global qui voit s'affronter deux grands modes de relations sociales, régulés soit par le marché, soit par les régulations collectives. L'enjeu sociétal recouvre bien entendu les questions d'équité, et notamment les deux questions des règles du commerce international et des soutiens aux revenus des agriculteurs.

La globalisation de l'économie et la généralisation des formes de relations marchandes sont un processus extrêmement puissant qui tend à s'imposer dans de nombreux secteurs de la vie sociale. Il présente beaucoup d'avantages, à la fois purement économiques, mais aussi dans la vie sociale, notamment si on le compare à d'autres formes de relations sociales dans lesquelles l'autonomie individuelle est contrainte par de nombreuses obligations et asymétrie de pouvoir. Il subsiste néanmoins de nombreux domaines de la vie économique et sociale pour lesquels les marchés sont inexistantes, peu adaptés et/ou non souhaitables. Ceci recouvre ce que les économistes appellent les défaillances du marché.

Chaque fois qu'un agriculteur effectue une pratique culturale ou un traitement qui affecte une ressource en dehors de son champ (l'eau par exemple, mais aussi les populations de ravageurs ou d'insectes utiles), il contribue, souvent sans en avoir conscience, à la gestion d'une ressource en propriété commune avec l'ensemble de ses voisins. C'est le cas par exemple des traitements fongicides ou insecticides, ou de l'adoption d'une variété transgénique, qui affectent la dynamique des pathogènes à l'échelle d'un territoire. Dans tous ces domaines importants, et souvent même stratégiques, pour la production agricole, on trouve un mélange de concurrence ou de solidarité et de

réciprocité. Les conditions nouvelles de production imposées par les marchés et la raréfaction des ressources naturelles pourraient paradoxalement redonner de l'importance aux modes de coordination et d'action ne passant pas par les marchés, mais qui sont tout aussi cruciaux pour l'adaptation de l'agriculture aux nouvelles conditions²⁶.

Dans une société qui est devenue largement urbaine, en l'espace de deux générations, les liens directs, familiaux, entre citadins et agriculteurs se sont considérablement distendus, et ont été remplacés en grande partie par des relations marchandes plus ou moins directes. Il en est résulté une méconnaissance profonde des citadins de ce que sont les réalités du monde agricole, et notamment la diversité des situations économiques et sociales des agriculteurs.

On assiste cependant à un regain d'intérêt de la part de certaines franges de la population pour une alimentation à la fois plus "naturelle" et plus diversifiée, et pour des circuits à la fois plus courts et personnalisés, ancrés dans une société locale. Le concept de *food chain* est alors appelé à être remplacé par celui de *food shed* (Kloppenbergh, 1991; Brunkhorst & Rollings, 1999). Globalement, ces mouvements de différenciation de la consommation alimentaire contribuent à construire un système agro-alimentaire diversifié, et peuvent contribuer au maintien de la diversité des agricultures et des paysages. En effet, si les consommateurs ressentent le besoin de produits de consommation variés et de modes de vie différents, ils peuvent plus facilement comprendre que la biodiversité est importante aussi dans la nature en général, et dans l'agriculture en particulier. Cela peut induire un changement de priorités, au niveau local d'abord, puis au niveau national et européen. Mais ces besoins nouveaux de diversité, de services et de qualité de l'environnement doivent rencontrer un écho auprès des agriculteurs, et ils les appellent à une modification profonde de leurs références et de leurs pratiques. La multiplication des indications géographiques de provenance, des appellations d'origine, est sans aucun doute une stratégie qui émane d'abord des agriculteurs, mais elle répond évidemment à un besoin d'identification et de confiance de la part des consommateurs. Même si le lien entre le pays réel et l'image du pays véhiculée par le produit est souvent tenu, le succès commercial de ces stratégies témoigne d'un réel besoin.

3.1.6. Quelles pondérations des enjeux ?

La question qui est posée par la diversité, l'importance et l'intrication de ces nouveaux enjeux est celle de la priorité qui doit leur être accordée, à l'échelle de l'exploitation agricole et de la société, et de leur intégration dans les politiques d'aménagement du territoire.

La raréfaction des ressources et la croissance de la demande alimentaire déclenchent une course poursuite entre les prix des intrants et les prix agricoles, qui tourne pour l'instant en la défaveur des prix agricoles. La répercussion des vrais coûts de la consommation énergétique au stade de la production agricole devrait donc avoir, à un terme assez proche, un impact sur les allocations de la terre et sur les pratiques culturales. La conception de systèmes de production agricole à bas niveau d'intrants basés sur les ressources épuisables est donc une urgence.

Dans le contexte d'une société d'abondance de marchandises et de rareté des ressources naturelles, la diversité tend à devenir une norme d'évaluation et d'action qui contrebalance désormais la productivité. C'est une évolution générale qui tient à la fois au souhait des consommateurs, pour lesquels la diversité est une garantie de liberté de choix, et aux contraintes rencontrées dans l'usage des ressources naturelles et de l'environnement. Cette évolution dans les valeurs et dans les préférences sociales s'étend peu à peu à l'agriculture.

C'est pourquoi il est indispensable d'évaluer les opportunités offertes par la biodiversité dans l'offre de services aux nouveaux agro-écosystèmes.

²⁶ On trouvera dans l'ouvrage de J. Pretty (2007) de nombreux cas d'étude, dispersés à travers le monde, montrant comment l'action collective permet de surmonter de nombreux problèmes issus d'une systématisation du modèle individualiste et productiviste.

3.2. Arguments pour une valorisation nouvelle de la biodiversité par l'agriculture

Les arguments en faveur d'une révision des modes de conception des systèmes de production agricole sont doubles : d'abord, il devient socialement mal accepté de soutenir une agriculture qui exerce une pression forte sur l'environnement et la biodiversité, mais surtout, il peut être économiquement rentable pour l'agriculteur de changer ses pratiques, car il peut ainsi profiter directement dans sa ferme d'une amélioration de l'environnement (Mollard et al., 2002; Dron, 2003). Cette analyse fonde les différents modèles présentés et mis en compétition avec le modèle "productiviste". Ces modèles s'appuient sur un mode de pensée emprunté à l'écologie, que nous qualifierons, en reprenant les termes de la FAO (2003), d'approche "écosystème". Nous allons d'abord présenter les travaux qui fondent en théorie la possibilité d'utiliser la biodiversité comme un input de la production agricole, puis nous donnerons quelques exemples d'utilisation de la biodiversité.

En effet, après avoir tenté de maîtriser les processus naturels, pour s'en affranchir et se rapprocher des conditions de production de l'industrie, les agronomes et certains agriculteurs mesurent aujourd'hui la vanité et le coût de cet effort. Les économistes quand à eux analysent plus en détails les processus à l'œuvre dans la production agricole, élargissent le champ de leurs modèles et prennent en compte la diversité dans les analyses économiques (Dorrough et al., 2007; Jackson et al., 2007). Dans ces travaux, on fait l'hypothèse que la biodiversité a une valeur productive, c'est-à-dire qu'elle bénéficie à la productivité et à la stabilité des agro-écosystèmes, et que réciproquement, l'agriculture peut aussi avoir des effets bénéfiques pour la biodiversité. Les démonstrations se situent soit au plan théorique, soit au plan empirique.

3.2.1. La valeur productive de la diversité pour l'agriculture : une approche théorique

Pour mettre en évidence la valeur productive de la biodiversité, Chavaz raisonne sur un agro-écosystème virtuel qu'il divise fictivement en sous-unités homogènes et par construction moins diversifiées que l'écosystème global, tout en conservant le même niveau de ressources. Il identifie et décrit quatre effets de la biodiversité utiles à la production : effet de complémentarité, effet d'échelle, effet de convexité, et effet catalytique.

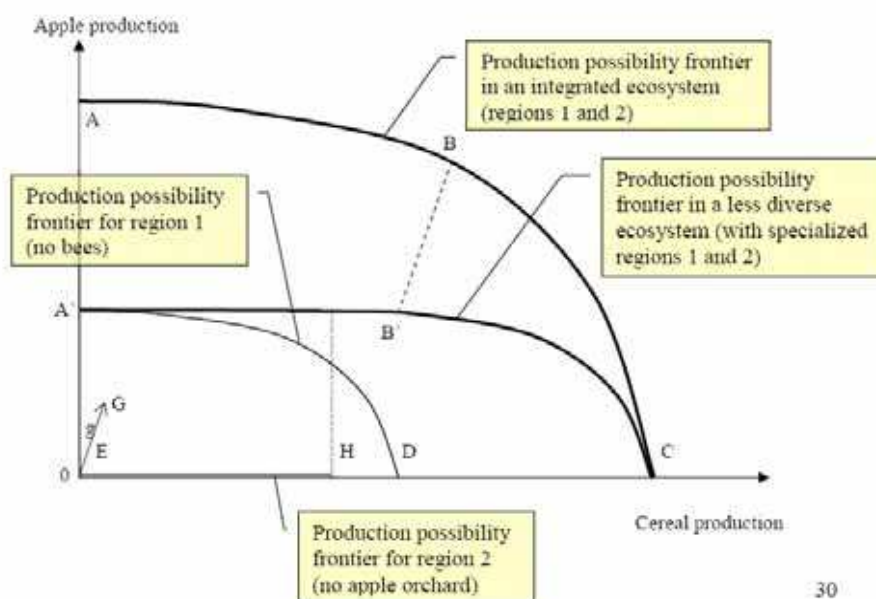
Soit un agro-écosystème virtuel constitué de la terre et des abeilles, et dans lequel on cultive au départ des céréales et des vergers dans une proportion variable. Le système intégré au départ est représenté (Figure 2, ci-dessous) par la frontière²⁷ des possibilités de production ABC.

En A'B'C, l'agro-écosystème initial a été divisé en deux régions également dotées en ressources : dans l'une, il n'y a pas d'abeille, et la frontière de production est A'D ; dans l'autre, il n'y a pas de verger, et la frontière de production est EH. En C, l'agro-écosystème est spécialisé en céréales : il n'y a pas de perte de productivité, car les abeilles ne sont d'aucune utilité pour les céréales qui sont autogames. En A, l'agro-écosystème est spécialisé en arboriculture : comme il y a perte du service de pollinisation fourni par les abeilles, la productivité chute et la frontière de production se situe maintenant en A'. Le passage de ABC en A'B'C est dû entièrement à la ségrégation spatiale, et à la perte de la complémentarité entre les abeilles et les vergers. La diversité à l'échelle du paysage permet donc de mobiliser les différentes complémentarités écologiques entre productions agricoles et biodiversité dans l'agro-écosystème.

Finalement, l'hypothèse de la valeur productive de la biodiversité pour la conception et la mise en place de systèmes de production agricole durables peut être examinée par une revue de la littérature écologique et agronomique.

²⁷ La frontière des possibilités de production est le lieu géométrique des combinaisons de facteurs les plus efficaces.

Figure 2: Measuring the productivity effects of biodiversity



Dans une approche empirique, appliquée au cas de l'élevage extensif de moutons en Australie du Sud, Dorrough et al. (2007) montrent qu'il est préférable, pour le maintien de la diversité de la flore, d'utiliser un pâturage tournant, plutôt que de mettre en défens une partie du territoire et de l'abandonner à sa dynamique naturelle, tout en procédant à une fumure accrue des pâturages restants. Ils soulignent que les effets d'une intensification des parcours sont non seulement mesurables à l'échelle des parcs, mais aussi à celle du paysage, du fait des effets externes induits par la fertilisation. Ils introduisent ainsi une dimension nouvelle, absente des modèles de "*Land sparing*" (cf. infra), qui prend en compte les effets positifs de la gestion raisonnée de l'utilisation des parcours sur leur biodiversité.

3.2.2. Deux exemples de la valeur de la diversité

. Les mélanges de variétés

La plupart des champs mis en culture comportent une seule variété, sélectionnée sur la base de critères divers, allant du potentiel de rendement à la résistance aux maladies, en passant par la longueur des pailles et la résistance à la verse, ou la valeur boulangère, par exemple. En fait, un champ comportant un seul et même gène de résistance à un pathogène exerce une très forte pression de sélection sur celui-ci, ce qui induit un contournement en général très rapide de la résistance introduite par le sélectionneur. Le cumul de plusieurs gènes de résistance dans une même variété conduit, par le même processus, à accélérer l'apparition de patho-types virulents pour tous. Comme l'indiquent de Valavielle-Pope et ses co-auteurs (Mille et al., 2006), la stratégie pour contrer ce processus peut consister à réintroduire une diversité de variétés dans le champ. Techniquement, cela peut se décliner soit en mélangeant les variétés sur une même parcelle, soit en cultivant ces variétés dans un arrangement spatial *ad hoc*, mosaïque ou bandes. Alors que Zhu et al. (2000) ont expérimenté les mélanges en bandes, permettant une récolte séparée des variétés, les chercheurs européens ont plutôt expérimenté les mélanges de variétés. Tous ont obtenu des résultats identiques, favorables aux mélanges, et ont pu préciser les conditions optimales de mise en œuvre.

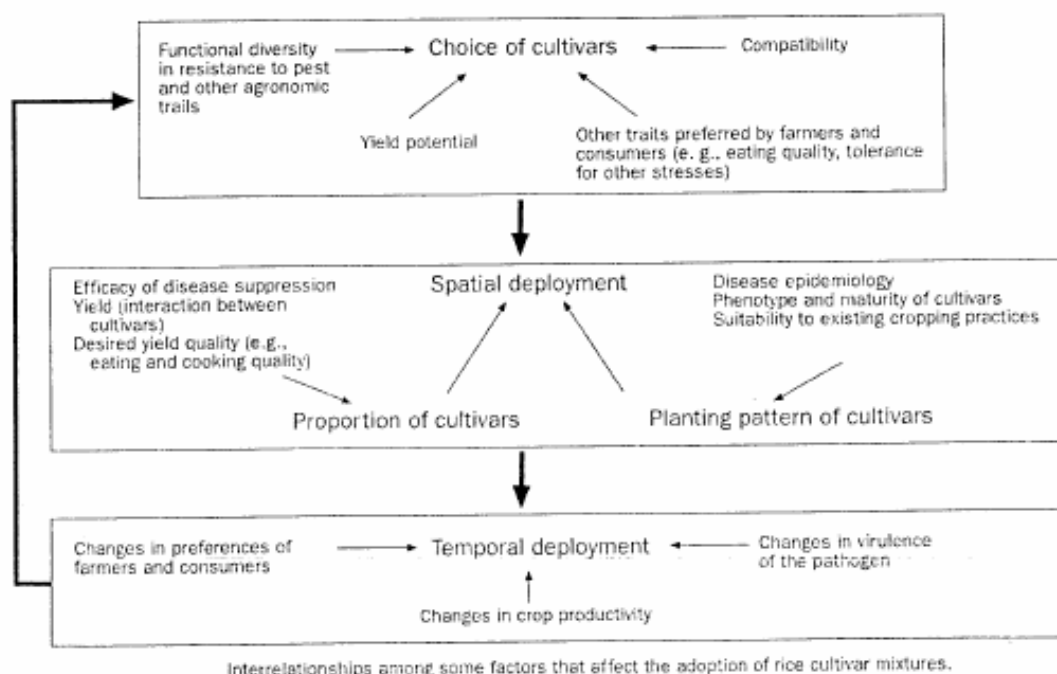
Le critère utilisé pour comparer les résultats obtenus en variété pure et en mélange est le ratio équivalent-terre (*Land Equivalent Ratio*). Cet indice est la somme de deux ratios, le premier entre le rendement de la variété A en culture mixte sur le rendement en monoculture, le second à l'identique

pour la culture B. Le *Land Equivalent Ratio* est supérieur à 1 pour tous les essais chinois sur riz, qui ont porté sur des milliers d'hectares (Zhu et al., 2000).

Les éléments d'explication avancés reposent sur l'effet de dilution, l'effet de barrière, la modification du micro-climat, la réduction de la pression de sélection sur le pathogène, et la compétition éventuelle entre pathogènes. Au plan agronomique, on peut mentionner trois effets : la complémentarité dans l'usage des ressources, la compensation au niveau du tallage, et la réduction de la verse.

Comme on peut s'y attendre, la principale contrainte dépend de la destination de la récolte, et des contraintes de la filière de transformation correspondante. Pour les cultures destinées à l'alimentation animale, ou pour les cultures dont la transformation n'est pas fondée sur la variété, les mélanges au champ ne sont pas un inconvénient. Pour celles qui sont destinées à la consommation humaine et/ou demandent une identification et une traçabilité fondée sur la variété, la récolte séparée est une contrainte forte, et la mise en œuvre de mosaïques ou de bandes implique des coûts supplémentaires.

Au plan réglementaire, il y a en France la possibilité d'homologuer des mélanges de variétés, les critères de distinction, homogénéité et stabilité étant appliqués aux lignées pures constituantes, et les tests agronomiques étant appliqués au mélange.



IRRN 28.2

La valeur des services de pollinisation

Le rôle des insectes dans la pollinisation, quoique reconnu depuis longtemps, reste encore obscur sur bien des aspects, notamment sur l'importance de la complémentarité entre espèces (Projet Européen ALARM²⁸). Le déclin des populations d'insectes pollinisateurs sauvages a conduit très tôt à la création d'un marché du service de pollinisation, entre par exemple les apiculteurs et les arboriculteurs (Cheung, 1973). Dans ce marché, on substitue en fait des abeilles domestiques ou des bourdons à une diversité d'espèces d'abeilles sauvages (il y a en France une centaine d'espèces d'abeilles sauvages). Mais il semble que l'efficacité de la substitution ne soit pas aussi élevée, ce qui tendrait à démontrer qu'il y a en fait un rôle de la diversité spécifique en soi (voir Chapitre 2).

²⁸ Assessing Large Scale Environmental Risk for Biodiversity with tested Methods: <http://www.alarmproject.net>

Galai et al. (2008) ont récemment estimé la valeur du service de pollinisation rendu par les abeilles sauvages, en terme de valeur de la production agricole mondiale. Ils se sont appuyés sur la définition d'un ratio de dépendance de la production par culture, pour les 100 principales cultures d'importance mondiale. La suppression des pollinisateurs conduirait à une perte de 10% environ de la valeur de la production, avec des taux très variables selon les régions et les cultures.

Les insectes semblent de façon générale être des vecteurs importants de beaucoup de services rendus par la biodiversité dans le cadre des agro-écosystèmes. Ils peuvent réguler les populations de ravageurs des cultures, et être utilisés dans la lutte biologique. Dans cette orientation de la recherche, on découvre de plus en plus l'importance de l'organisation des paysages, depuis les bords de champs jusqu'aux bosquets et aux forêts, en passant par les haies et ruisseaux (Tscharntke & Brandl, 2004). Fragmentation et connectivité de la matrice paysagère semblent donc être des paramètres primordiaux de la dispersion et de la disponibilité des auxiliaires des cultures (voir Chapitre 2).

3.3. Ségrégation spatiale ou intégration ?

Bien qu'intellectuellement séduisante, l'idée d'une intégration de la biodiversité dans la conception de nouveaux agro-écosystèmes ne va pas de soi dans la pratique, pour des raisons qui tiennent à la fois à sa difficulté intrinsèque et à l'histoire de l'agriculture. Les analyses précédentes ont souligné les divergences entre le mode de développement et la gestion actuelle du secteur agricole, d'un côté, et le mouvement scientifique et social qui a conduit à l'élaboration de la biodiversité comme un des éléments centraux d'un mode de développement durable. Au cœur des oppositions se trouvent les conceptions de la Nature, et la vision que les uns et les autres se font de leur propre rôle social, et de l'impact de l'activité agricole sur la Nature.

Le débat est largement biaisé par des conflits de points de vue et d'intérêts entre le monde de l'agriculture et des agronomes, d'un côté, et celui des protecteurs de la nature et des écologistes, de l'autre. En apparence, le conflit porte sur les priorités. Pour les uns, la priorité est de nourrir la planète, pour les autres, de conserver la biodiversité. Mais d'un côté, les tenants de l'intensification de l'agriculture doivent intégrer l'importance des coûts sociaux de cette voie et la légitimité de la protection de la diversité biologique de la planète. De l'autre côté, les tenants de la protection de la biodiversité doivent intégrer la réalité, l'immensité et la légitimité des besoins alimentaires d'une fraction importante de l'Humanité qui vit dans la pauvreté, ainsi que les conséquences attendues de la croissance de la population à l'horizon 2050.

En présence de positions aussi légitimes l'une que l'autre, la tentation de sortir du conflit par la spécialisation des territoires est grande, et de nombreux scientifiques, y compris dans le domaine des sciences de la conservation, plaident pour cette solution, comme le souligne Perrings (2006).

La voie fondée sur la recherche de complémentarités entre les deux objectifs est récente, et part autant des agriculteurs eux-mêmes, que de milieux scientifiques. Elle met l'accent sur la nécessité et l'intérêt d'une approche de solution par l'intégration dans une perspective de développement territorial. Mais elle se heurte à la différence des modes de pensée et des histoires sociales de chacun des mouvements, de développement agricole d'une part, et de conservation de la Nature de l'autre.

Comme nous l'avons vu tout au long de la première partie, l'origine des politiques de conservation de la biodiversité est double. Il y a eu dès la fin du XIX^e siècle, dans le monde entier, un mouvement de création de Parcs Nationaux et de Grandes réserves, destinés à préserver des morceaux de Nature exceptionnelle. Ce mouvement était le plus souvent animé par des élites assez fortes pour convaincre les Pouvoirs Publics du bien fondé de leur projet du point de vue de l'intérêt collectif. Il reposait pour l'essentiel sur une appréciation des valeurs intrinsèques de la Nature (Barnaud, 1998).

Au cours de la seconde moitié du XX^e Siècle, les milieux scientifiques internationaux ont pris le relais, avec notamment le Programme Biologique International (Barnaud, 1998). Ces conceptions "préservationnistes" vont promouvoir l'idée que l'action humaine est néfaste à la Nature, et qu'il faut

"sanctuariser" les territoires à haute valeur biologique, c'est-à-dire en exclure toute activité humaine. Ce courant est encore très puissant, et tend même à s'imposer dans certaines situations de pays dépendants de l'aide internationale pour leur survie à court terme.

A la fin du XX^e siècle, nous avons vu comment les milieux scientifiques de la biologie et de l'écologie ont organisé ce que Takacs a appelé "l'opération Biodiversité", qui a abouti, en 1992, à la signature de la Convention sur la diversité biologique. Placée sous l'égide des Nations Unies, la convention et les conférences des parties qui l'ont suivie ont contribué d'une part à rétablir les préoccupations de développement au cœur des politiques de conservation, et d'autre part à souligner l'importance de la contribution de l'agriculture à la conservation de la biodiversité. Bien entendu, cette évolution politique globale s'est réalisée en étroite interaction avec les mouvements de conservation de la Nature, et a souvent été l'occasion de mobiliser et de fédérer les mouvements environnementalistes locaux ou spécialisés²⁹. Souvent, les Pouvoirs publics ont d'ailleurs soutenu ces mouvements pour acquérir de l'information et de l'expertise utiles à l'élaboration de leurs politiques (Lifran & Salles, 2004). Cette politique n'est d'ailleurs pas spécifique à la biodiversité.

Le Conseil et le Parlement ont récemment approuvé un plan de support financier aux ONG environnement. Une telle politique reconnaît le rôle irremplaçable des ONG pour surmonter l'asymétrie d'information fondamentale entre les Institutions européennes, les citoyens et les terrains : "les ONG sont essentielles pour coordonner et transmettre à la Commission les informations et les vues sur les nouvelles perspectives émergentes, telles la protection de la Nature et les problèmes environnementaux transfrontaliers (...) les ONG ont une bonne compréhension des préoccupations du public relatives à l'environnement et peuvent donc promouvoir leurs vues et les exprimer à la Commission (...) elles fournissent un contrepoids (...) aux intérêts des autres acteurs dans l'environnement, y compris les industries et les affaires, les syndicats et les associations de consommateurs" (JOCE, C110, E/27, 7 mai 2002). A côté des ONG basées à Bruxelles, on doit citer d'autres organisations qui ont plus le caractère de *think tank*, comme l'*Institute for European Environmental Policy* (IEEP) ou le *Land Use Policy Group* (LUPG).

Ainsi, les organisations environnementales sont, pour la plupart, présentes à Bruxelles depuis la fin des années 1980, et constituent un réseau efficace de lobbying appelé le "Groupe des Huit"³⁰. La légitimité du Groupe des Huit auprès des Institutions européennes repose non seulement sur le nombre de ses membres (20 millions, soit 5% de la population européenne), mais aussi sur les ressources scientifiques et le réseau mobilisé. L'expérience des rouages de la décision communautaire acquise par les ONG environnementalistes les a rendues précieuses dans l'application et le contrôle de la politique environnementale dans ses différents aspects.

Bien que l'on aie critiqué les grandes ONG de protection de la nature, comme le WWF, l'IUCN, RFF, Greenpeace ou Conservancy International pour leur manque de transparence et leur dépendance vis-à-vis de généreux donateurs anonymes (Grosjean, 2003), on ne saurait ni sous-estimer ni interpréter dans le même sens l'importance de l'action collective de nombreux usagers de la nature, pêcheurs, chasseurs, surfeurs, randonneurs, et des associations de naturalistes qui constituent désormais une réelle base populaire pour les politiques de conservation de la nature (Per et al., 2006). Pour l'instant, en Europe et en France, un recensement systématique de ces actions reste à entreprendre, malgré les efforts du MNHN (Projet Vigie Nature). Le terme de "*citizen science*" a été forgé spécifiquement pour décrire ce mouvement (Horlick-Jones, 1997).

²⁹ D. Suzuki, fondateur et leader de la Fondation du même nom, a bien décrit ce processus dans son autobiographie (Suzuki, 2006).

³⁰ Greenpeace reste la plus indépendante des ONG membres du G8 et n'appartient pas à l'EEB.

Les organisations non gouvernementales du Groupe des Huit

Organisation	Date d'établissement à Bruxelles	Personnel présent à Bruxelles	Principales sources de financement	Nombre de membres
European Environmental Bureau (EEB)	1974	13	Commission, Gouvernements nationaux, membres individuels	134 organisations dans 25 pays
World Wide Fund for Nature (WWF)	1989	23	Commission, WWF	
Friends of the Earth Europe (FoEE)	1989	10	Mouvement des Amis de la Terre	
Greenpeace	1988	8	Mouvement Greenpeace	
European Federation for Transport and Environment (T&E)	1989	7	Commission, Membres nationaux	41 organisations dans 21 pays
Birdlife International	1993	3	Commission, Mouvement BirdLife	
Climate Network Europe (CNE)	1989	7	Commission, Réseau des organisations partenaires, Trusts	
Friends of Nature International (IFN)		3	Commission, mouvement IFN	Basé à Vienne, 39 antennes

Source : Greenwood, 2003

3.4. Agriculture et biodiversité : des cadres conceptuels concurrents pour appréhender leur relation

Nous allons ici retracer les évolutions parallèles des deux concepts d'agrobiodiversité et de multifonctionnalité de l'agriculture, puis nous analyserons les positions plus engagées et le mouvement des idées dans ce débat, en distinguant d'un côté les thèses centrées sur l'agriculture et l'amélioration de ses performances dans la satisfaction des besoins alimentaires (Altieri, Conway, Wood et Lenné, Griffon, cf. infra), et de l'autre, celles qui considèrent l'agriculture et la biodiversité comme un tout, en recherchant à la fois la satisfaction des besoins alimentaires et la conservation de la biodiversité (McNeely & Scherr, 2003) dans une perspective de développement intégré des territoires. Nous verrons ensuite comment ces approches globales peuvent être déclinées dans l'espace (ségrégation ou intégration territoriale, réseaux et trames écologiques) ; et comment elles fondent soit l'approche dualiste proposée à l'Union européenne par l'IUCN sous le vocable de "High Nature Value Farmland", soit l'approche du développement rural intégré.

3.4.1. L'après Rio : agrobiodiversité et multifonctionnalité

Le Sommet de la terre à Rio, en 1992, a indéniablement marqué une étape importante qui a conduit à renouveler et à élargir la réflexion sur l'agriculture, dans son rapport avec le développement durable et la biodiversité. A partir de cette étape en effet, on a vu se développer de façon parallèle deux réflexions, l'une sur les liens entre agriculture et biodiversité, qui a abouti à créer le concept d'agrobiodiversité, et l'autre sur la multifonctionnalité de l'agriculture. Alors que le premier concept est étroitement associé aux approfondissements de la Convention sur la diversité biologique, dans le cadre des conférences des parties et des sous-groupes de travail, le second est en lien direct avec les négociations à l'OMC, et se trouve donc immergé dans un contexte stratégique différent. Il est marqué par la création d'un groupe de pays, "Les amis de la multifonctionnalité", constitué par l'Union européenne, le Japon, la Norvège, la Corée du Sud et la Suisse.

Nées d'une initiative globale et d'une démarche commune, les deux thématiques de l'agrobiodiversité et de la multifonctionnalité de l'agriculture se sont développées pour l'essentiel dans des milieux d'experts, et dans les négociations internationales, et ne sont pas vraiment enracinées dans le mouvement social de l'agriculture. Bien que les organisations professionnelles agricoles françaises aient au départ soutenu l'initiative, dans une conjoncture où il était essentiel de faire classer le plus de soutiens possibles dans la boîte verte de l'OMC, le débat sur la multifonctionnalité a semble-t-il eu peu de prise sur le monde rural et sur les stratégies de ses représentants. Il est clair que la situation actuelle sur les marchés agricoles ne fait que renforcer cette situation. Il en est a fortiori de même pour l'agro-biodiversité et les démarches associées. Nous allons d'abord rapidement présenter les définitions de la multifonctionnalité, puis de l'agro-biodiversité.

La définition de la **multifonctionnalité de l'agriculture**

"The working definition of multifunctionality used by the OECD associates multifunctionality with particular characteristics of the agricultural production process and its outputs:

(i) the existence of multiple commodity and non-commodity outputs that are jointly produced by agriculture; and that

(ii) some of the non-commodity outputs may exhibit the characteristics of externalities or public goods, such that markets for these goods function poorly or are non-existent.

Context: Idea that agriculture has many functions in addition to producing food and fibre, e.g. environmental protection, landscape preservation, rural employment, etc. (Doha World Trade Organisation Ministerial: Glossary of Terms. Available at http://www.wto.org/wto/english/thewto_e/minist_e/min01_e/brief_e/brief22_e.htm#_Toc528136428).

Source: Agricultural Policies in OECD Countries: Monitoring and Evaluation 2000: Glossary of Agricultural Policy Terms, OECD

Encadré 3-1.

Box 1.2. **Multifunctionality: a specificity of agriculture?**

If multifunctionality is first and foremost a characteristic of an economic activity, then the question arises why this issue has become policy relevant in agriculture and not also in other parts of the economy. It is unlikely that the existence of jointly produced outputs should be so heavily concentrated in agriculture that it confers a special status on this sector. Whatever definition of "output" is adopted, many economic activities have, in addition to their intended output (which constitutes their *raison d'être*), other (often unintended) outputs or effects. Thus, the mere existence of multiple outputs that are interconnected does not in itself distinguish agricultural from non-agricultural activities.

Similarly, the fact that some of the outputs are externalities or public goods, does not explain why debate on the concept of multifunctionality has not spread beyond agriculture. One can think of many cases where non-agricultural activities produce side-benefits that are non-excludable and non-rival (public goods). Hence, based on the presence of joint outputs, some of which are public goods, there is no reason to believe that multifunctionality is a specifically agricultural phenomenon. In fact, many issues that are conceptually similar to those discussed under the heading of multifunctionality in agriculture have also been addressed in other economic sectors, albeit under different headings and in different policy contexts.

Most of the relevant examples of joint production found in the literature review (Annex 3) are in forestry, with some additional applications to the fisheries sector and to household production. The examples from *forestry* are particularly interesting and relevant, as there are many similarities between agriculture and forestry regarding the provision of private and public goods, the importance of land as an input, the role of biological processes in production, the close relationship with the environment, and the impact on the rural economy. It is notable that joint production has entered the policy debate specifically in agriculture and forestry – the two major land-using activities in OECD countries.

A frequently asked question in these studies is whether joint provision of goods and services is cheaper (or more costly) or results in a higher (or lower) quality output than separate provision. Joint provision usually receives a favourable rating in situations where there is a high degree of complementarity among the outputs and where synergy effects can be increased, and conflicts reduced, through appropriate management decisions. A cautious evaluation and interpretation of experience in other economic fields can benefit the work on multifunctionality in agriculture and ensure that the main issues are addressed in consistent ways across different sectors of the economy.

But there are also a number of questions that need to be addressed in agriculture, which may not be of equal importance in other sectors, and these factors might explain why multifunctionality has become policy relevant especially in agriculture. Some of these may relate to characteristics of agriculture as an industry, such as the geographical dispersion of farm enterprises, and others to the political decision making process and the high levels of support and protection that continue to be provided to the sector.

L'agrobiodiversité fait référence à la variété et à la variabilité des organismes vivants qui contribuent à l'alimentation et à l'agriculture dans le sens le plus large, et aux connaissances associées à elles : "Agrobiodiversity refers to all crops and livestock, their wild relatives, and the species that interact with and support these species : pollinators, symbiots, pests, parasites, predators and competitors" (Qualset et al., 1995).

La cinquième Conférence des Parties de la Convention de la Diversité biologique en a donné la définition suivante : "L'expression diversité biologique agricole désigne de façon générale tous les éléments constitutifs de la diversité biologique qui relèvent de l'alimentation et de l'agriculture, ainsi que tous les composants de la diversité biologique qui constituent l'agro-écosystème : la variété et la variabilité des animaux, des plantes, des micro-organismes, aux niveaux génétique, spécifique, et écosystémique, nécessaires au maintien des fonctions clés de l'agro-écosystème, de ses structures et de ses processus, conformément à l'annexe I et de la décision III/11 de la Conférence des Parties à la Convention sur la Diversité biologique" (Programme de travail sur la diversité biologique agricole, Décision V/5 de la 5^e COP, Nairobi, Kenya, mai 2000).

Dans une acception plus large, on inclut dans l'agrobiodiversité les terres cultivées et les champs, aussi bien que les habitats et les espèces hors du territoire des exploitations, mais qui bénéficient à l'agriculture, et qui régulent les fonctions des écosystèmes (Jackson et al., 2007). On distingue alors la biodiversité planifiée ou contrôlée et la biodiversité associée : "Agrobiodiversity is considered to encompass a broader definition, to include the full diversity of organisms living in agricultural landscapes, including biota for which function, in the human utilitarian point of view, is still unknown. Under this definition, planned agrobiodiversity is the biodiversity of the crops and livestock chosen by the farmer, while associated agrobiodiversity refers to the biota, e.g., soil microbes and fauna, weeds, herbivores, carnivores etc. colonizing the agroecosystem and surviving according to the local management and environment." (Vandermeer & Perfecto, 1995).

3.4.2 Les cadres proposés pour l'analyse de la relation Agriculture-Biodiversité

. Approches centrées sur l'agriculture et l'alimentation

L'agro-écologie et l'agriculture écologiquement intensive

En 1998, Gliessman a défini l'agro-écologie de la manière suivante : "Agroecology is defined as the application of ecological concepts and principles to the design and management of sustainable agroecosystems" (Gliessman, 1998). Plus tard, en 2003, dans un article signé d'un collectif international du *Journal of Sustainable Agriculture*, dont Gliessman fait partie, le champ de l'agro-écologie est à la fois élargi et défini comme une stratégie pédagogique : "We define agroecology as the integrative study of the ecology of the entire food system, encompassing ecological, economic and social dimensions. This definition will lead to a practical approach that encourages researcher, educator, and student to embrace the wholeness and connectivity of systems, and will stimulate a focus on uniqueness of each place, and solutions appropriate to its resources and constraints. The definition expands our thinking beyond production practices and immediate environmental impacts at the field and farm level" (Francis et al., 2003).

Cet élargissement reste néanmoins orienté vers le but principal du système agro-alimentaire, qui est la satisfaction des besoins alimentaires : "The agricultural system is an open system, interacting with nature and with society, and the development of a sustainable food system will require more attention to the efficiency of the entire process of converting natural resources to what reaches consumers' table. This includes analysis of food production, processing, marketing, and consumption".

Le principe qui guide l'agro-écologie n'est donc pas un principe de substitution, mais un principe d'analogie : "One of our challenges in research is to discover how the principles, the design, and the functions of natural systems can be used as benchmarks or guides to development of productive, future, systems".

Pour M. Altieri, "A major strategy in sustainable agriculture is to restore agricultural diversity in time and space through crop rotations, cover crops, intercropping, crop/livestock mixtures etc." (Altieri & Schmidt, 1987; Altieri, 1992). Dans une revue de littérature, il illustre et détaille les innovations qui permettent de concrétiser ces principes. Il développe ensuite les méthodes de lutte intégrée qui peuvent être et sont utilisées dans l'agriculture californienne. Il cite et analyse ensuite les cas de nombreuses productions "bio" développées en Californie (Altieri, 1992).

De la révolution doublement verte à l'agriculture écologiquement intensive

A dix ans d'intervalle, deux ouvrages ont souligné les limites de la Révolution verte des années 1970, et mis en avant la nécessité de renverser le principe de substitution qui en est à la base, au profit d'un principe d'analogie. Ni l'un ni l'autre ne donnent vraiment les moyens de construire les alternatives techniques au modèle de la Révolution verte, mais ils construisent un cadre global qui a pour ambition de montrer comment on devrait mieux prendre en compte les interactions sociales et les échanges pour construire des systèmes agro-alimentaires durables.

En 1998, G. Conway publie son ouvrage *The Doubly Green Revolution* (Conway, 1998), qui fait suite à une expertise collective publiée par le CGIAR en 1994. Après avoir vanté diplomatiquement les mérites de la révolution verte, il dresse un tableau de ses impacts sur quatre aspects principaux qui limitent considérablement sa portée comme solution au problème de l'alimentation dans le monde : la croissance de productivité et les conditions macro-économiques, la stabilité des rendements, la résilience de l'agro-écosystème, et le caractère équitable de la distribution des bénéfices en résultant.

En 2006, M. Griffon publie son ouvrage *Nourrir la Planète*, en s'appuyant pratiquement sur le même raisonnement, qualifié de "malthusien", c'est-à-dire prenant en compte la disparité entre croissance de la population et croissance des ressources alimentaires (Griffon, 2006).

Dans les deux cas, G. Conway et M. Griffon proposent de résoudre l'équation suivante : "Il faut donc, d'une certaine manière, répéter les succès de la Révolution verte en termes d'accroissement de la production, mais d'une manière acceptable au plan de l'écologie et de l'environnement, économiquement viable, et de nature à réduire la pauvreté, c'est-à-dire fondée sur l'équité sociale" (Griffon, 2006, p. 259).

Le postulat commun à Conway et Griffon est que la solution peut provenir de l'application du principe de substitution inversé, par analogie avec les processus naturels à l'œuvre dans les écosystèmes :

"Le principe de la révolution doublement verte est d'utiliser les fonctionnalités naturelles au bénéfice de la production alimentaire et des autres besoins des sociétés, et d'une manière plus intensive, c'est-à-dire en accroissant le rendement de l'ensemble. Pour cela, les apports externes ne sont pas interdits - engrais en particulier - mais sous deux conditions :

- intensifier simultanément les différentes fonctionnalités pour mieux utiliser leur potentiel de synergie ;
- utiliser des doses plus modestes qu'en agriculture classique subsidiairement aux fonctionnalités qui sont ainsi stimulées ; l'engrais chimique, par exemple, sera apporté en complément de la fonctionnalité naturelle qui crée la fertilité des sols." (Griffon, 2006).

La mise en oeuvre de ces principes est supposée capable de procurer une croissance significative des rendements, et cela de façon viable.

. Les approches centrées sur la biodiversité et le développement des territoires

L'approche "Ecosystème"

Contrairement à ce que son nom pourrait laisser croire, cette approche n'est pas principalement une approche d'écologie. Elle a initialement été mise en avant en 1995 dans le cadre d'une réflexion entre diverses agences gouvernementales américaines concernées par les problèmes de conservation de la biodiversité *in situ*, et par les conflits d'intérêts et les difficultés de coordination entre agences dans la

mise en œuvre des politiques publiques de conservation et de développement³¹. Compte tenu de ses objectifs, elle intègre à la fois les caractéristiques des écosystèmes et les parties prenantes dans leur gestion, ce qui la différencie *de facto* d'une approche purement écologique.

"The ecosystem approach is a method for sustaining or restoring ecological systems and their functions and values. It is goal driven, and it is based on a collaboratively developed vision of desired future conditions that integrates ecological, economic and social factors. It is applied within a geographic framework defined primarily by ecological boundaries." (FHWA, 1995). Elle a été reprise presque simultanément dans la CBD :

"The Conference of the Parties: (...) Reaffirms that the conservation and sustainable use of biological diversity and its components should be addressed in a holistic manner, taking into account the three levels of biological diversity and fully considering socio-economic and cultural factors. However, the ecosystem approach should be the primary framework of action to be taken under the Convention" (CBD, COP II, Décision 8 ; Novembre 1995).

La nécessité de cette approche globale est réaffirmée encore plus fortement dans la Troisième Conférence des Parties pour résoudre le conflit potentiel entre développement agricole et conservation de la biodiversité :

"La Conférence des Parties : (...) 14. Fait siennes les conclusions des sections pertinentes de l'examen sectoriel d'Action 21 réalisé en 1995 par la Commission du développement durable qui, entre autres, a reconnu qu'il fallait adopter, pour la planification, la mise en œuvre et la gestion des terres, une approche intégrée et pluridisciplinaire, et que la réalisation des multiples objectifs liés à la viabilité de l'agriculture et au développement rural exige une approche globale reconnaissant qu'il n'est pas possible de considérer les activités agricoles isolément" (CBD, COP III, Décision 14).

Dans un article pour *Land Use Policy*, Wood et Lenné (2005) ont attaqué ce qu'ils appellent les idées reçues anti-agriculture contenues dans la CBD, et qui fonderaient largement la réorientation des financements internationaux. Ils posent trois questions : Peut-on identifier les idées reçues dans la mise en œuvre de la CBD ? Les idées reçues peuvent-elles porter tort à la politique agricole et à l'usage du sol qui en découle ? Peut-on concurrencer et remplacer ces idées par une base plus rationnelle tournée vers une politique d'usage du sol fondée sur l'agriculture productive ? Selon eux en effet, la Convention, de par son processus d'élaboration, serait un terreau fertile pour les idées reçues anti-agriculture ("Thus, from its conception the CBD was an environmental treaty with a strong conservation element, and, as such, was a fertile breeding ground for anti-agricultural 'received wisdom'"). Leurs critiques, souvent pertinentes, perdent cependant beaucoup de leur force quand on identifie leur position militante pro-intensification.

Perrings et le réseau Diversitas jugent quand à eux que la communauté scientifique a *de facto* accepté le *trade-off* entre le sacrifice de la biodiversité dans les zones agricoles et la protection de la biodiversité dans les zones protégées (Perrings et al., 2006). Et que plus d'attention a été portée aux effets négatifs de l'agriculture sur la biodiversité et l'environnement, qu'à son rôle positif dans la conservation de la biodiversité. Ils font alors trois conjectures :

- la biodiversité n'est pas une menace pour l'agriculture, elle est une clé de sa "soutenabilité" ;
- une agriculture "biodiverse" n'est pas une menace pour la biodiversité sauvage ;
- une agriculture "biodiverse" procure des services qui augmentent la capacité des organismes vivants de la Terre à faire face aux risques climatiques et autres risques environnementaux.

Ils en déduisent trois objectifs scientifiques :

- évaluer la biodiversité des paysages agricoles et les forces motrices des changements de biodiversité,
- identifier les biens et services procurés par l'agrobiodiversité à différents niveaux d'organisation,
- évaluer les options pour un usage durable de la biodiversité dans les paysages agricoles.

Cette vision de la complémentarité entre stratégies agricoles et stratégies de conservation de la biodiversité donne une légitimité scientifique à la tentative de l'IUCN d'élaborer des stratégies de

³¹ "The ecosystem approach can help to bring about better coordination and to resolve conflicts in constructive ways" Interagency Ecosystem Management Task Force, 1995, US Department of Commerce, Washington.

développement rural fondées sur la complémentarité entre agriculture et biodiversité, qu'ils appellent "éco-agriculture".

L'éco-agriculture

Pour les promoteurs de l'éco-agriculture, J.A. McNeely et S. Scherr, "the Challenge is to protect wild species and conserve habitat while increasing agriculture production" (McNeely & Scherr, 2003).

"'Eco-agriculture' is a term coined in 2000 to convey a vision of rural communities managing their resources to jointly achieve three broad goals at a landscape scale — what we refer to as the 'three pillars' of eco-agriculture: Enhance rural livelihoods; Protect or enhancing biodiversity and ecosystem services; and Develop more sustainable and productive agricultural systems.

Eco-agriculture is both a conservation strategy and a rural development strategy. Eco-agriculture recognizes agricultural producers and communities as key stewards of ecosystems and biodiversity and enables them to play those roles effectively. Eco-agriculture applies an integrated ecosystem approach to agricultural landscapes to address all three pillars, drawing on diverse elements of production and conservation management systems. Meeting the goals of eco-agriculture usually requires collaboration or coordination between diverse stakeholders who are collectively responsible for managing key components of a landscape." (McNeely & Scherr, 2001)

Ici, contrairement à la vision et au projet de l'agro-écologie, la vision est clairement centrée sur le territoire, et intègre la biodiversité comme un des éléments clés du développement rural (et pas uniquement du développement agricole). Il en découle six objectifs stratégiques :

- réduire la destruction des habitats par l'augmentation de la productivité et de la durabilité sur les terres déjà cultivées ;
- renforcer les habitats pour la vie sauvage sur les fermes, et établir des corridors verts pour relier les espaces cultivés ;
- établir des espaces protégés près des espaces agricoles, des terres de parcours et des pêcheries ;
- imiter les habitats naturels en intégrant des plantes pérennes productives ;
- utiliser des méthodes agricoles qui réduisent la pollution ;
- modifier les pratiques de gestion des ressources pour améliorer la qualité des habitats dans et autour des terres agricoles.

La présentation qui précède conduit donc directement au cœur du débat sur la déclinaison spatiale des différents modèles proposés.

3.5. Les déclinaisons de la relation agriculture-biodiversité dans l'espace

Les débats précédents font pressentir l'importance du paysage et de son organisation dans la possibilité d'utiliser la biodiversité comme intrant dans la production agricole. Une fois de plus, la question peut être abordée selon différents niveaux de généralité, souvent marqués par des positions de principe *a priori*. Il est donc important de situer les enjeux et les conditions du débat.

3.5.1. Intensification, "land sparing" et ségrégation spatiale

Face au double impératif de production alimentaire et de protection de la biodiversité, il a été tenté pour de nombreux agronomes ou forestiers de prôner un partage des rôles et des territoires. L'idée de base de ces modèles dits de "land sparing" est que l'intensification agricole (sous entendu, une forme d'intensification en intrants d'origine industrielle, et non en main d'œuvre) permettrait de faire face à l'accroissement de la demande alimentaire tout en épargnant des terres que l'on pourrait alors consacrer à la conservation de la biodiversité :

"Specialized, high-input, high output agriculture can reduce the need for agricultural expansion onto environmentally sensitive marginal land, and therefore preserve species-diverse natural vegetation...

Specialization of agriculture on high quality land could be the best hope for maintaining national crop production, for reducing damage to friable marginal ecosystems, and for taking pressure off the biodiversity of natural vegetation. Such specialization is benign and an environmental bonus, rather than a threat." (Wood, 1996).

Comme, dans un mouvement parallèle, les milieux internationaux de la Conservation de la Nature (IUCN, WWF, RFF, etc.), constatant les empiétements des populations rurales sur les territoires riches en biodiversité, en viennent à demander une extension des aires protégées et une protection plus ferme, les deux stratégies se renforcent mutuellement pour aboutir à une véritable ségrégation spatiale et sociale. En effet, le plus souvent, les populations les plus pauvres sont exclues simultanément des processus d'intensification agricole et des zones naturelles protégées. Cette forme "d'apartheid écologique et social" trouve aussi des échos très importants dans le domaine de la gestion forestière (Potts & Vincent, 2005; Boscolo & Vincent, 2003; Lewis et al., 2007).

Compte tenu de ces enjeux, qui sont sans doute moins forts dans les pays européens, il n'est pas inutile de voir les hypothèses qui sous-tendent les thèses de "land sparing", et qui limitent sa portée pratique lorsqu'on veut s'en servir pour fonder des politiques d'aménagement du territoire.

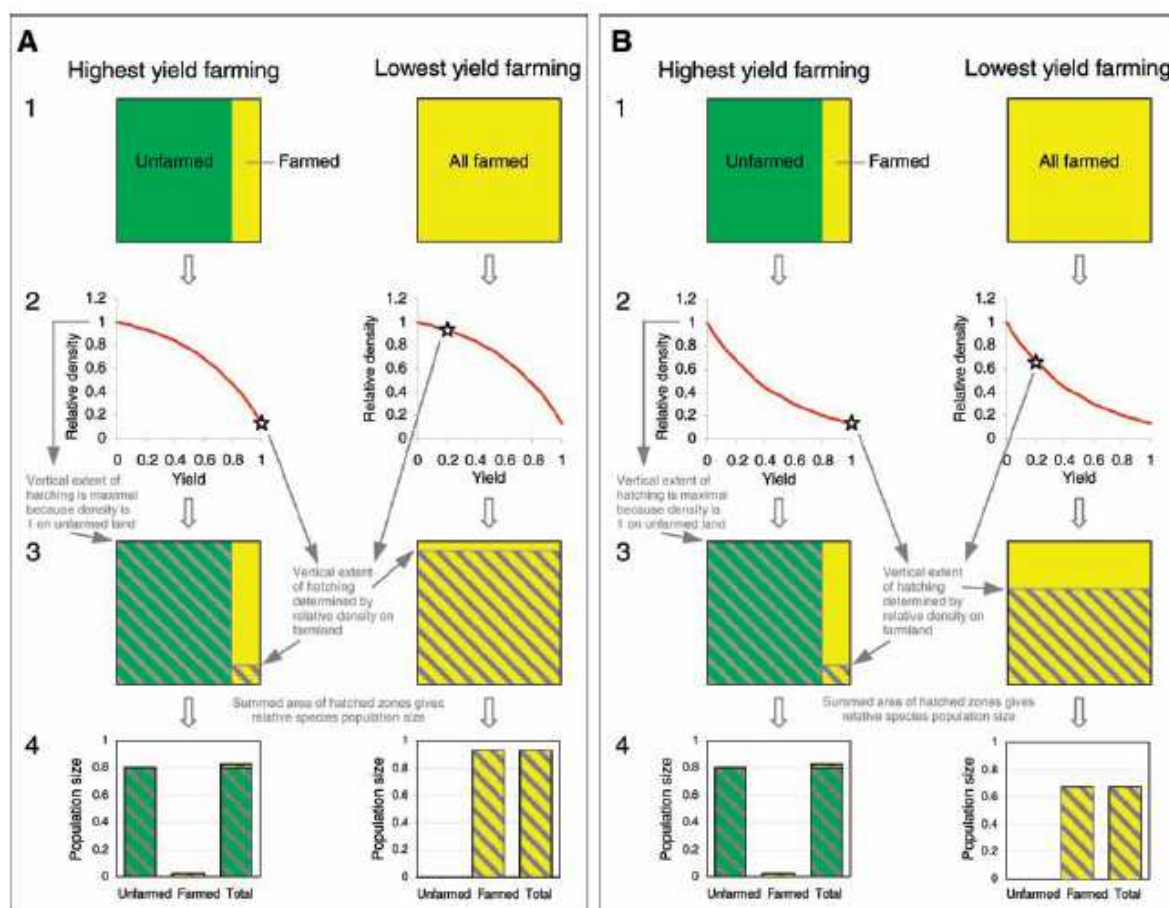


Fig. 3. Essential features of the model relating species population size to agricultural yield, shown by two examples. In the first (A), a province, shown as a map (1), is composed of farmed (yellow) and nonfarmed (green) land. The target agricultural production is $\alpha = 0.2$, which could be achieved by highest yield farming on 20% of the land area ($x = 1$, left panels) or by farming all the land at lowest possible yield ($x = 0.2$, right panels). The organism exhibits a concave density-yield function (red curve in 2), with its highest population density on nonfarmed land (where it is set to 1) and far lower density under highest yield farming than under lowest yield farming (compare stars on left and right panels in 2). The total population size of the whole province can be visualized by

shading the maps (3), so that for each habitat, the vertical extent of hatching is proportional to relative population density. The summed area of the hatched zones, relative to that of the whole province, then gives the total population size relative to the population size that would occur if the whole province were unfarmed. These relative population sizes, for nonfarmed and farmed areas and the province as a whole, are shown in the histograms (4). In this case, the total population is higher with lowest yield farming. In the second example (B), the situation is the same, except that the density-yield relationship is convex. In this example, the steep drop in density even at low yields means that land sparing is worthwhile and the total population is higher with highest yield farming.

Cette thèse repose en effet sur trois hypothèses fondamentales :

- la supériorité technique (en terme de productivité à l'hectare) du modèle intensif,
- l'absence d'effets de déversoir d'une zone à l'autre,
- l'absence de bénéfices mutuels de l'agriculture et de la biodiversité.

La première repose largement sur le choix de la métrique d'efficacité, qui devrait inclure l'ensemble des coûts privés et sociaux, ou l'ensemble des ressources utilisées, indépendamment de la nature de leur appropriation ; cet aspect est occulté dans les prises de position en faveur du modèle de ségrégation spatiale. La deuxième, qui dépend de la mosaïque paysagère et de l'importance des connexions, qui permettent ou non de limiter les effets de voisinage, est évaluée dans cette expertise (Chapitre 1 notamment). Enfin, la troisième hypothèse est également examinée dans le cadre de cette expertise (Chapitres 2 et 3), de nombreux cas d'étude laissant à penser qu'il est possible de développer de nouveaux modèles intégrés.

On trouve une déclinaison de la problématique du *Land sparing* dans les approches proposées par l'IUCN, reposant sur la notion d'agriculture à haute valeur naturelle (HNVF). En effet, devant les difficultés rencontrées pour intégrer les objectifs de protection de la Nature et de l'environnement dans les différentes politiques sectorielles, une réflexion sur les modalités de la gestion spatiale de l'interaction entre agriculture et biodiversité a été commanditée par l'Union européenne et confiée à l'Agence européenne pour l'environnement (Hoogeveen et al., 2004), ainsi qu'à l'IUCN. Le concept qui fonde l'approche est celui de la multifonctionnalité de l'agriculture, et les deux forces motrices identifiées dans la régression de la biodiversité en Europe sont l'intensification et la déprise agricole. La démarche s'appuie sur le postulat qu'en préservant certaines formes d'agriculture, par des instruments adaptés, on sera à même d'atteindre les objectifs assignés à l'Europe par le CBD, "No net losses after 2010" (UN, Sixth Ministerial Conference, "Environment for Europe", Belgrade, Serbia, 10-12 October 2007, ECE/Belgrade.CONF/2007/INF/10).

Le concept central de la démarche est celui d'agriculture à haute valeur naturelle :

- 1) High Nature Value (HNV) Farmland comprises the hot spots of biological diversity in rural areas. They are often characterised by extensive farming practices, associated with a high species and habitat diversity or the presence of species of European conservation concern.
- 2) High nature value farmland is estimated to make up 15-25% of the utilised agricultural area in EU-15.
- 3) The majority of HNV farmland is located in southern Europe (parts of Spain, Portugal, Greece) and in northern Europe (uplands of UK and Ireland).
- 4) HNV farming systems are generally threatened by trends of intensification and abandonment of agricultural management. These can occur in different areas but also alongside each other.
- 5) Generally, methodological improvements as well as further data collection are still required to obtain more detailed insight into the extent and distribution of HNV farmland in the EU-15. For example, due to data problems no separate maps can be produced of the different types of HNV farmland (types 1-3).
- 6) The current targeting of CAP policy instruments, such as agri-environment schemes does not appear to be sufficiently focused on HNV farmland in a comparison of the EU-15 Member States.

La démarche se décompose en trois niveaux d'analyse, celui du couvert végétal, celui du "farm system", et celui des espèces (avec bien entendu un accent mis sur les espèces assez visibles et faciles à compter, notamment celles d'oiseaux). La typologie élaborée sur cette base (Andersen et al., 2004) dégage trois types de paysage agricole :

Type 1 : Paysage agricole à haute proportion de végétation semi-naturelle,

Type 2 : Paysage agricole dominé par une agriculture de faible intensité, ou par une mosaïque d'espaces semi-naturels et cultivés, et de sites à petite échelle,

Type 3 : Paysage agricole contenant des espèces rares ou une part importante de population d'espèces européennes ou d'intérêt mondial.

Ces paysages agricoles sont ensuite cartographiés. Quand on étudie les cartes obtenues au stade actuel, on ne peut manquer de s'interroger sur le résultat, qui revient de facto à séparer l'espace européen en

deux grandes catégories de paysage et d'agriculture, entérinant ainsi une politique de spécialisation et de ségrégation spatiale.

Les instruments majeurs proposés par la politique des HNPF seront la protection des sites, d'une part, et les mesures agri-environnementales, de l'autre. L'objectif est clairement d'obtenir une réallocation des budgets en faveur des zones HNPF identifiées.

Quoiqu'il en soit, la question de l'intégration de la politique européenne de conservation de la biodiversité dans la politique agricole reste posée. Qu'en sera-t-il par exemple des pays nouvellement intégrés, qui disposent, de par leur histoire ou leur localisation, d'un patrimoine de biodiversité encore très élevé. Comment, pour ces pays, développer l'agriculture, et sur quelle base technique ?

3.5.2. Trames et réseaux

Une alternative à la gestion dualiste de l'espace et de la relation agriculture-biodiversité est fournie par les approches en terme de trames et de réseau, dont la base écologique est fournie par le modèle des méta-populations. Cette approche consiste à favoriser la circulation des populations et la mise en réseau des habitats.

On peut naturellement se demander comment l'approche proposée par la construction du réseau écologique européen, ou celle des trames vertes, qui visent à développer la connectivité entre les habitats, va s'articuler aux débats sur l'agencement spatial de l'agriculture et de la biodiversité. Peut-elle offrir une alternative au modèle de la ségrégation spatiale, en atténuant les différences de biodiversité, et d'impacts sur la biodiversité, par les échanges et la circulation des populations ou au contraire va-t-elle le renforcer ? La réflexion sur ce point devrait rejoindre celle sur la sélection optimale des sites, développée aux USA par Polasky et ses collaborateurs (Polasky et al., 1993). Mais la recherche sur la construction optimale des corridors écologiques, et sur les instruments économiques pour les construire, en est encore à ses prémises.

3.6. Conclusion

Nous avons pu constater que les débats sur les rapports entre agriculture et biodiversité, les modèles agricoles du futur et leur déclinaison à l'échelle du paysage, sont fortement marqués par des *a priori* qui tiennent pour l'essentiel à la culture ou à l'appartenance institutionnelle des auteurs. Beaucoup de conclusions reposent sur des hypothèses (plus ou moins explicites) qui demandent à être étayées empiriquement, ou sur des délimitations plus ou moins arbitraires des champs d'analyse. Ce qui fonde l'intérêt d'un travail approfondi de bilan de la littérature.

Les débats sur l'efficacité relative des modèles agricoles appellent à un élargissement des critères d'évaluation, et notamment à la mesure de leurs performances environnementales.

Les débats sur l'organisation territoriale de la relation agriculture-biodiversité conduisent à examiner de façon approfondie les effets de complémentarités, de seuils et de synergies entre biodiversité et production agricole.

Plus largement, ceci nous conduit à poser la question en termes de développement rural, et pas seulement en termes de modèles agronomiques.

Il est assez évident que la "révolution écologique" de l'agriculture, déjà largement entamée ponctuellement et mise en pratique par de nombreux agriculteurs, ne pourra se faire sans une évolution concomitante des modes de pensée et d'expérimentation de la recherche, qu'elle soit agronomique ou écologique. Les agriculteurs eux-mêmes devront en devenir les expérimentateurs, comme l'ont fait leurs pères et leurs grands-pères, en d'autres temps et sur d'autres bases intellectuelles.

Références bibliographiques citées dans le chapitre liminaire

- Acemoglu D., Linn J. (2003). Market Size in Innovation: Theory and Evidence From the Pharmaceutical Industry. *Quarterly Journal of Economics* 119(3): 1049-1090.
- Altieri M.A. (1992). Agroecological foundations in alternative agriculture in California. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 39(1-2): 23-53.
- Altieri M.A., Schmidt L.L. (1987). Mixing cultivars of broccoli reduces cabbage aphid populations. *California Agriculture* 41(11-12): 24-26.
- Andersen E., Baldock D., Bennett H., Beaufoy F., Bignal E.M., Brouwer F.M., Elbersen B., Eiden G., Godeschalk F., Jones G., McCracken D., Nieuwenhuisen W., van Eupen M., Hennekens S., Zervas G. (2004). Final report to the EEA on developing a High Nature Value farming area indicator, European Environment Agency: 76 p. http://eea.eionet.europa.eu/Public/irc/envirowindows/hnv/library?l=/farmland_reports/hnvmainreportpdf/_EN_1_0_&a=d
- Aulong S., Figuières C., Thoyer S. (2006). Agricultural production versus biodiversity protection : what role for north-south unconditional transfers ?, 3. *World congress of Environmental and Resource Economists*, Kyoto, 2006/07/03-07.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.-S., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9(10): 1146-1156.
- Barbault R. (1994). Des baleines, des bactéries et des hommes Odile Jacob, 327 p.
- Barbault R. (2002). La biodiversité : un patrimoine menacé, des ressources convoitées et l'essence même de la vie, *Johannesburg 2002. Quels enjeux ? Quelle contribution des scientifiques ?*, Paris, Barbault R., et al., eds., Ministère des Affaires Etrangères - adpf: 53-82.
- Barnaud G. (1998). Conservation des zones humides : concepts et méthodes appliqués à leur caractérisation, Collection Patrimoines Naturels, 34, Service du Patrimoine Naturel, IEGB, MNHN, Paris, 451 p.
- Blondel J. (2005). Biodiversité et sciences de la nature. In *Les Biodiversités. Objets, théories, pratiques*, (Marty P. et al., eds.), CNRS éditions, Paris: 23-36.
- Bockstaller C., Guichard L., Makowski D., Aveline A., Girardin P., Plantureux S. (2008). Agri-environmental indicators to assess cropping and farming systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 28(1): 139-149.
- Boscolo M., Vincent J.R. (2003). Nonconvexities in the production of timber, biodiversity, and carbon sequestration. *Journal of Environmental Economics and Management* 46(2): 251-268.
- Cardinale B.J., Srivastava D., Emmett Duffy J., Wright I.J., Downing A.L., Sankaran M., Jouseau C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- Chapin F.S., III, Autumn K., Pugnaire F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142: S78-92.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Díaz S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chauvet M., Olivier L. (1993). La biodiversité, enjeu planétaire : préserver notre patrimoine génétique, Sang de la Terre, 413 p.
- Cheung S.N.S. (1973). The fable of the Bees: An Economic Investigation. *Journal of Law and Economics* 16(1): 11-33.
- Colson F., Rémy F. (1990). Le développement, un enjeu de pouvoir. In *Les agriculteurs et la politique*, (Coulomb P. et al., eds.), Presses de la FNSP, Paris: 197-205.
- Conway G.J. (1998). The doubly green revolution : food for all in the twenty-first century, Cornell University, 335 p.
- Conway G.R. (1987). The properties of agroecosystems. *Agricultural Systems* 2(2): 95-117.
- Costanza R., Arge R.d., Groot R.d., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Belt M.v.d. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387(6630): 253-260.
- Crutzen P., Stoermer E.F. (2000). The 'anthropocene'. *IGBP Newsletter* 41: 17-18.
- Desriers M. (2007). L'agriculture française depuis cinquante ans : des petites exploitations familiales aux droits à paiement unique. In *L'agriculture, nouveaux défis*: 17-30.
- Díaz S., Cabido M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F.S., Tilman D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *Plos Biology* 4(8): e277.
- Díaz S., Lavorel S., De Bello F., Quétier F., Grigulis K., Robson T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684-20689.
- Díaz S., Noy-Meir I., Cabido M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Dorrough J., Moll J., Crosthwaite J. (2007). Can intensification of temperate Australian livestock production systems save land for native biodiversity? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 222-232.

- Ehrlich P.R., Ehrlich A. (1981). *Extinction : the causes and consequences of the disappearance of species*, Random House, New York 305 p.
- Ehrlich P.R., Ehrlich A. (1991). *Healing the planet: strategies for resolving the environmental crisis* Addison Wesley Publishing Company, 366 p.
- Fallding H. (1957). Social factors in serrated tussock control, a study of agricultural extension, *Research Bulletin*, University of Sydney, 1: 91 p.
- FHWA (1995). Memorandum of understanding to foster the ecosystem approach, FHWA Policy Memorandums, Office of Environment and Planning.
- Francis C., Lieblein G., Gliessman S.R., Breland T.A., Creamer N., Harwood R., Salomonsson L., Helenius J., Rickerl D., Salvador R. (2003). Agroecology: the ecology of food systems. *Journal of Sustainable Agriculture* 22(3): 99-118.
- Galloway J.N., Cowling E.B. (2002). Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio* 31(2): 64-71.
- Gliessman S.R. (1998). *Agroecology*, CRC, 384 p.
- Gosselin M., Laroussinie O. (2002). *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver*, Cemagref éditions, Paris, 320 p.
- Gouyon P.H. (1994). La biodiversité dans sa perspective historique. *Courrier de l'Environnement de l'Inra* 23: 72-78.
- Griffon M. (2006). *Nourrir la planète*, Odile Jacob, Paris, 464 p.
- Grime J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-906.
- Grime J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- Grosjean P. (2003). Optimal Ownership of a public project, an application to conservation concessions, *BIOECON International Conference*, Helsinki, METLA, ed., Working Papers of the Finnish Forest Research Institute: 43:56.
- Hector N., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Högborg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286(5442): 1123-1127.
- Heywood H.V., Baste I. (1996). Introduction to global Biodiversity Assessment. *In* Global Biodiversity Assessment (Dowdeswell E., Heywood V.H., eds.), Cambridge University Press 1-20.
- Hoogeveen Y., Petersen J.E., Balazs K., Higuero I. (2004). High Nature Value Farmland- Characteristics, trends and policy challenges, European Environment Agency (EEA), 1/2004: 31 p.
http://reports.eea.europa.eu/report_2004_1/en/EEA_UNEP_Agriculture_web.pdf
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1): 3-35.
- Hooper D.U., Vitousek P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Horlick-Jones T. (1997). Book Reviews : Citizen science: A study of people, expertise and sustainable development by Alan Irwin. *Science Technology & Human Values* 22(4): 525-527.
- Jackson L.E., Pascual U., Hodgkin T. (2007). Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 196-210.
- Kloppenborg J. (1991). Social theory and the de/reconstruction of agricultural science: a new agenda for rural sociology. *Sociologia Ruralis* 32(1): 519-548.
- 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.
- Lévêque C. (1997). *Biodiversity dynamics and conservation : the freshwater fish of tropical Africa*, Cambridge University Press Cambridge (GBR), 438 p.
- Levêque C., Mounolou J.C. (2001). *Biodiversité. Dynamique biologique et conservation*, Masson Sciences, Dunod, 248 p.
- Levrel H. (2007). Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité ? , *Cahier de l'IFB* (Weber J., ed.), 1, Institut français de la biodiversité, Paris, 99.
- Lifran R., Salles J.M. (2004). Préservation de la biodiversité et politiques communautaires : de la confrontation à l'intégration ? *In* Déméter 2005. Economie et stratégies agricoles, (Griffon M., ed.), Club Déméter, Paris: 193-242.
- Lindeman R.L. (1942). Experimental Simulation of Winter Anaerobiosis in a Senescent Lake. *Ecology* 23(1): 1-13.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D.G., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294(5543): 804-808.

- Lubchenco J. (1998). Entering the century of the environment: a new social contract for science *Science* 279(5350): 491-497.
- Lubchenco J., Olson A.M., Brubaker L.B., Carpenter S.R., Holland M.M., Hubbell S.P., Levin S.A., Macmahon J.A., Matson P.A., Melillo J.M., Mooney H.A., Peterson C.H., Pulliam H.R., Real L.A., Regal P.J., Risser J.P. (1991). The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda. *Ecology* 72(2): 371-412.
- Malassis L. (1997). Les trois âges de l'alimentaire. Tome 2 : l'âge agro-industriel, Editions Cujas, Paris, 367 p.
- Mann J. (1970). Cacti Naturalised in Australia and their Control, SG Reid, Government printer, Department of Lands, Queensland, Brisbane, 128 p.
- Marty P., Vivien F.D., Lepart J., Larrère R. (2005). Les Biodiversités. Objets, théories, pratiques, CNRS éditions, Paris, 264 p.
- McNeely J.A., Scherr S.J. (2001). Common ground, common future: how ecoagriculture can help feed the world and save wild biodiversity, UICN 24 p.
- McNeely J.A., Scherr S.J. (2003). Ecoagriculture: strategies to feed the world and save wild biodiversity, Island Press, Washington, 323 p.
- MEDD (2004). Stratégie française pour la biodiversité : enjeux, finalités, orientations: 48 p.
<http://www.ecologie.gouv.fr/IMG/pdf/snb.pdf>
- Meynard J.M., Dore T., Lucas P. (2003). Agronomic approach: cropping systems and plant diseases. *Comptes Rendus Biologies* 326(1): 37-46.
- Meynard J.M., Girardin P. (1991). Produire autrement. *Courrier de l'Environnement de l'Inra* 15: 1-19.
- Meynard J.M., Savini I. (2003). La désintensification: point de vue d'un agronome. *Dossier de l'Environnement de l'INRA* 24: 23-33.
- Milhau J., Montagne R. (1964). Economie rurale, Presses universitaires de France, 414 p.
- Mille B., Fraj M.B., Monod H., de Vallavieille-Pope C. (2006). Assessing four-way mixtures of winter wheat cultivars from the performances of their two-way and individual components. *European Journal of Plant Pathology* 114(2): 163-173.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-Being. Synthesis, Island Press: 155 p.
<http://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Myers N. (1979). The sinking ark : a new look at the problem of disappearing species, Pergamon Press Oxford, 240 p.
- Naeem S., Wright J.P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6(6): 567-579.
- Noss R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4(4): 355-364.
- OCDE (2001). Environmental Indicators for Agriculture : Methods and Results, Vol. 3, OCDE, 400 p.
- Odum E.P. (1953). Fundamentals of ecology, Saunders, Philadelphia, 384 p.
- Pearce D., Moran D. (1995). The Economic Value of Biodiversity, Earthscan Publications Ltd. , 186 p.
- Per E., Ozesmi U., Erdogan S. (2006). KusBank: Citizen science for bird conservation. *Journal of Ornithology* 147(5): 227-227.
- Perrings C., Jackson L.E., Bawa K., Brussaard L., Brush S., Gavin T., Papa R., Pascual U., de Ruiter P.C. (2006). Biodiversity in agricultural landscapes: Saving natural capital without losing interest. *Conservation Biology* 20(2): 263-264.
- Petchey O.L., Gaston K.J. (2002). Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269(1501): 1721-1727.
- Petchey O.L., Gaston K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward *Ecology Letters* 9(6): 741-758.
- Pointereau P. (2001). Evolution du linéaire de haies en France depuis les 40 dernières années: l'apport et les limites des données statistiques, *Hedgerows of the world, their ecological functions in different landscapes*, Birmingham, UK, sept. 2001: 8 p.
- Pointereau P., Bisault L. (2007). La monoculture et ses dangers pour l'environnement, trente ans de paysages agricoles, Solagro. http://www.solagro.org/site/im_user/206okles_dangers_de_la_monoculture1.pdf
- Polasky S., Solow A., Broadus J. (1993). Searching for uncertain benefits and the conservation of biological diversity. *Environmental & Resource Economics* 3(2): 171-81.
- Pretty J.N., Brett C., Gee D., Hine R.E., Mason C.F., Morison J.I.L., Raven H., Rayment M.D., van der Bijl G. (2000). An assessment of the total external costs of UK agriculture. *Agricultural Systems* 65: 113-136.
- Qualset C.O., McGuire P.E., Warburton M.L. (1995). "Agrobiodiversity": key to agricultural productivity. *California Agriculture* 49: 45-49.
- Ridder J. (2008). Questioning the ecosystem services argument for biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation* 17(4): 781-790.
- Servolin C. (1985). Politiques Agricoles. In *Traité de Sciences Politiques*, PUF, Paris: 155-260.
- Slak M.F., Lee A., Michel P. (2001). L'évolution des structures d'occupation du sol vue par Teruti. *Agreste Cahiers* 1: 13-25.
- Smale M. (2005). Valuing crop biodiversity, on-farm genetic resources and economic change, CABI Publishing, Washington, 352 p.

- Soulé M. (Ed. (1986). *Conservation Biology : the science of scarcity and diversity*, Mass : Sinauer Associates, Sunderland, 584 p.
- Suzuki D. (2006). *David Suzuki: The Autobiography* Douglas & McIntyre, 416 p.
- Takacs D. (1996). The idea of biodiversity: philosophies of paradise Johns Hopkins University Press, 392 p.
- Tansley A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16(3): 284-307.
- Tilman D., Knops J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379(6567): 718-720.
- Trenbath B.R. (1976). Plant interactions in mixed crop communities. *In* Multiple Cropping, (Papendick R.I. *et al.*, eds.), American Society of Agronomy: 129-169.
- Tscharntke T., Brandl R. (2004). Plant-insect interactions in frangmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49(1): 405-430.
- Vandermeer J., Perfecto I. (1995). *Breakfast of biodiversity: the truth about rain forest destruction*, Food First Books, Oakland, 185 p.
- Vitousek P.M., Ehrlich P.R., Ehrlich A.H., Matson P.A. (1986). Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 36(6): 368-373.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277(5325): 494-499.
- Wackernagel M., Rees W.E. (1996). *Our ecological footprint: reducing human impact on the Earth*, New Society Publishers, 160 p.
- Weikard H.P. (2002). Diversity functions and the value of biodiversity. *Land Economics* 78: 20-27.
- Wilson E. (Ed. (1988). *Biodiversity*, National Academy Press, Washington, D.C, 538 p.
- Wilson E.O. (1992). *The Diversity of Life*, Harvard University Press, Harvard, 432 p.
- Wood D. (1996). The benign effect of some agricultural specialization on the environment. *Ecological Economics* 19(2): 107-111.
- Wood D., Lenne J.M. (2005). 'Received Wisdom' in agricultural land use policy: 10 years on from Rio. *Land Use Policy* 22(2): 75-93.
- Wood S., Sebastian K., Scherr S.J. (2001). *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Agroecosystems*, International Food Policy Research Institute, World Resources Institute, 110 p.
- Zhu Y., Chen H., Fan J., Wang Y., Li Y., Chen J., Fan J., Yang S., Hu L., Leung H., Mew T.W., Teng P.S., Wang Z., Mundt C.C. (2000). Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406(6797): 718-722.

Chapitre 1.

Les effets de l'agriculture sur la biodiversité

Coordinateurs :

Françoise Burel
Eric Garnier

Autres auteurs :

Bernard Amiaud
Stéphane Aulagnier
Alain Butet
Bruno Chauvel
Gabriel Carré
Jérôme Cortet
Denis Couvet
Pierre Joly
Françoise Lescourret
Sylvain Plantureux
Jean-Pierre Sarthou
Christian Steinberg
Muriel Tichit
Bernard Vaissière
Diederick van Tuinen
Cécile Villenave

"It is unlikely that the huge mass of competing hypotheses, paradigms, classification schemes, etc. [to explain variation in species richness] will be resolved any time soon. The study of coexistence is truly unique in the complexity of the proposed hypotheses and their interrelationships"

Palmer (1994)

Sommaire

1.1. Cadre et concepts	4
1.1.1. Utilisation des terres et agriculture	4
1.1.2. Les composantes de la biodiversité	5
1.1.2.1. Généralités	5
1.1.2.2. Biodiversité et agriculture	5
1.1.3. Impacts de l'intensification : un cadre conceptuel	6
1.1.3.1. Les échelles spatiales sont primordiales	6
1.1.3.2. Composition fonctionnelle : les traits des espèces	7
1.1.3.3. Contrôles sur la richesse spécifique à l'échelle locale	8
1.1.3.4. Contrôles sur la structure fonctionnelle à l'échelle locale	9
1.1.3.5. Contrôles sur la diversité spécifique à l'échelle du paysage	10
1.1.4. Les groupes d'espèces retenus pour l'expertise	11
1.1.5. La grille d'analyse de l'effet des impacts de l'agriculture sur la biodiversité	17
1.2. Effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle de la parcelle	18
1.2.1. Grandes cultures annuelles et pérennes	18
1.2.1.1. La lutte contre les ennemis des cultures	18
1.2.1.2. Le labour et autres façons culturales	32
1.2.1.3. La fertilisation : Engrais minéraux et organiques	37
1.2.1.4. Les rotations et autres façons culturales	43
1.2.1.5. La gestion de l'eau	51
1.2.1.6. L'utilisation de plantes génétiquement modifiées	52
1.2.2. Prairies	61
1.2.2.1. Effets du pâturage	61
1.2.2.2. Interactions non trophiques entre animaux domestiques et animaux sauvages	80
1.2.2.3. Effets des traitements sanitaires	81
1.2.2.4. Effets de la fauche	82
1.2.2.5. Effets de la fertilisation	84
1.2.3. Abandon et jachère	90
1.2.3.1. Plantes	91
1.2.3.2. Arthropodes	93
1.2.3.3. Faune du sol	96
1.2.3.4. Microorganismes du sol	97
1.2.3.5. Vertébrés	98
1.3. Impacts à l'échelle du paysage	100
1.3.1. L'agriculture comme facteur influençant le niveau de diversité des habitats	100
1.3.2. Rôle du niveau de diversité d'habitats lié à l'agriculture pour la biodiversité	101
1.3.2.1. Rôle pour la richesse spécifique et la diversité génétique	101
1.3.2.2. Rôle pour les espèces patrimoniales (dont messicoles)	109
1.3.2.3. Rôle pour la diversité ou la composition fonctionnelles	109
1.3.3. Importance relative des pratiques agricoles, systèmes de production, et structuration du paysage	111
1.3.3.1. Structure du paysage et intensification de l'agriculture conventionnelle	111
1.3.3.2. Structure du paysage et agriculture biologique	112
1.3.3.3. Prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des organismes pour prédire les effets de l'intensification des pratiques agricoles et de l'hétérogénéité du paysage	114
1.4. Indicateurs et biodiversité	116
1.4.1. Indicateurs : concepts et méthodologie	116
1.4.2. Indicateurs, environnement et agriculture	117

1.4.3. Indicateurs de biodiversité.....	119
1.4.4. Conclusion.....	126
1.5. Bilan du chapitre	127
1.5.1. Traitement des effets de l'agriculture sur la biodiversité dans la littérature scientifique	127
1.5.1.1. Espèces, parcelles, paysages.....	127
1.5.1.2. Les composantes fonctionnelles et génétiques de la biodiversité.....	127
1.5.1.3. Les limites	128
1.5.2. Les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle des parcelles	128
1.5.2.1. Les effets des pratiques agricoles dans les parcelles cultivées	128
1.5.2.2. Les effets des pratiques agricoles dans les prairies.....	131
1.5.2.3. Les effets de la mise en jachère et de l'abandon des pratiques agricoles	132
1.5.2.4. Des patrons généraux de réponse de la biodiversité aux pratiques agricoles ?	133
1.5.3. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité à l'échelle du paysage	134
1.5.3.1. Les composantes de la structure du paysage.....	134
1.5.3.2. Interactions entre structure du paysage et mode de production	135
1.5.3.3. Le rôle de la trame verte et bleue	135
1.5.4. Les indicateurs de biodiversité	137
1.5.5. Conclusions	137
Références bibliographiques citées dans le chapitre 1	140

1.1. Cadre et concepts

1.1.1. Utilisation des terres et agriculture

Depuis plusieurs millénaires, les activités humaines, et particulier l'agriculture, ont conduit à la transformation progressive d'une grande partie des surfaces terrestres (Figure 1.1-1). Dans de nombreuses régions d'Europe en particulier, les paysages agricoles sont vieux de plus de 2000 ans (Gropalli, 1993), et les zones agricoles représentent la majorité de l'espace. En France, la superficie occupée par l'agriculture en 2003 était de 32 millions d'hectares (Figure 1.1-2), ce qui représente 59% du territoire national métropolitain (Desriers, 2007), plaçant la France sur la partie "intensive" du schéma d'évolution théorique présenté sur la Figure 1.1-1.

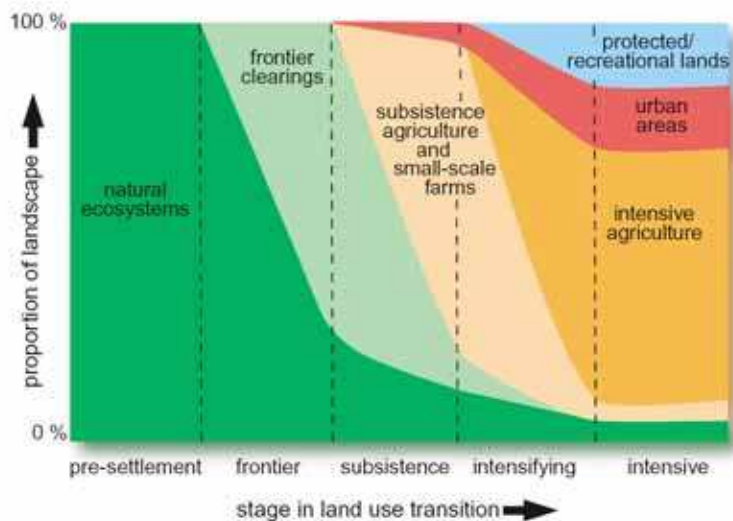


Figure 1.1-1. Suite aux transitions démographiques et économiques, les sociétés semblent suivre une séquence de différents modes d'usage des terres. Cela se traduit par des paysages plus ou moins marqués par l'empreinte de l'agriculture sous forme de systèmes de production extensifs ou intensifs. Tiré de Foley et al. (2005)

Bien que les récentes préoccupations à propos de l'érosion de la biodiversité se focalisent principalement sur la transformation et la destruction d'habitats naturels, de nombreux paysages gérés par l'homme contiennent une diversité spécifique comparable à celle de nombreux écosystèmes naturels (Altieri, 1999), dont en particulier de nombreuses espèces en déclin (Tucker, 1997). Il est donc évident que toute réflexion portant sur la biodiversité se doit d'intégrer non seulement les espaces naturels, mais aussi ceux qui sont gérés par l'homme (Tscharntke et al., 2005).

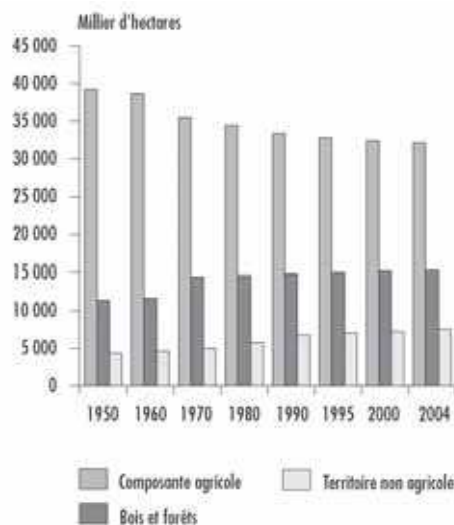


Figure 1.1-2. Evolution de la répartition de trois grands modes d'usage des terres sur le territoire français de 1950 à 2004 (tiré de Desriers, 2007).

L'agriculture intensive n'est bien sûr pas seulement affaire de superficie utilisée. Elle se définit comme un système de production agricole caractérisé par l'usage important d'intrants, et cherchant à

maximiser la production par rapport aux facteurs de production, qu'il s'agisse de la main d'oeuvre, du sol ou des autres moyens de production, tel que le matériel agricole. Elle se caractérise par un ensemble de pratiques au niveau parcellaire, dont notamment l'augmentation des intrants chimiques (engrais, pesticides), l'introduction de nouvelles cultures et un recours important à la monoculture, l'évolution du travail du sol et des calendriers de travaux.

Des indices globaux d'intensification de l'agriculture existent bien, mais ils sont difficiles à interpréter, et donc d'utilité limitée. C'est ce qu'ont montré par exemple Herzog et al. (2006), au cours d'une étude comparant 24 sites de 25km² chacun dans sept pays européens, et dans laquelle un indice synthétique d'intensification de l'agriculture n'a pas permis de comparer les systèmes de production de façon satisfaisante. Par ailleurs, de nombreux travaux traitent en fait des effets de l'intensification sans la qualifier ou l'expliquer clairement.

Dans ce chapitre, deux échelles ont été privilégiée pour l'étude des impacts de l'agriculture sur la biodiversité : celle de la parcelle et celle du paysage.

1.1.2. Les composantes de la biodiversité

1.1.2.1. Généralités

Le néologisme "biodiversité", apparu dans les années 80 (cf. chapitre liminaire pour plus de détails), englobe trois niveaux d'organisation du vivant : la diversité écologique (ou diversité des écosystèmes), la diversité spécifique (diversité des espèces ou interspécifique), la diversité génétique (ou intra-spécifique). Dans le cadre de cette expertise, c'est principalement le niveau d'organisation spécifique qui a été retenu.

A ce niveau d'organisation, l'écologie a formalisé des caractérisations de la biodiversité, dont les composantes sont distinguées, selon une logique taxinomique ou au contraire plus fonctionnelle (Figure 1.1-3). Dans les approches taxinomiques, peuvent ainsi être précisées : la richesse spécifique (nombre d'espèces présentes), l'abondance relative des différentes espèces, la composition en espèces (leur identité), leur distribution spatiale ou leur position dans le réseau trophique.

Dans les approches fonctionnelles, les taxons sont appréhendés par leurs caractéristiques ("traits") fonctionnelles. Par exemple, on regroupera sous le terme de 'pollinisateurs' des organismes assurant la fonction de pollinisation indépendamment de leur appartenance taxinomique.

Composantes de la biodiversité

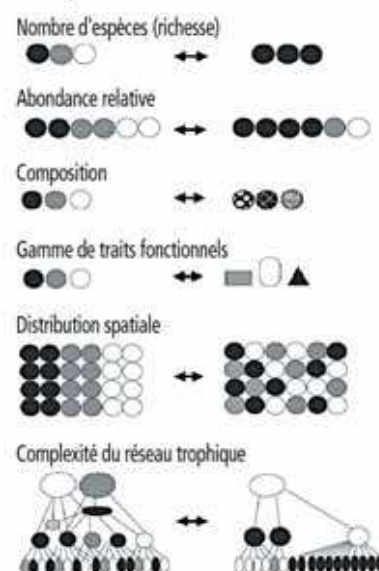


Figure 1.1-3. Les différentes composantes de la biodiversité. Toutes peuvent être affectées par les pratiques agricoles. D'après Díaz et al. (2006)

Les symboles représentent des individus ou des unités de biomasse. Les différents figurés peuvent représenter différents génotypes, phénotypes ou espèces

1.1.2.2. Biodiversité et agriculture

Les métriques de diversité utilisées dans la littérature et reportées dans cette expertise dépendent beaucoup du groupe d'organismes et de l'échelle considérés. Il peut s'agir de la richesse spécifique à différentes échelles (locale ou paysage : section 1.1.3. et Tableau 1.1-1), mais la plupart du temps ces métriques ne portent que sur un groupe d'organismes particulier (les plantes ou les insectes épiés, par exemple). D'une façon générale, on n'a donc pas accès à la diversité de l'ensemble des organismes présents sur un territoire donné.

Dans certains cas, l'information disponible porte sur l'abondance d'un groupe particulier : organismes du sol, vertébrés (*e.g.* "oiseaux limicoles"), par exemple. Le nombre d'espèces du groupe dans le milieu considéré n'est alors pas accessible, et si on veut avoir une idée de l'effet d'un facteur donné sur la diversité, on doit essayer de le déduire à partir de l'information disponible sur les groupes individuels ; ce n'est possible que si cet effet est cohérent pour l'ensemble des groupes étudiés.

Une partie des études, généralement différentes de celles conduites selon cette approche taxinomique, traite des aspects fonctionnels de la diversité. L'idée est ici non pas de connaître les effets de tel facteur sur le nombre d'espèces ou l'abondance d'un organisme, mais de savoir quel(s) type(s) d'organismes sont favorisés ou défavorisés par ce facteur, en fonction de ses traits de réponse (*cf.* Figure 1.1-3.) ou de son appartenance à un "groupe fonctionnel de réponse" particulier : de nombreuses études sur les plantes abordent cet aspect, mais c'est aussi le cas pour un certain nombre d'organismes du sol par exemple, où il est parfois plus facile d'accéder à la fonction d'un groupe d'organismes qu'à son identité taxinomique.

Enfin, ce travail n'a pas porté systématiquement sur l'étude d'espèces patrimoniales ou d'espèces particulières en danger. En effet, ceci aurait nécessité de développer des études au cas par cas, et de produire des monographies pour chaque espèce considérée. Nous avons estimé que cette approche sortait du cadre de cette expertise.

1.1.3. Impacts de l'intensification : un cadre conceptuel

1.1.3.1. Les échelles spatiales sont primordiales

La perception de la diversité biologique dépend avant tout des échelles spatiales considérées (voir Crawley & Harral, 2001 et Willis & Whittaker, 2002, pour des exemples récents). Pour prendre en compte ces échelles spatiales, Whittaker (1972) a proposé de subdiviser γ , la diversité totale d'une région (ou d'un "paysage agricole" ici), en une composante intra-communauté, α , et une composante inter-communauté, β . On peut écrire la relation entre ces trois niveaux de diversité de façon additive (*e.g.* Lande, 1996; Wagner et al., 2000; Crist et al., 2003) :

$$\gamma = \alpha + \sum_{i=1}^m \beta_i.$$

Plusieurs auteurs ont proposé de hiérarchiser ces niveaux de diversité en fonction d'échelles spatiales emboîtées (voir notamment Wagner et al., 2000 pour les paysages agricoles en mosaïque). Une façon commode de résumer cette approche hiérarchisée est présentée dans le Tableau 1.1-1. (tiré de Willis & Whittaker, 2002), qui suggère que les déterminants de la diversité à ces différentes échelles peuvent être assez dissemblables.

Spatial scale	Scale of species richness	Environmental variables predominantly responsible	Temporal scale at which processes occur
Local scale	Species richness within communities, within habitat patches	Fine-scale biotic and abiotic interactions, <i>e.g.</i> , habitat structure, disturbance by fires, storms	Processes occurring on time scales of ~1–100 years
Landscape scale	Species richness between communities; turnover of species within a landscape	Soils, altitude, peninsula effect	Processes occurring on time scales of ~100–1000 years
Regional scale	Species richness of large geographical areas within continents	Radiation budget and water availability, area, latitude	Processes occurring over the last 10,000 years, <i>i.e.</i> , since end of last glacial
Continental scale	Differences in species lineages and richness across continents	Aridification events, glacial/interglacial cycles of the Quaternary, mountain-building episodes, <i>e.g.</i> , Tertiary uplift of the Andes	Processes occurring over the last 1–10 million years

Tableau 1.1-1. Un cadre hiérarchique des processus qui influencent la biodiversité (tiré de Willis & Whittaker, 2002).

La grande majorité des études – et donc du corpus bibliographique utilisé dans cette expertise – portant sur les impacts de l'agriculture sur la biodiversité couvrent les deux premières échelles présentées dans le Tableau 1.1-1 : la parcelle ("*local scale*"), et le paysage ("*landscape scale*"). Ces deux échelles d'appréhension de la diversité correspondent à des processus de décision différents, comme suggéré par la synthèse de Benton et al. (2003) : à l'échelle parcellaire, il s'agit le plus souvent de décisions "proximales" individuelles, alors qu'à l'échelle du paysage, il s'agit plutôt de décisions collectives régionales et nationales, et à l'échelle continentale, de décisions internationales (différentes vitesses d'intensification entre pays de l'UE *versus* pays hors de l'UE, liées à l'application de la PAC, par exemple).

Quelle que soit la nature de ces décisions, elles conduisent à des transformations au niveau de la parcelle qui ont des conséquences au niveau du territoire, des exploitations et du paysage. Les principales caractéristiques de l'intensification de l'agriculture telles que synthétisées dans un article récent aux échelles parcellaire et paysagère sont présentées dans le Tableau 1.1-2 (Tscharntke et al., 2005).

Tableau 1.1-2. Caractéristiques de l'intensification de l'agriculture aux échelles de la parcelle et du paysage (d'après Tscharntke et al., 2005)

Parcelle	Paysage
<ul style="list-style-type: none"> - Rotations culturales raccourcies - Diminution de la diversité des espèces cultivées - Augmentation des engrais minéraux - Augmentation des pesticides - Céréales d'hiver au détriment des céréales de printemps - Cultures OGM - Labour profond - Monocultures de variétés à fort rendement - Augmentation de la taille des parcelles - Mécanisation - Abaissement des nappes suite au drainage 	<ul style="list-style-type: none"> - Spécialisation des exploitations agricoles - Retournement des prairies - Destruction des habitats semi-naturels - Réorganisation des terres pour agrandir les champs - Simplification des paysages avec un nombre limité de types d'usages dans l'espace et dans le temps, contribuant à l'homogénéisation du paysage - Abandon d'usages traditionnels (faible intensité) - Limitation des jachères et terres abandonnées par leur mise en culture - Résistance réduite aux espèces invasives - Abaissement du niveau des nappes - Fragmentation des habitats semi-naturels

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer les impacts des plus importantes de ces caractéristiques sur différentes composantes de la diversité biologique dans les systèmes agricoles.

Les hypothèses et théories visant à expliquer les variations de biodiversité sont extrêmement nombreuses (pour des synthèses récentes, voir *e.g.* Palmer, 1994; Zobel, 1997; Huston, 1999; Pausas & Austin, 2001; Ricklefs, 2004; Lepš, 2005 et pour des ouvrages récents, voir *e.g.* Ricklefs & Schluter, 1993; Huston, 1994; Hubbell, 2001). Pour ce qui est de la richesse spécifique (RS : l'une des métriques courantes utilisée pour caractériser la biodiversité) d'une communauté particulière, on admet qu'elle dépend de deux grands types de facteurs (Zobel, 1997; Huston, 1999; Belyea & Lancaster, 1999; Lepš, 2005) : (i) le pool d'espèces disponibles, c'est-à-dire l'ensemble des propagules des espèces susceptibles d'arriver sur le site spécifique (échelle régionale, voire continentale), et (ii) les interactions écologiques, qui trient les espèces capables de coexister dans la communauté à partir de ce pool (on parle aussi de facteurs "historiques et biogéographiques" et de facteurs "écologiques" pour identifier ces deux types de facteurs). Les conditions abiotiques et les interactions biotiques sont les deux forces principales qui contribuent au "filtre écologique" (*e.g.* Lepš, 2005). Ces deux types de facteurs ont un rôle aux échelles locale de la parcelle, et plus large du paysage.

1.1.3.2. Composition fonctionnelle : les traits des espèces

Au-delà des aspects strictement taxinomiques décrits ci-dessus, nous nous sommes également attachés, lorsque l'information était disponible, à caractériser les types d'espèces trouvés dans les différents milieux. Il s'agit donc ici d'une approche fonctionnelle de la diversité, qui propose de décrire les organismes par leurs propriétés fonctionnelles, qui sont plus directement utilisables dans un contexte ago-écologique (cf. Grime, 2001; Westoby et al., 2002). En effet, Les pratiques agricoles

mises en œuvre au niveau de la parcelle – labour, fertilisation, pâturage, etc. – peuvent être considérées comme des facteurs du milieu particuliers qui agissent sur les organismes. Dans le paradigme "trait-environnement" qui s'est développé en écologie des communautés au cours des 25 dernières années (Weiher & Keddy, 1999), ces facteurs sont considérés comme des filtres qui vont déterminer la composition des communautés locales à partir du pool d'espèces disponibles à un niveau régional (Figure 1.1-3).

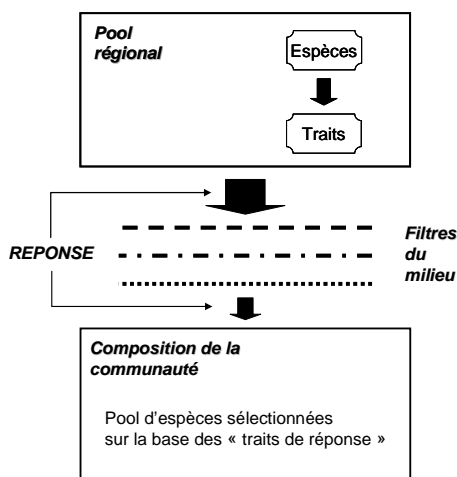


Figure 1.1-3. Schéma conceptuel présentant les effets des facteurs du milieu sur la composition des communautés (adapté de Woodward & Diament, 1991; Keddy, 1992).

L'idée centrale est que ces filtres opèrent non pas sur les espèces, mais sur les traits que portent ces espèces. Chaque filtre spécifique (régime de perturbation, fertilisation, interactions entre organismes, etc.) porte sur certains traits appelés "traits de réponse" (Figure 1.1-3.). Selon ce modèle, la composition des communautés doit pouvoir être prédite à partir des informations sur la nature et la force des filtres d'une part, et de la nature et de la valeur des traits de réponse filtrés d'autre part.

1.1.3.3. Contrôles sur la richesse spécifique à l'échelle locale

Au niveau local, le modèle conceptuel de l'équilibre dynamique (MED) proposé par Huston (1979, 1994) permet de rendre compte qualitativement des variations de richesse spécifique (RS) animale ou végétale dans un grand nombre de situations (Figure 1.1-4). Ce modèle stipule que deux combinaisons de conditions conduisent à une faible RS : (i) celles pour lesquelles les populations locales disparaissent car elles ne sont pas capables de récupérer après une perturbation dans des conditions de faible croissance démographique (quand la productivité des milieux est faible en particulier), et (ii) quand les populations locales deviennent rares ou disparaissent par exclusion compétitive, ce qui se produit plus rapidement dans des conditions de forte croissance démographique (en particulier dans des conditions de forte productivité des milieux) lorsque les perturbations sont peu fréquentes. Les effets de ces processus très différents sont de réduire la diversité aux extrémités des gradients de productivité et de perturbations. Dans la portion centrale des gradients, les effets de ces deux processus sont réduits, et le nombre d'espèces qui peuvent coexister dans ces conditions hors équilibre peut être beaucoup plus élevé. Ce modèle conduit à un certain nombre de prédictions concernant la variation de la richesse spécifique le long de gradients de perturbations et de productivité (Figure 1.1-5.). Un point très important de ce modèle est que l'effet de l'un des processus fondamentaux qui contrôle la RS dépend du niveau du second facteur impliqué. Par exemple, l'augmentation de la fréquence de perturbation à faible niveau de ressource (faible productivité) a pour effet de diminuer la RS (Figure 1.1-5.a), alors qu'à fort niveau de ressource (forte productivité), il a pour effet d'augmenter la RS (Figure 1.1-5.c).

Quand les contraintes de l'exclusion compétitive et de la réduction des populations par les perturbations et la faible productivité sont levées, il n'y a pas de conditions locales qui limitent le nombre d'espèces qui peuvent coexister. Dans ces conditions, ce nombre est limité principalement par le pool d'espèces régional disponible (Huston, 1999).

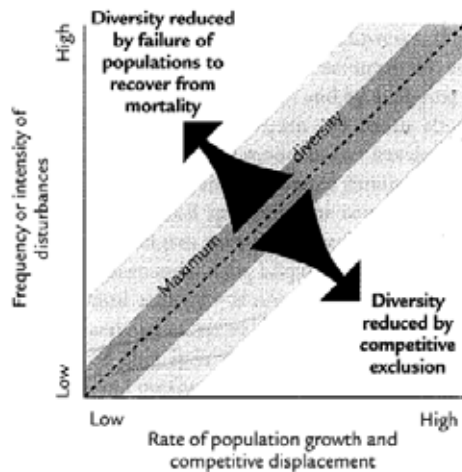


Figure 1.1-4. Modèle de l'équilibre dynamique (Huston, 1979, 1994)

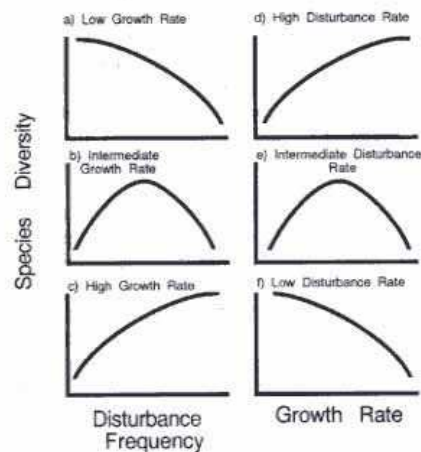


Figure 1.1-5. Prédications du modèle de l'équilibre dynamique (Huston 1994)

Lorsque cela a été possible, nous avons tenté de caractériser les impacts des différentes composantes de l'intensification de l'agriculture présentées dans le Tableau 1.1-2. en termes de perturbations et ressources, afin de se situer dans ce cadre conceptuel de référence. La plupart de ces pratiques peuvent en effet se subdiviser en :

- perturbations : labours et autres façons culturales, rotations, pâturage, fauche, abandon (jachères), etc. ;
- niveau de ressources : fertilisation (organique et minérale), irrigation, drainage, etc.

Le cas des traitements (phyto)sanitaires est toutefois difficile à faire rentrer dans l'une et/ou l'autre de ces catégories, car il s'agit de fortes perturbations dirigées vers certains organismes particuliers. Le schéma conceptuel proposé ne prend pas en compte la sélectivité des facteurs, telle celle liée à l'action de ces traitements.

1.1.3.4. Contrôles sur la structure fonctionnelle à l'échelle locale

La richesse spécifique n'est qu'une des composantes de la diversité susceptible de varier en réponse aux gradients de facteurs du milieu évoqués plus haut. Le type d'espèces que l'on va trouver aux différents points des gradients va également varier. Des modèles conceptuels de ces variations ont été formalisés par *e.g.* Grime (1973, 1979) pour les végétaux (Figure 1.1-6), et par *e.g.* Southwood (1988) pour les animaux (Figure 1.1-7). Comme le MED de Huston, ces modèles reconnaissent l'importance des variables de productivité des milieux et du régime de perturbation comme variables structurantes des milieux, et prédisent un certain nombre de caractéristiques fonctionnelles des espèces en réponse à la combinaison de ces deux gradients (différentes couleurs sur la Figure 1.1-6. et combinaisons de traits sur la Figure 1.1-7).

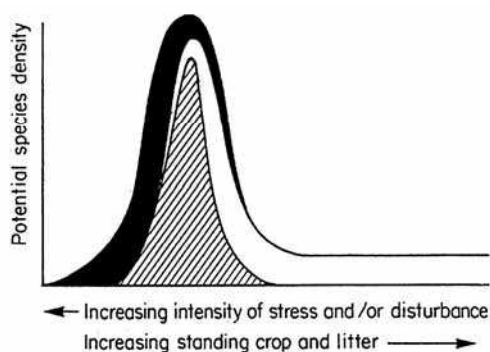


Figure 1.1-6. Modèle combinant la richesse spécifique et le type d'espèces trouvées le long de gradients de facteurs du milieu (Grime, 1973, 1979). Les trois couleurs représentent les types d'espèces suivants : en blanc, espèces à fort potentiel compétiteur ; en noir, espèces tolérantes au stress ou à la perturbation ; en hachuré, espèces qui ne présentent aucune des caractéristiques précédentes.

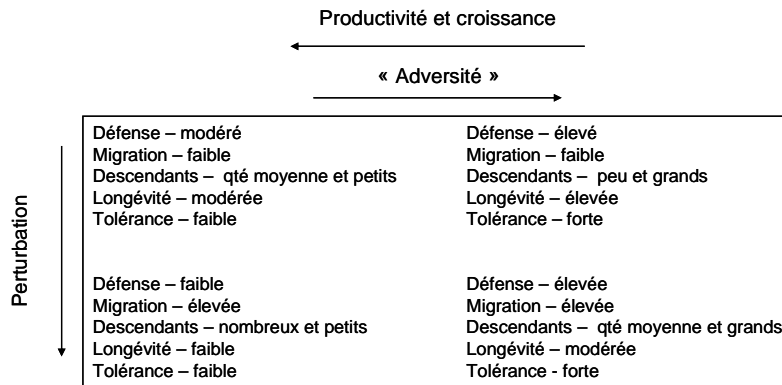


Figure 1.1-7. Importance relative de différentes tactiques dans des habitats contrastés, telles que prédites par le modèle de Southwood (1988).

Ces idées de base ont été reprises en les formalisant par la théorie des filtres (Woodward & Diament, 1991; Keddy, 1992; Díaz et al., 1999; Lavorel & Garnier, 2002). Pour chaque type de filtre, ces modèles doivent permettre de prédire le pool d'espèces dans les communautés en combinant la connaissance de la nature et de la force des différents filtres avec celle des traits de réponse (caractéristiques qui permettent aux espèces de "passer à travers" ces filtres, cf. Figure 1.1-3).

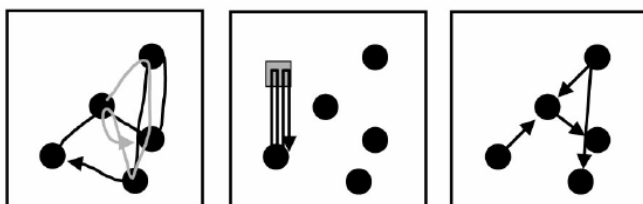
1.1.3.5. Contrôles sur la diversité spécifique à l'échelle du paysage

Le niveau du paysage intègre par définition à la fois les conditions environnementales et le contexte social et historique. Les travaux menés à ce niveau ont pour objectif principal la compréhension des interactions réciproques entre les patrons spatiaux et les processus écologiques, et la recherche de moyens de tester la généralité de ces concepts dans des systèmes différents et à des échelles variées (Turner, 2005).

Les patrons spatiaux se caractérisent principalement en termes d'hétérogénéité ou de complexité, cette notion prend en compte l'ensemble des éléments de la mosaïque paysagère. L'hétérogénéité se définit à la fois par la composition, c'est-à-dire la diversité des éléments du paysage, et leur arrangement spatial, à savoir la fragmentation d'un type d'éléments du paysage, souvent l'habitat favorable d'une espèce cible, la connectivité, le grain... Les concepts les plus mobilisés dans les recherches sur les relations entre structure du paysage et biodiversité (richesse spécifique ou abondance) sont la composition et la connectivité ou la fragmentation.

Patch models:

(a) Patchy population (b) Multihabitat population (c) Classic metapopulation



Landscape models:

(d) Facilitation (e) Inhibition (f) Neutral

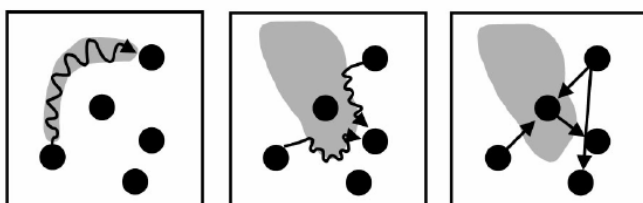


Figure 1.1-8. Scénarios d'interactions possibles entre paysage et espèces (d'après Tscharntke and Brandl, 2004).

Chaque quadrat est un paysage avec au moins un type d'habitat (cercles noirs, surfaces grisées).

Le scénario (a) concerne les espèces à grand domaine vital. Les individus peuvent explorer une grande partie des taches quotidiennement. Ces espèces forment une population en taches. Le scénario (b) est une variante du (a), où une espèce utilise deux habitats différents (l'un pour se nourrir, l'autre pour se reproduire). Le scénario (c) présente une métapopulation classique. L'espèce est distribuée en populations locales au sein des habitats, et les populations sont reliées par des individus dispersés. Les scénarios (d), (e) et (f) illustrent des métapopulations dans un contexte où la dispersion est dépendante de la structure du paysage. Les éléments de la matrice influencent l'interaction entre les populations à savoir par facilitation, inhibition ou en ayant aucune influence.

La théorie des métapopulations et méta-communautés est également mobilisable dans ce contexte. La théorie des méta-communautés permet ainsi de prédire la richesse spécifique des communautés à l'échelle paysage en fonction des types d'habitats présents, de l'adéquation des différentes espèces à ces habitats, et des taux de migration existant entre patchs d'habitats. Ces taux de migration varient selon le comportement des espèces, et on peut définir des scénarios de relations entre espèces et paysage (Figure 1.1-8).

Pour le moment la théorie des métacommunautés s'est développée alors que les études empiriques permettant de la valider manquent encore. L'utilisation de ces scénarios peut être une base pour le développement de telles recherches.

1.1.4. Les groupes d'espèces retenus pour l'expertise

La figure 1.1-9 donne des estimations grossières des nombres d'espèces décrites dans différents groupes taxinomiques au niveau planétaire. Ces groupes recouvrent partiellement ceux qui ont été retenus dans le cadre de cette expertise.

Les impacts de l'agriculture ont été évalués pour les grands groupes taxinomiques suivants :

- végétaux supérieurs ;
- vertébrés, en séparant les effets sur les oiseaux, les mammifères et l'ensemble reptiles/amphibiens ;
- invertébrés, en séparant faune du sol et faune épigée pour ce groupe en raison du rôle particulier de la faune du sol dans la production agricole ;
- faune du sol, en distinguant micro-, méso- et macro-faune ;
- microorganismes du sol.

Des estimations des nombres d'espèces présentes sur le territoire français métropolitain pour chacun de ces groupes sont fournies dans le Tableau 1.1-3, et une présentation rapide de ces groupes est donnée dans les sections suivantes.

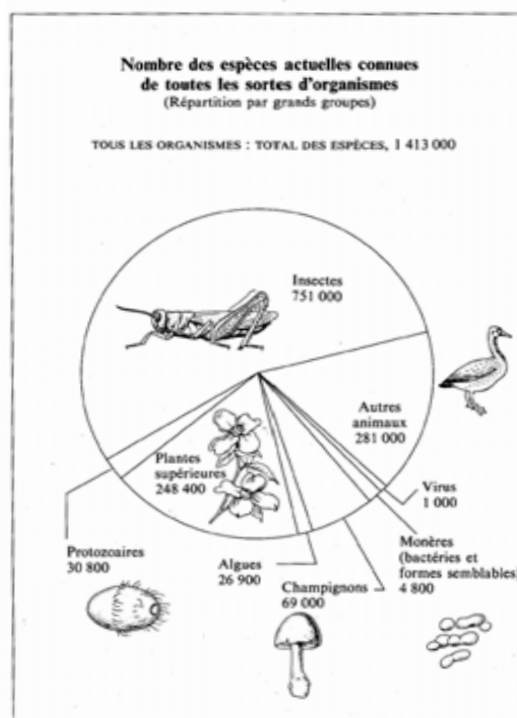


Figure 1.1-9. Les insectes et les plantes supérieures sont les éléments dominants au sein de la diversité des organismes vivants connus à ce jour (1992), mais de très nombreuses espèces restent à découvrir, par exemple chez les bactéries, les champignons et d'autres groupes mal connus. Le total approximatif doit se situer entre 10 et 100 millions d'espèces (soit entre 10 et 100 fois plus que le total d'espèces connues indiqué sur cette figure) (tirée de Wilson, 1992).

a) Les végétaux supérieurs

Le nombre total d'espèces de végétaux supérieurs représente environ 18% du nombre total d'espèces connues dans le monde (Figure 1.1-9). Sur le territoire métropolitain, on recense environ 6000 espèces de plantes terrestres (Tableau 1.1-3.), dont 427 sont protégées (loi de 1976 et arrêté du 20 janvier 1982 relatif à la liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire national).

Tableau 1.1-3. Exemples d'estimations du nombre d'espèces terrestres présentes sur le territoire français

Groupe	Sous-groupes	Estimation	Référence
Végétaux supérieurs		4900 indigènes + ~1100 naturalisées, subspontanées et accidentelles	INPN (2008) et Jauzein (2001)
Vertébrés	Oiseaux	554	Commission de l'Avifaune Française, www.lpo.fr/caf/lof.shtml
	Mammifères	~ 120	fr.wikipedia.org/wiki/
	Reptiles et amphibiens	~ 80	www.actu-environnement.com
Microfaune du sol	Nématodes	? pas de chiffre France (ex: 815 sp aux Pays-Bas)	Fauna Europea
	Protozoaires	? pas de chiffre en France (ex: 365 sp dans une prairie au Royaume-Uni)	Esteban et al. (2006)
Mésafaune du sol	Acariens	?	
	Collemboles	660	Fauna Europea
	Enchytraeides	?	
Macrofaune du sol	Isopodes	229	Fauna Europea
	Chilopodes	140	BDD Fauna Gallica Myriapoda; Geoffroy & Iorio (in prep)
	Diplopodes	295	BDD Fauna Gallica Myriapoda
	Arachnides	1529	Fauna Europea
	Oligochètes (sauf Enchytraeides)	97	Bouché (1972)
	Insectes	?	

Si on exprime l'importance relative des différents groupes taxinomiques non plus en nombre d'espèces, mais en biomasse, celle des végétaux représente en fait 99% de la biomasse totale des écosystèmes (Keddy, 1989; Grime 2003 ; Figure 1.1-10). En tant que producteurs primaires, les plantes acquièrent des ressources minérales et les transforment en matières organiques utilisables par les organismes hétérotrophes. Elles déterminent non seulement la quantité des habitats et des substrats qui peuvent être exploités par ces autres organismes, mais aussi leur qualité. Elles constituent également un élément fondamental dans la perception des paysages.

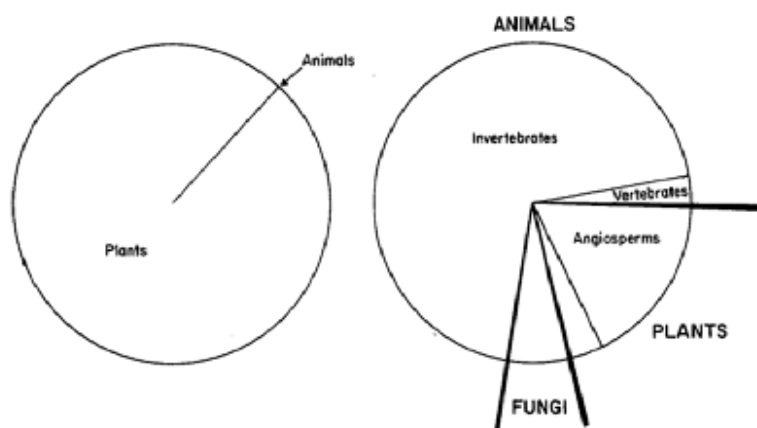


Figure 1.1-10. Importance de différents groupes taxinomiques présents dans la biosphère, mesurée de deux façons : en biomasse (à gauche), et en nombre d'espèces (à droite : comparer à la Figure 1.1-9). Tirée de Keddy (1989).

Les végétaux supérieurs sont l'un des groupes pour lesquels les informations portant sur la diversité sont les plus variées : en plus de données sur les espèces à valeur patrimoniale (peu abordées dans cette expertise : cf. plus bas), de nombreuses études fournissent des estimations de nombre et d'abondance des différentes espèces dans les communautés (et non pas d'un seul groupe, comme cela peut être le cas pour certains arthropodes ou organismes du sol par exemple). C'est aussi pour ce groupe que les aspects concernant la composition fonctionnelle sont probablement les plus nombreux. Ceci explique la présentation plus développée des résultats portant sur les traits des espèces pour les plantes que pour les autres organismes dans cette section.

b) Les vertébrés

Au sein de la biosphère, les vertébrés représentent un nombre d'espèces réduit comparativement aux plantes et aux invertébrés (Figure 1.1-10). En revanche, leur recensement est beaucoup mieux connu et on estime aujourd'hui que le nombre d'espèces à l'échelle de la planète serait de 30 000 poissons, 6 000 amphibiens, 8 000 reptiles, 10 000 oiseaux et 5 000 mammifères. Leur répartition n'est toutefois pas équitable et le maximum de biodiversité se rencontre dans la zone inter tropicale. Ce sont surtout les espèces de mammifères terrestres, d'oiseaux, de reptiles et d'amphibiens qui sont concernées par les activités agricoles. Concernant ces groupes, le territoire européen présente une diversité bien moins grande et à l'échelle de la France on ne compte plus qu'environ 80 espèces de reptiles et amphibiens, un peu plus de 550 espèces d'oiseaux, dont un grand nombre de passage, et une centaine d'espèces de mammifères.

Ces espèces de vertébrés ont des rôles très divers dans les écosystèmes puisque dans les différentes classes on trouve aussi bien des consommateurs primaires que des prédateurs de divers niveaux trophiques. Parfois situés très hauts dans les chaînes alimentaires, certaines espèces de vertébrés sont des indicateurs écologiques intéressants puisqu'il pâtissent tout particulièrement du transfert des polluants et des intrants agricoles au sein de ces chaînes alimentaires. Par ailleurs, la réduction et la fragmentation des habitats sont souvent une cause majeure de leur raréfaction dans les paysages agricoles. Un constat unanime des études écologiques les plus récentes fait par exemple état d'une raréfaction marquée de certaines espèces d'oiseaux dans les paysages agricoles européens (voir section 1.4.). Les vertébrés apparaissent comme de bons indicateurs écologiques du phénomène de banalisation ou d'homogénéisation biotique des communautés qui se traduit par la disparition d'espèces dites spécialistes au profit d'espèces généralistes mieux adaptées aux perturbations et aux changements d'usage des terres.

c) Arthropodes épigés

La richesse spécifique des arthropodes est très importante puisqu'ils représentent environ les deux tiers du nombre des espèces connues ou estimées, soit au niveau mondial environ 1,3 million d'espèces connues pour huit à dix millions d'espèces estimées, et environ 65% des organismes multicellulaires.

En milieu terrestre, ils rassemblent :

- dans le sous-embranchement des Chélicérates, la classe des arachnides, environ 80 000 espèces connues dans le monde : araignées (environ 40 000 espèces), scorpions (environ 1 500 espèces) et acariens (environ 40 000 espèces) ;
- dans le sous-embranchement des Hexapodes, la classe des insectes, environ 1 000 000 d'espèces connues dans le monde, soit 80% des espèces animales connues ;
- dans le sous-embranchement des Crustacés, la classe des cloportes, environ 3 000 espèces connues dans le monde ;
- dans le sous-embranchement des Myriapodes, la classe des chilopodes (environ 3 500 espèces connues dans le monde), celle des diplopodes (environ 10 000 espèces connues dans le monde) et celle des pauropodes (environ 400 espèces connues dans le monde).

Il paraît difficile qu'une seule théorie écologique puisse être utilisée pour expliquer la variabilité des réponses d'un groupe aussi riche (Andow, 1991).

La place des arthropodes dans les chaînes trophiques est très variable : les diptères font partie du régime alimentaire de nombreux groupes d'insectivores non insectes, les araignées sont par contre identifiées comme des prédateurs dans de nombreuses chaînes trophiques... Les insectes prédateurs n'occupent pas seulement des niveaux intermédiaires, certains groupes se situent en tant que consommateurs à l'extrémité de longues chaînes trophiques, comme par exemple des espèces de guêpes dans les galles, les staphylins (coléoptères) dans les carcasses et certains plécoptères dans les ruisseaux (Schoenly, 1990).

Les recherches analysant la biodiversité des arthropodes en général sont très peu communes, et les études se font en général par groupe taxonomique ou écologique. Duelli & Obrist (1998) ont cherché

parmi les groupes taxonomiques d'insectes, araignées et autres arthropodes quels sont ceux qui sont le mieux corrélés à la diversité totale (plantes et arthropodes) et peuvent être considérés comme de bons indicateurs de biodiversité dans les milieux cultivés. Pour plusieurs groupes, la richesse totale en espèces est corrélée avec la biodiversité totale, mais ceux pour lesquels la corrélation est la meilleure ne sont pas ceux qui sont étudiés le plus souvent en milieu agricole. Ce sont les hétéroptères et les hyménoptères symphytes et aculéates. Les groupes les plus souvent étudiés : les araignées, les orthoptères et les coléoptères, dont les carabiques, ne sont que faiblement corrélés à la biodiversité totale. Leur intérêt est essentiellement relié au contrôle biologique et non à la biodiversité en soi.

d) La faune du sol

La richesse spécifique des organismes du sol est extrêmement importante. Un sol d'un agro-écosystème contient plusieurs espèces de vers de terre, 20-30 espèces d'acariens, 50-100 espèces d'insectes, des dizaines d'espèces de nématodes des centaines d'espèces de champignons et sans doute des milliers d'espèces de bactéries et d'actinomycètes (Ingham, 1999, cité par Brown et al., 2007).

Les communautés du sol sont si diverses et si peu connues qu'elles sont considérées comme la troisième "frontière biotique", après les communautés abyssales et celles de la canopée des forêts tropicales (André et al., 1994, cité par Brown et al., 2007), et qu'elles ont été qualifiées de "forêt tropicale des pauvres" (Usher et al., 1979, cité par Brown et al., 2007).

Dans cette partie du travail, nous nous concentrerons essentiellement sur les "habitants du sol à temps plein" hors microorganismes (Wolters, 2001), qui seront traités séparément.

Ces organismes sont répartis en plusieurs groupes sur la base de leur taille :

- Microfaune (5-120µm) : dont les principaux membres sont les nématodes et les protozoaires ;
- Mésofaune (80 µm - 2mm) : micro-arthropodes : collembolés & acariens ;
- Macrofaune (500 µm - 50 mm) : vers de terre, termites, fourmis, diplopodes, chilopodes... (Swift et al., 1979 et Wall et al., 2001, cités par Barrios, 2007).

Si le nombre d'espèces qui ont été décrites pour chaque type d'organismes est élevé, elles ne représentent cependant qu'une faible proportion de la richesse spécifique existante, en particulier pour les plus petits organismes (nématodes ou acariens). Toutefois il existe d'importantes divergences entre les différentes estimations du nombre d'espèces restant à découvrir.

Sur la liste rouge de l'IUCN, moins de 100 espèces d'habitants du sol sont considérées comme menacées à un quelconque degré, et les organismes du sol représentent environ 1% du nombre total des espèces reconnues en danger. Seulement 8 espèces d'animaux du sol ont une protection CITES dans le monde (3 scorpions, 4 mygales, un coléoptère lucanidae ; Decaëns et al., 2006).

Il est de plus fort probable que la disparition de certains types d'habitats a déjà conduit récemment à des extinctions centennielles, c'est-à-dire à la disparition d'espèces qui n'étaient pas encore décrites. Par exemple, Siepel (1996) souligne que personne ne peut dire combien d'espèces de micro-arthropodes du sol ont été perdues du fait la disparition des forêts non anthropisées au Pays-Bas.

De plus, il n'existe pas de méthodes uniques ou même de combinaisons de méthodes qui pourraient permettre actuellement de connaître la richesse spécifique d'un petit volume de sol (Swift et al., 2004). La définition de groupes fonctionnels au sein des organismes du sol repose sur la taille et/ou sur des attributs fonctionnels tels que le comportement alimentaire, les traits d'histoire de vie, la répartition spatio-temporelle. Ils sont souvent définis au sein d'un groupe taxonomique. Par exemple pour les vers de terre, on peut distinguer trois groupes en fonction de leur comportement alimentaire (Bouché, 1977) : les vers de terre épigés, qui se nourrissent exclusivement de la litière à la surface du sol et y vivent en permanence ; les vers anéciques, qui se nourrissent de la litière de surface qu'ils enfouissent dans des galeries généralement verticales ; et les vers endogés, qui se nourrissent exclusivement de l'humus du sol qu'ils ingèrent sur leur passage, créant de vastes réseaux de galeries sans jamais remonter à la surface du sol. Les études sur les groupes fonctionnels remplacent souvent les études sur la diversité spécifique compte tenu des difficultés liées aux connaissances taxinomiques nécessaires, ainsi qu'à la lourdeur de ces études.

La richesse spécifique (nombre d'espèces présentes) des organismes du sol, dans un site donné, est très différente en fonction du groupe taxonomique de faune du sol : elle augmente avec la décroissance de la taille des organismes. De ce fait, les études qui sont conduites (liées aux compétences taxinomiques) sur les différents organismes abordent des niveaux de diversité différents.

Des groupes fonctionnels plus généraux, basés sur les processus de l'écosystème pour lesquels les organismes du sol interviennent, ont été définis : décomposeurs, ingénieurs de l'écosystème, nuisibles (dont nématodes phytoparasites), microrégulateurs (brouteurs, prédateurs, parasites). Deux autres groupes fonctionnels s'ajoutent qui ne concernent que les microorganismes micro-symbiontes et transformateurs élémentaires (Wall et Moore, 1999; Swift et al., 2004).

Les mesures de biodiversité des organismes du sol sont parfois des mesures de richesse spécifique, et de diversité spécifique, mais le plus souvent des mesures d'abondance (nombre total d'individus) de groupes taxinomiques ou fonctionnels.

Plusieurs facteurs peuvent être mis en avant pour expliquer l'étonnante diversité des communautés d'animaux édaphiques. En premier lieu, la structure tridimensionnelle de l'environnement édaphique est propice à une importante diversité de pores, agrégats, amas de matières organiques, types de surfaces, qui constituent autant d'habitats physiques pour une grande variété d'organismes. L'hétérogénéité qui en résulte favorise la partition spatio-temporelle des ressources et permet ainsi un niveau important de co-existence des espèces au sein des communautés (Giller, 1996; Wolters, 2001; Lavelle & Spain, 2001; Decaëns et al., soumis). Les déchets organiques, qu'ils soient d'origine végétale ou autre, sont également connus pour soutenir des réseaux trophiques plus longs et plus complexes que ceux soutenus par les organismes autotrophes seuls (Hairston & Hairston, 1993; Moore et al., 2004). Enfin, la multitude d'interactions biotiques qui caractérisent la dynamique des communautés édaphiques explique également en grande partie les importants niveaux de biodiversités observés (Lavelle et al., 1993; Wardle, 2006).

e) Les microorganismes du sol

Le sol constitue un réservoir très important de microorganismes. Ces microorganismes incluent d'une part les Archaea et les Bacteria, procaryotes, qui constituent deux des trois Domaines biologiques les plus importants de l'arbre phylogénétique de la vie (Woese 1987, Pace 1997), et d'autre part les champignons qui font partie du troisième Domaine, celui des eucaryotes comprenant les protistes, les champignons, les plantes et les animaux (Figure 1.1-11).

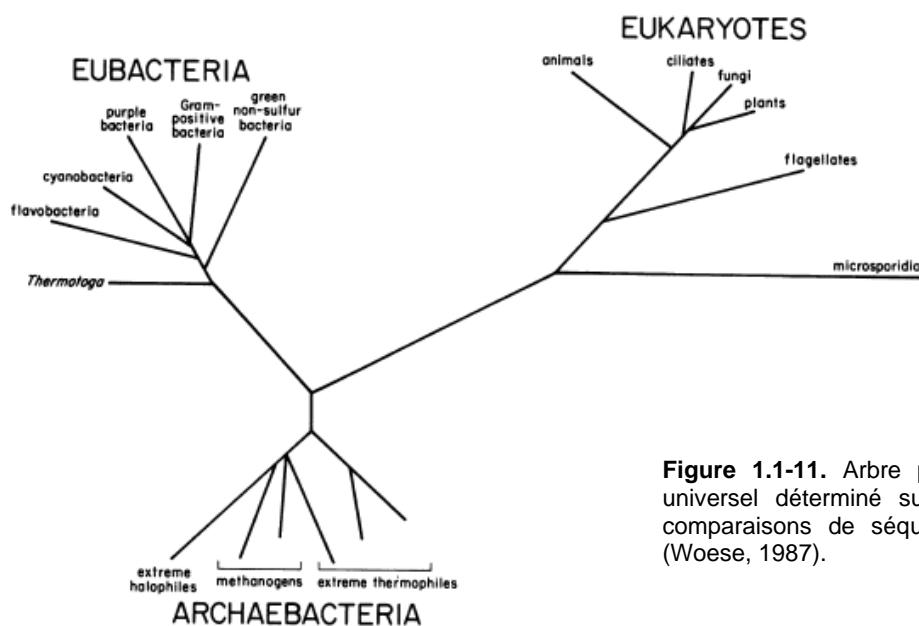


Figure 1.1-11. Arbre phylogénétique universel déterminé sur la base de comparaisons de séquences d'ARNr (Woese, 1987).

Cette microflore est dense. Elle est estimée à 10^6 - 10^9 bactéries par gramme de sol sec, représentant une biomasse de 1 500 kg par hectare pour une profondeur de 20 cm. Les champignons, jusqu'à 10^3 propagules par gramme de sol, pour leur part représentent une biomasse de 3 500 kg/ha. Cette microflore est également très diversifiée. Jusqu'à un passé récent, nous n'avions accès qu'aux populations que nous sommes capables de cultiver *in vitro*. Or des travaux récents indiquent que cette microflore cultivable ne représenterait que 0,1 à 10% de la microflore totale (Torsvik et Ovreas, 2002). Les progrès enregistrés au cours des dernières années dans les méthodes d'extraction de l'ADN du sol et dans son analyse permettent maintenant d'entreprendre des études sur les communautés microbiennes (métagénome) et d'avoir une vue plus précise de la microflore tellurique (Green et Keller 2006). Ainsi, on estime à au moins 10^4 le nombre de génotypes microbiens différents par gramme de sol, même si à ce jour, aucune quantification exhaustive de la diversité des bactéries et des champignons n'a pu être proposée.

Le rôle de la microflore tellurique dans le fonctionnement biologique des sols est fondamental. Les microorganismes sont impliqués dans la réalisation des cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote, du phosphore, du soufre..., dans la dégradation de xénobiotiques d'origine anthropique ou de toxines d'origine animale, végétale ou microbienne, dans les émissions de gaz (oxyde nitreux, méthane...) participant à l'effet de serre et dans des processus majeurs relatifs à la structure du sol, la décomposition de la matière organique et la croissance des végétaux (Brussaard et al., 2004; Van Elsas et al., 2007). Certains groupes microbiens établissent des associations symbiotiques avec les plantes (Oldroyd, 2007). Parmi ceux-ci, les champignons mycorhizogènes ont un rôle majeur, puisque 92% des familles de plantes (Wang & Qiu, 2006) établissent une symbiose mycorhizienne à arbuscules (MA) avec des champignons appartenant au phylum des Gloméromycètes (Schuëbler et al., 2001). Cette symbiose exerce des fonctions écologiques essentielles pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres.

Il existe également, au sein de la microflore tellurique, des populations phytopathogènes responsables de maladies graves telles que les fontes de semis, les nécroses et galles racinaires, les pourritures et les maladies vasculaires (Burdon et al., 2006). Cependant, d'autres populations microbiennes sont favorables à la santé des plantes en exerçant une action antagoniste à l'encontre des champignons phytopathogènes correspondant à une réduction de leur croissance saprophyte et donc à une réduction de la fréquence des infections racinaires, et/ou en stimulant les réactions de défense des plantes (Mazzola, 2004; Steinberg et al., 2007). Le sol peut également héberger des populations de microorganismes pathogènes pour les animaux et les humains. Les connaissances sur l'écologie de ces pathogènes dans le sol sont pour l'instant fragmentaires.

Le sol représente un environnement hétérogène pour le microbiota. Les différents composants de la fraction solide du sol (sables, limons, argiles, matière organique) fournissent des quantités innombrables de microhabitats différents. Ce sont sans doute ces microhabitats qui constituent des niches écologiques permettant la conservation d'une telle diversité à l'échelle du micro-agrégat, en adéquation avec le concept de la sélection naturelle qui maintient les organismes les mieux adaptés à un jeu de conditions environnementales (Kassen et Rainey 2004).

Le terme biodiversité a été utilisé de différentes manières. En microbiologie classique, la diversité spécifique est décrite par le nombre de types (espèces) différents dans une communauté et un habitat donnés (*richness*) et par l'abondance relative (*evenness*) des différents types (espèces) composant la richesse spécifique de l'habitat. En écologie moléculaire, la biodiversité peut être décrite par le nombre et la distribution de différents types de séquences d'ADN extraits de la communauté d'un habitat en relation avec les fonctionnalités de l'écosystème. Selon les méthodes utilisées pour extraire l'ADN du sol et pour l'analyser, on parlera de structure ou de diversité des communautés microbiennes.

Au-delà de la diversité taxonomique et compte tenu du rôle qu'ont les microorganismes dans le fonctionnement biologique des sols et de l'environnement d'une manière plus générale, on est souvent amené à considérer la diversité fonctionnelle des microorganismes et à distinguer des groupes fonctionnels avant de s'intéresser à la diversité taxonomique qui est difficilement accessible.

1.1.5. La grille d'analyse de l'effet des impacts de l'agriculture sur la biodiversité

La méthode de travail a consisté à analyser la bibliographie en fonction des pratiques agricoles, évaluées aux échelles de la parcelle et du paysage (Tableau 1.1-4). A l'échelle de la parcelle, une subdivision a été établie entre les grandes cultures annuelles (céréales, etc.) et pérennes (vignes et vergers) d'une part, et les prairies permanentes d'autre part, qui sont conduites selon des pratiques très différentes et présentent des niveaux de diversité généralement plus élevés. Les effets de chacun de ces facteurs ont été analysés et synthétisés pour chacun des groupes taxinomiques présentés plus haut.

Tableau 1.1-4. Les facteurs retenus pour analyser les impacts des pratiques sur la diversité, aux échelles de la parcelle et du paysage.

Grandes cultures	Prairies	Paysage
Contrôle des bioagresseurs : pesticides rotations lutte non chimique Travail du sol : labour façons culturales calendrier cultural Nutrition : fertilisation amendement Eau : drainage irrigation Diversification des cultures OGM Jachères et abandon	Mode d'exploitation : fauche pâturage (intensité, type d'herbivore) Nutrition : fertilisation amendement Traitements sanitaires des animaux Diversité végétale relations plantes/animaux Relations animaux domestiques / sauvages Abandon	Structure du paysage : hétérogénéité rôle des bords de champ fragmentation et connectivité Comparaison des systèmes de production : conventionnel (intensification) biologique intégré

1.2. Effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle de la parcelle

Les pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle diffèrent considérablement entre cultures et prairies, conduisant à des contrôles très différents sur la diversité. Ces deux types de mise en valeur sont donc traités séparément dans les analyses qui suivent.

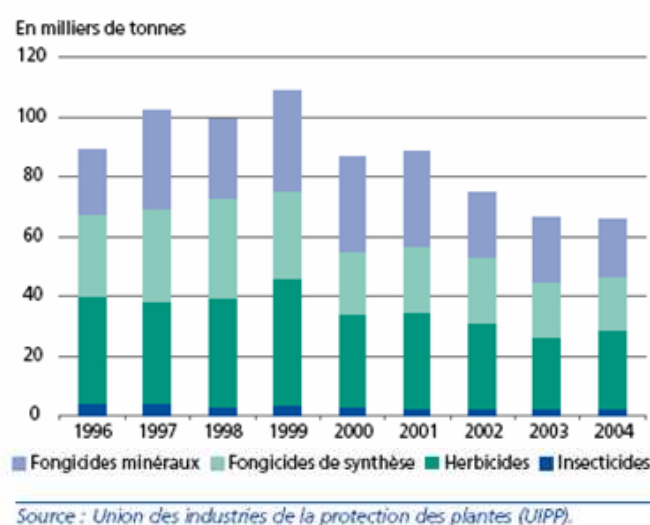
1.2.1. Grandes cultures annuelles et pérennes

Les facteurs qui ont suscité le plus de recherche sur les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité sont l'usage des pesticides, qui est bien documenté depuis les années 1960, puis la fertilisation et le travail du sol. D'autres facteurs tels que la diversification des cultures au sein d'une même parcelle, le changement de la date de semis ou l'existence d'une rotation sont étudiés de façon plus restreinte et la plupart du temps ciblée sur un ou plusieurs groupe(s) taxonomique(s) cible(s).

1.2.1.1. La lutte contre les ennemis des cultures

1.2.1.1.1. La lutte chimique

Les trois familles principales de pesticides sont, par ordre décroissant de volume de vente en France : les fongicides, les herbicides et les insecticides. Si les tonnages vendus apparaissent en baisse depuis la fin des années 90 (Figure 1.2-1), cette évolution tient surtout au remplacement de produits utilisés à forte dose par hectare par des substances actives à dose beaucoup plus faible. L'exploitation des



données des enquêtes "Pratiques culturales" réalisées par le SCEES en 1994, 2001 et 2006 montre d'ailleurs plutôt une stabilité du nombre de traitements appliqués aux grandes cultures annuelles.

Figure 1.2-1. Evolution des tonnages de matières actives phytosanitaires à usage agricole commercialisées en France métropolitaine.

Globalement, les produits phytosanitaires de synthèse sont considérés, avec la disparition ou l'altération des habitats semi-naturels (Benton et al., 2003), le raccourcissement des rotations et les apports de fertilisants, comme étant responsables du sévère déclin de la biodiversité dans les agroécosystèmes des pays industriels (Ewald & Aebischer, 2000).

a) Les arthropodes

Les arthropodes épigés subissent le plus directement l'effet des pesticides et en particulier des insecticides, les effets sur la faune du sol étant souvent liés à la part épigée du cycle de vie de certains groupes. Les effets des produits phytosanitaires sur les arthropodes dépendent essentiellement de leur

catégorie : insecticides, acaricides, fongicides, herbicides, nématicides, molluscicides, rodenticides, taupicides. Les propriétés écotoxicologiques des substances actives mises sur le marché figurent dans leurs dossiers d'homologation et sont synthétisées dans l'Index Phytosanitaire de l'ACTA édité chaque année (ACTA, 2008), ainsi que sur le site Internet du Ministère de l'Agriculture (<http://e-phy.agriculture.gouv.fr>).

Si aucune étude n'a jamais comparé, en conditions réelles, les effets des diverses catégories de pesticides sur les organismes présents dans les agroécosystèmes (ce qui aurait posé le problème du choix des substances actives à tester puisqu'il aurait été totalement impossible de toutes les tester), les études sur l'impact de substances actives insecticides, fongicides, herbicides ou molluscicides, sur des arthropodes auxiliaires et non auxiliaires, épigés et hypogés, sont quant à elles innombrables (e.g. Brandenburg, 1985; Chambon et al., 1987; Burn, 1988; Powell, 1988; Zoebelein, 1988; Cocquempot et al., 1991; Unal & Jepson, 1991; Purvis & Bannon, 1992; Monetti & Fernandez, 1995; Niehoff & Poehling, 1995; Berrada et al., 1996; Erkilic & Uygün, 1997; Cross et al., 1999; Fauvel, 1999; Rehman et al., 2000; Schuld & Schmuck, 2000; Alix et al., 2001; Kishimoto, 2002; Chen et al., 2003; Delpuech & Meyet, 2003; Hyvönen et al., 2003; Langhof et al., 2003; Chabert & Gandrey, 2005; Koss et al., 2005; Tietjen & Cady, 2007). **Elles montrent en très grande majorité des effets délétères sur les espèces, notamment et très logiquement des insecticides, avec parfois une baisse significative à l'échelle de la parcelle de l'intensité du service écologique de contrôle des ravageurs par les auxiliaires, quel que soit le système de production,** grandes cultures annuelles (Burn, 1988; Duffield, 1991) ou cultures pérennes (Monetti & Fernandez, 1995; Prokopy et al., 1995; Cross et al., 1999).

Stark et al. (2004) montrent qu'en règle générale, **les effets des produits phytosanitaires sur les arthropodes et particulièrement les auxiliaires et les ravageurs des cultures, dépendent des traits de vie, des paramètres démographiques et du stade de développement au moment de l'application** : plus le produit est appliqué sur un stade jeune et plus l'insecte a un développement de type K (e.g. *Coccinella septempunctata*) et non pas de type r (e.g. les pucerons), plus l'insecte est vulnérable et sa population susceptible de disparaître.

Les compilations (Index ACTA, base e-phy...) d'effets non intentionnels directs, létaux et sublétaux, sur les organismes non cibles traitent les substances actives indépendamment les unes des autres. Rares sont les programmes de recherche ayant tenté de mettre en évidence les effets de produits phytosanitaires selon une certaine unicité de lieux et de pratiques, et sur de nombreux groupes biologiques. Tel fut le cas néanmoins du programme danois EPA (Clausen, 1995) qui a étudié, sur le terrain et en laboratoire, les effets aux concentrations préconisées des substances actives les plus couramment utilisées nationalement, sur des plantes supérieures, des algues et de très nombreux animaux (e.g. protozoaires, enchytréides, lombrics, collembolles, acariens, carabes, staphylins, syrphes, microhyménoptères parasitoïdes, oiseaux, etc.). Les résultats ont permis de conclure à des effets significatifs sur ces organismes expliquant leur raréfaction sur les exploitations agricoles.

De plus, des revues bibliographiques axées sur le thème de la disponibilité en proies pour les oiseaux (Benton et al., 2003; Buchanan et al., 2006), ont montré que l'impact des pesticides sur les espèces non cibles peut être considérable et se poursuivre sur le long terme. Par exemple, l'application de diméthoate pour contrôler les populations de pucerons a réduit d'un facteur dix l'abondance des Hyménoptères Symphytes dans une petite région d'Angleterre dans les années 1980, et Aebischer (1990) estimait qu'il faudrait au moins sept ans sans application de ce produit à cette échelle spatiale pour recouvrer des populations similaires à ce qu'elles étaient avant son utilisation. **Toutefois, certains auteurs mentionnent que les effets à moyen et long termes des pesticides dépendent de l'hétérogénéité des agroécosystèmes et de la mobilité des organismes, et donc de leurs capacités de recolonisation à partir des zones refuges non traitées** (Purvis, 1992).

Les effets des principales catégories de pesticides sont détaillés ci-dessous.

. Insecticides

En règle générale, les insecticides ont un impact négatif, plus ou moins marqué selon les familles et types de molécules et d'adjuvants, sur la majorité des arthropodes (Zoebelein, 1988; Vlasenko

& Shtundyuk, 1994). **Les cas d'insecticides peu ou pas toxiques pour certains auxiliaires et permettant ainsi à ces derniers d'ajouter leur action à celle du traitement (ce qui est l'objectif essentiel de la protection intégrée des cultures) sont très peu nombreux dans les faits. Hormis les régulateurs de croissance d'insectes (cf. infra), les exemples sont rares.** Ainsi, les résidus foliaires de deltaméthrine (famille des pyréthrinoïdes de synthèse) s'avèrent très peu toxiques pour le parasitoïde *Diaretiella rapae* dès 24h après le traitement, ce qui permet à l'action de cet auxiliaire de s'ajouter à celle du traitement pour protéger les colzas d'hiver contre le puceron *Myzus persicae* (Desneux et al., 2005). Une autre molécule récente, l'indoxacarb (famille des oxadiazines), présente une toxicité légère pour les parasitoïdes et nulle pour les prédateurs testés (*Aleochara bilineata* (Staphylinidae), *Episyrphus balteatus* (Syrphidae) et *Orius laevigatus* (Anthocoridae)) (Dinter & Wiles, 2000).

Beaucoup d'études montrent au contraire des effets non intentionnels plus ou moins marqués sur l'arthropodofaune auxiliaire (araignées, carabiques, staphylins, coccinelles, chrysopes, syrphes, microhyménoptères parasitoïdes, punaises prédatrices, acariens phytoséiides) selon les molécules employées, mais aussi selon les phases du cycle biologique des organismes (Brandenburg, 1985; Hokkanen et al., 1988; Dennis et al., 1993; Wang et al., 1993; Thirumurthi, 1995; Bel'skaya & Esysunin, 2003; Kramarz & Stark, 2003; Langhof et al., 2003; Gonzalez-Zamora et al., 2004). Ces effets non intentionnels peuvent être à l'origine de pullulations de ravageurs jusqu'alors peu problématiques (Gordon & McEwen, 1984). Ce phénomène a été identifié dès la fin des années 1960, sous le néologisme "trophobie", par les travaux de Chaboussou (1970).

Les régulateurs de croissance d'insectes et les perturbateurs de mue (renfermant des substances actives appartenant à diverses familles : benzoyl-urées, thiadiazines, benzhydrazides, carbamates, dérivés des pyridines), à action hormonale perturbant le processus de mue des insectes et parfois les déterminismes endocriniens de la reproduction, présentent une bonne efficacité sélective à l'encontre de la plupart des Lépidoptères ravageurs tout en respectant relativement bien la faune auxiliaire (ACTA, 2002). Même si des effets létaux et sublétaux, avec baisse d'efficacité du contrôle des ravageurs, sont observés pour certaines substances actives sur plusieurs groupes d'auxiliaires (microhyménoptères, coccinelles, Hétéroptères, Névroptères) (El-Ghar et al., 1994; Biddinger & Hull, 1995; Hattingh & Tate, 1995; ACTA, 2002), des études montrent que les populations d'auxiliaires recouvrent plus ou moins rapidement les niveaux de population d'avant traitement (El-Ghar et al., 1994; Gurr et al., 1999). Il est important de noter le manque apparent d'études sur d'éventuels effets non intentionnels de ces substances, spécifiques des chenilles de papillons, à l'encontre d'espèces de Lépidoptères non cibles.

Les effets des molécules appartenant à la nouvelle famille d'insecticides des néonicotinoïdes, les thianicotinyles (chlorothianidine, thiaméthoxame par ex.) et les chloronicotinyles (imidachlopride par ex.), sont variables selon les groupes et les stades des arthropodes. Pour Bhatti et al. (2005, 2005), lorsque des molécules de type thiachlopride (famille des chloronicotinyles) sont utilisées en traitement de semences de maïs, elles n'ont pas ou que peu d'effets d'une part sur les auxiliaires au niveau du feuillage (coccinelles, chrysopes, Nabidae) et d'autre part sur les auxiliaires rampants (carabiques, staphylins, araignées) et les détritivores (diptères, Coléoptères Lathridiidae, chilopodes et vers de terre oligochètes). Sur la même culture, de la Poza et al. (2005) indiquent un effet dépressif sur les populations d'Anthocoridae (punaises prédatrices d'acariens et pucerons), mais aucun effet sur coccinelles ni sur carabes et araignées au niveau du sol. Comparés aux effets de ces molécules, ceux de molécules de la famille des pyréthrinoïdes, en traitement du feuillage ou en traitement de désinfection du sol, apparaissent bien plus importants, avec une forte baisse respectivement des auxiliaires dans le feuillage (coccinelles, chrysopes, Nabidae), et des auxiliaires du sol (carabes et araignées) et des arthropodes détritivores (diptères, coléoptères lathridiides, chilopodes) (Bhatti et al., 2005, 2005). Georgis et al. (1991) ont quant à eux mis en évidence des effets non intentionnels importants de plusieurs insecticides organo-phosphorés de traitement du sol sur des espèces d'arthropodes endogés non cibles.

Les extraits insecticides de plantes comme le neem, la roténone, l'azadirachtine, sont dits mieux respecter l'environnement car leurs molécules sont rapidement biodégradables, mais leurs effets sur les arthropodes et notamment les auxiliaires des cultures ne sont pas nuls, même si les résultats rapportés

dans la littérature peuvent être divergents notamment pour les extraits de neem (McCloskey et al., 1993; Lowery & Isman, 1994; Ismail, 1997; Schmutterer, 1999; Johnson & Krugner, 2004; Charleston et al., 2006). En utilisation sur des cultures, si certaines molécules d'extraits végétaux à certaines concentrations semblent exercer une attraction sur des auxiliaires (Ibrahim et al., 2001), il semble que des effets de phytotoxicité ainsi que des effets attractifs vis-à-vis de certains ravageurs soient parfois observés (Ibrahim et al., 2001). Il semble donc plausible que ces huiles puissent également avoir des effets sur de nombreux arthropodes auxiliaires. Cependant, aucune étude sur cette question n'a été apparemment menée à ce jour hormis celle de Ketoh et al. (2002) qui ont justement montré que le recours à des huiles essentielles pour protéger des denrées stockées (en Afrique) pouvait aggraver les dégâts d'une bruche, à cause d'une mortalité plus forte induite sur son ennemi naturel (microhyménoptère parasitoïde) que sur le ravageur.

Encadré 1.2-1. Le cas particulier des vergers

Du fait de la permanence de leur plante-hôte, de nombreux bioagresseurs restent présents dans le verger et leur contrôle demande l'utilisation répétée de produits de protection des plantes. L'arboriculture moderne est très interventionniste : elle se singularise par rapport à d'autres productions par une utilisation accrue de pesticides. Par exemple, les vergers représentaient en 2000 1% de la SAU française et 21% en valeur du marché français des insecticides (Codron et al., 2003). En moyenne en 1997, un verger de pommier en France reçoit 28 traitements (Agreste, 1998), et ce nombre est plutôt en augmentation du fait de l'apparition de résistances de certains bio-agresseurs (Sauphanor et al., 2005), de la faible adoption de variétés résistantes, d'une exigence commerciale pour des fruits "zéro défaut" et enfin du fait de l'apparition de nouveaux ravageurs, soit induits, soit dus au réchauffement climatique. Par ailleurs, le verger est traité pendant une période longue, de 6 à 8 mois en verger de pommiers (du débourrement à la récolte). Il y a ainsi : (i) un effet direct (mortalité, baisse de fécondité), plus ou moins important selon les produits phytopharmaceutiques utilisés, sur les organismes-cibles (arthropodes ravageurs), ainsi que sur d'autres espèces présentes dans le verger (autres arthropodes, oiseaux, petits mammifères...); et (ii) un effet indirect pour ces mêmes groupes par suppression de biomasse et de ressources (adventices, proies) et altération des chaînes trophiques. Les pratiques phytosanitaires et leur impact sur la diversité entomologique sont documentés en verger pour certains groupes d'arthropodes (araignées) (Pekár, 1999; Bogya & Markó, 1999; Bogya et al., 1999; Brown et al., 2003), mais plus rarement pour l'entomofaune globale (Suckling et al., 1999; Brown & Schmitt, 2001; Sauphanor et al., 2005; Debras et al., 2006; Simon et al., 2007).

Alors que l'effet de la protection est indiscutablement significatif pour certains groupes (araignées chassant à l'affût : Pekar, 1999) ou pour certaines fractions de la communauté (arthropodes de la surface du sol : Epstein et al., 2000; parasitoïdes liés au mineuses : Prokópy et al., 1995), la diversité entomologique globale de la frondaison (mesurée par la richesse ou l'indice écologique de diversité de Shannon), de manière surprenante, n'est souvent que peu affectée par des interventions phytosanitaires récurrentes avec des insecticides à large spectre par rapport à une protection avec des méthodes alternatives (Suckling et al., 1999; Brown & Schmitt, 2001; Simon et al., 2007; Figure 1.2-2).

Cortèges d'auxiliaires du pommier

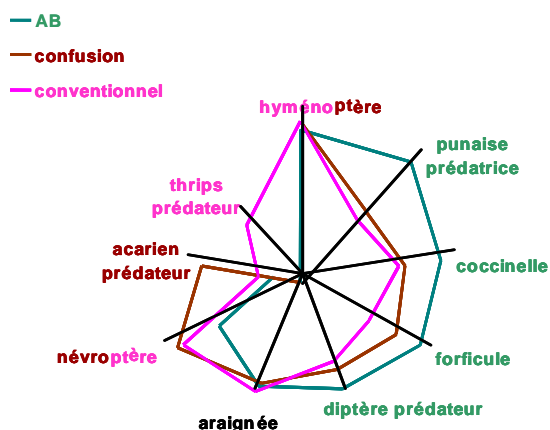


Figure 1.2-2. Comparaison de l'état des communautés d'auxiliaires du pommier observées durant 4 ans dans des vergers de pommier proches d'Avignon et de Valence, conduits soit en agriculture biologique (AB), soit en protection contre le carpocapse exclusivement au moyen d'insecticides chimiques (Conventionnel), soit en intégrant la méthode de confusion sexuelle (Confusion). Graphe construit d'après les données présentées par Simon et al. (2007).

Plusieurs hypothèses sont proposées par les auteurs :

- résilience du système verger qui voit sa diversité entomologique se reconstituer rapidement (Brown, 1993) ;
- recolonisation rapide du fait de la petite taille des vergers et/ou effet local/régional prépondérant (Liss et al., 1986; Whalon & Croft, 1986; Brown, 1993; Kozár, 1992; Bengtsson et al., 2005; Miliczky & Horton, 2005) ;
- différences de réponse entre groupes, peu traduites par un indice synthétique tel que l'indice de Shannon (Suckling et al., 1999; Hole et al., 2005).

Toutefois, si la diversité entomologique *stricto sensu* n'est que peu (pas) affectée par un mode de protection intensif, l'abondance des arthropodes du verger est significativement et négativement affectée. De même, la structure de la communauté est différente avec, corrélativement, une altération de la régulation naturelle de certains ravageurs du pommier en verger sous protection intensive (Brown & Adler, 1989; Balázs et al., 1996; Suckling et al., 1999; Simon et al., 2007). La diversité entomologique fonctionnelle, à même de contribuer à la régulation naturelle de certains ravageurs du pommier (voir Chapitre 2), est donc largement affectée par la protection en verger.

. *Acaricides*

Les acaricides sont essentiellement utilisés en vigne, en arboriculture mais aussi en élevage pour le traitement de prairies fortement infestées par des acariens Ixodidae (tiques) (Barnard et al., 1983; Kaaya, 1992). Pour toutes ces utilisations, outre l'efficacité des molécules contre les acariens cibles (notamment des molécules à large spectre organochlorées, comme le lindane, et organophosphorées, aujourd'hui interdits ; Barnard et al., 1983), **les effets non intentionnels touchent plus particulièrement les acariens, notamment les auxiliaires Phytoseiidae, plus que les insectes sauf parfois leurs stades juvéniles** (œufs et larves) (Vigl et al., 1985; Markovic & Zivanovic, 1988; Vogt, 1992; Forti et al., 1994; Angevin et al., in Press.). Néanmoins, des populations d'acariens Phytoseiidae développent des résistances à certaines molécules acaricides, insecticides ou fongicides (Hoy et al., 1985; Zhang et al., 1986; Grafton-Cardwell & Ouyang, 1993; Caprio & Hoy, 1994; Lester et al., 1999; Cavaco et al., 2003; Auger et al., 2004).

A l'instar des insecticides, les acaricides peuvent eux aussi provoquer des pullulations d'acariens phytophages Tetranychidae en vigne, suite à l'élimination du cortège des auxiliaires prédateurs, essentiellement de la famille des Phytoseiidae (Kreiter & Brian, 1987).

. *Herbicides*

Globalement, les herbicides présentent une toxicité directe faible sur les arthropodes (e.g. Volkmar et al., 2003). Néanmoins, ils ont des effets indirects marqués sur les arthropodes phytophages et floricoles (dont les auxiliaires zoophages), en supprimant les ressources dont ils ont besoin (Shelton & Edwards, 1983; Landis et al., 2000; Heard, 2006). Way et Cammell (1981) avancent même que **l'entomofaune des agroécosystèmes, y compris les auxiliaires zoophages, serait globalement plus affectée par les effets indirects des herbicides que par les insecticides**. Mais certains travaux de laboratoire suggèrent un effet de l'**atrazine** aux doses recommandées sur le terrain (Neher & Barbercheck, 1999). Chlorpyrifos et Diméthoate ont une action très négative sur Collembolles et Carabidae (projet Boxworth et Scarab).

. *Fongicides*

En général, les molécules fongicides sont beaucoup moins toxiques, à doses normales, que les insecticides, sur les arthropodes épigés mais il a été montré que les micro-hyménoptères parasitoïdes des pucerons des céréales sont repoussés hors d'une parcelle traitée et que le taux de parasitisme des pucerons diminue significativement (Jansen, 1999). De même, les taux d'infection des pucerons par des entomopathogènes diminuent par baisse de virulence voire disparition des champignons entomopathogènes suite à un traitement fongicide (Jansen, 1999). Les fongicides à base de cuivre sont potentiellement plus toxiques que les autres, à des doses deux à trois fois plus élevées que la normale (Hyvönen et al., 2003) et ils sont de façon générale encore plus toxiques sur la faune du sol en général (Filser et al., 1995). A dose normale, les populations d'auxiliaires peuvent voir leurs effectifs chuter dans une parcelle venant d'être traitée, par effet répulsif vis-à-vis des adultes (Hyvönen et al., 2003).

. Molluscicides

Ils entraînent une mortalité plus ou moins importante dans les communautés de carabes selon leur biologie, et les espèces, souvent de grande taille, consommant régulièrement des mollusques (limaces, escargots) sont logiquement plus exposées que les autres aux effets non intentionnels de ces biocides. Mair et Port (2002) ont de plus mis en évidence chez deux espèces de carabes mollusciphages une préférence alimentaire pour des proies produisant peu de mucus, ce qui est le propre des limaces et escargots toujours vivants mais intoxiqués par des substances molluscicides, ce qui provoque *in fine* une baisse des populations de ces auxiliaires. Selon l'état des populations dans les zones refuges de l'agroécosystème et leur plus ou moins grande mobilité, ces derniers recouvrent leurs niveaux de population antérieurs plus ou moins rapidement (Purvis, 1992).

Les effets des produits phytosanitaires sur les arthropodes peuvent être indirectement appréciés par le résultat d'un arrêt de leur utilisation sur tout ou partie des parcelles agricoles voire des exploitations. Ainsi, Häni et al. (1998) signalent que pour augmenter la présence d'insectes auxiliaires au sein des cultures, le respect d'une bande culturale, en périphérie des parcelles, ne recevant aucun produit phytosanitaire est efficace. D'après Pingali et Gerpachio (1997, in Lenné & Wood, 1999), l'adoption des mesures de la protection intégrée (respect des seuils d'intervention, choix de substances actives les plus sélectives possibles, et choix des périodes de traitement) dans plusieurs régions des pays asiatiques producteurs de riz, a permis une réduction très nette de l'usage des pesticides et en conséquence une augmentation des auxiliaires, rendant à leur tour les traitements insecticides moins nécessaires. Des observations similaires ont été faites en arboriculture et en viticulture sous climat tempéré (Prokopy et al., 1995; Thomson & Hoffmann, 2006). D'autres études parviennent au même constat d'une diversité en arthropodes et notamment en auxiliaires, plus importante dans des modalités sans traitements que dans celles avec traitements (Krooss & Schaefer, 1998; Yardim & Edwards, 1998; Bhatti et al., 2005). Enfin, une méta-analyse récente (Frampton & Dorne, 2007), portant sur 23 études et 1094 cas étudiés, montre que **la réduction ou la cessation de l'usage de pesticides sur les bords de champs, a des effets très significatifs sur les populations d'insectes** (carabes, hétéroptères, staphylinins, lépidoptères et insectes proies des poussins de gibier comme les larves de tenthrèdes) : les effectifs de punaises sont multipliés en moyenne par 13 et tous les autres taxons augmentent fortement, excepté deux taxons dont l'abondance diminue (organismes tolérants qui bénéficiaient de niches vacantes).

b) La faune du sol

Malgré la prise de conscience de l'implication de la faune édaphique dans le fonctionnement du sol et le maintien de la productivité primaire, l'attention des agriculteurs pour ces organismes s'est focalisée jusqu'à récemment sur les quelques espèces ou groupes d'espèces catalogués comme ravageurs ou phytoparasites (Decaëns et al., 2006).

L'utilisation excessive de ces produits entraîne dans bien des cas des impacts non ciblés (Figure 1.2-3), dont les effets s'étendent ou se propagent au travers des réseaux trophiques via les processus de bioaccumulation, affectant les communautés édaphiques et épigées à différentes échelles spatiales et temporelles et éliminant de nombreux organismes dont l'activité est bénéfique aux cultures (Hunter, 1996; Carson, 1962; Wheatley & Hardman, 1964; Cooke et al., 1992; Rhett et al., 1988; Spurgeon et al., 2004; Romijn et al., 1993). L'élimination des prédateurs responsables du contrôle biologique naturel des phytophages ravageurs, ainsi que l'adaptation progressive des espèces cibles aux molécules actives des pesticides, permettent dans bien des cas aux populations de ces dernières de se

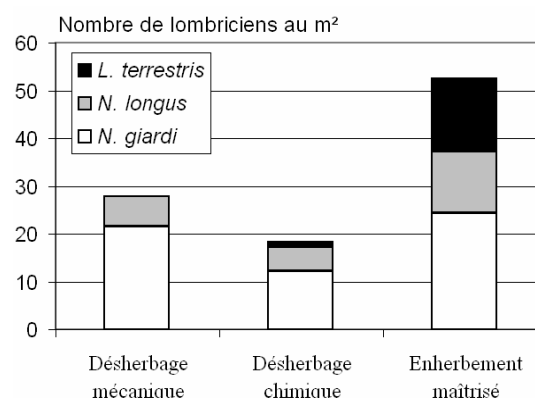


Figure 1.2-3. Effet de différentes pratiques de désherbage des adventices de la vigne sur trois espèces de lombrics (Cluzeau et al., 2001).

maintenir ou d'augmenter là où les pesticides sont appliqués de façon irraisonnée (Kumarasinghe, 1991).

. *Macrofaune*

- Les effets des insecticides sur les vers de terre sur le terrain dépendent de nombreux facteurs (teneur en eau du sol, température, composition, structure, microbiologie...), ce qui rend les résultats incertains et parfois contradictoires (Paoletti & Bressan, 1996; Paoletti et al., 1991).

- **Les métaux** (cuivre en particulier) contenus dans les fongicides type "bouillie bordelaise" sont hautement toxiques pour les vers de terre (Filser et al., 1995). **Les fongicides** de la famille des **benzimidazoles** (Bonomyl, Carbendazim...) sont également toxiques, de même que certaines **techniques de fumigation** (DD, Chloropicrine, Methyl bromide, Carbon disulfide).

- Certains **organochlorés** (Chlordane, Heptachlor, Endrin, Cynazine) peuvent présenter également des effets létaux aux taux d'application recommandés, d'autres ayant probablement des effets sublétaux. Par ailleurs les organochlorés se concentrent dans les tissus et présentent des risques de biomagnification d'autant plus préoccupants que la faune du sol (et tout particulièrement les invertébrés de grande taille) représente une ressource clé pour un nombre important de consommateurs secondaires, parmi lesquels de nombreuses espèces de vertébrés à valeur patrimoniale (Granval, 1988; Decaëns et al., 2006).

Les **organophosphorés** sont moins toxiques que les organochlorés, mais certaines molécules se sont révélées toxiques pour la macrofaune (Phorate, Parathion, Fensulfothion, Fonofos), d'autres non (Aldrin, Dieldrin, DDT, HCH, Isobenzan). **Les carbamates** se sont révélés toxiques pour la plupart des groupes de la faune du sol (Madge, 1981; Curry & Good, 1992).

Les organophosphorés (chlorpyrifos-éthyl, malathion...), les carbamates (carbofuran, méthomyl...) et les carbamyl-triazoles (triazamate) sont de puissants inhibiteurs de l'acétylcholinestérase (AChE), mécanisme peu sélectif compte tenu de l'homologie de cette enzyme au sein du règne animal et se traduisant par une toxicité souvent importante pour de nombreux invertébrés et vertébrés. Ils restent cependant des produits extrêmement importants sur le marché mondial.

- Les effets des **nématicides** varient en fonction de la molécule, mais ils semblent moins toxiques pour la macrofaune que pour la mésofaune. Les techniques de **fumigation** sont hautement toxiques mais affectent peu les populations qui vivent en profondeur, de même que les cocons et œufs, ce qui permet une recolonisation rapide (Madge, 1981).

. *Mésofaune*

- Les effets des pesticides sur les Oribates sont sélectifs, dépendants de la nature du pesticide (Behan-Pelletier, 1999).

- Les effets des pesticides sur les Collembolés, surtout dans le cas d'une application aux doses prescrites, sont souvent indirects. C'est particulièrement vrai pour les herbicides. Les résultats dépendent du taxon considéré, de sa sensibilité et de sa place dans le réseau trophique (Frampton, 1992, 2000, 2002).

- Les effets des pesticides sur les acariens Gamasina sont variables, car ces animaux sont prédateurs. On peut donc observer des effets directs négatifs, mais également des effets positifs dus à une prédation plus efficace sur des proies affaiblies. Généralement, les nématicides (type Aldicarbe) ont un effet indirect négatif car les nématodes sont des proies privilégiées en systèmes agricoles (Koehler, 1997).

- L'action des insecticides varie en fonction des espèces. Ils peuvent modifier la structure des communautés en augmentant l'abondance de certains taxons et diminuant l'abondance d'autres taxons (cas du DDT). Les nématicides semblent hautement toxiques pour la mésofaune (Madge, 1981). On peut distinguer 3 groupes d'espèces : celles qui sont absentes pendant 9 mois à 1 an après l'application, celles qui ne montrent pas de réaction et celles qui ont une réaction positive. Les espèces eu-édaphiques semblent plus sensibles que les épi-édaphiques (Neher & Barbercheck, 1999). Les techniques de **fumigation** sont hautement toxiques mais affectent peu les populations qui vivent en profondeur.

- Les effets des **herbicides** sont plus souvent considérés comme indirects que directs (élimination de la flore adventice) (Madge, 1981), mais certains travaux de laboratoire suggèrent un effet de l'**atrazine** aux doses recommandées sur le terrain (Neher & Barbercheck, 1999). Chlorpyrifos et Diméthoate ont une action très négative sur Collemboles et Carabidae (projet Boxworth et Scarab). Mais les effets des pesticides sur la faune du sol sont parfois difficiles à interpréter.

- Les fongicides avec de fortes teneurs en cuivre modifient la structure des communautés de collemboles (Filser et al., 1995).

. *Microfaune*

- Les techniques de fumigation éliminent protozoaires et nématodes et la recolonisation peut être très longue (Neher, 1995; Neher & Barbercheck, 1999).

- Les insecticides perturbent de façon critique les protozoaires et sont généralement plus toxiques que les herbicides. Les fongicides ont des effets variés, mais la plupart n'ont vraisemblablement pas un effet critique sur les protozoaires (Foissner, 1997).

Conclusion

Les **insecticides** sont plus toxiques que les **herbicides** pour la faune du sol et particulièrement les vers de terre et arthropodes du sol. La présentation sous forme de granulés est plus ciblée et donc généralement moins toxique car elle permet une recolonisation à partir de zones non contaminées (McLaughlin & Mineau, 1995). Les **fongicides** sont encore plus toxiques (Bünemann et al., 2006). L'impact des herbicides sur les réseaux trophiques du sol est généralement de nature indirecte (réduction de la végétation et de la matière organique au sol) ; certains ont cependant des effets directs sur la mésofaune (MCPA, 2,4,5-T) et les vers de terre (Simazine, Triazine) (Neher, 1995). L'application de différents pesticides a un effet négatif sur les organismes de la faune des sols pourtant non-cible de ces pratiques.

c) Les microorganismes du sol

Les herbicides affectent la diversité de la microflore bactérienne (Martin-Laurent et al., 2006; Rhine et al., 2003) de même que les applications de fongicides et d'insecticides (Ahmed et al., 1998; Bünemann et al., 2006) et de tous les traitements biocides (Klose et al., 2006). Ainsi, la structure génétique des communautés bactériennes de sols agricoles est significativement altérée en réponse à l'application de 2,4-D (Gonod et al., 2006) ou d'atrazine (Piutti et al., 2002). Néanmoins, ces modifications sont particulièrement notables durant les premiers jours suivant l'application et correspondent à la phase de biodégradation de l'herbicide. Cet effet disparaît 7 jours après le traitement. Les études concernant l'utilisation de l'atrazine révèlent que les gènes de dégradation de l'atrazine présents en nombre très limité dans la communauté bactérienne des sols avant les applications de désherbant ont été transférés latéralement entre espèces bactériennes (Devers et al., 2005) augmentant ainsi d'application en application le potentiel de biodégradation de ce désherbant par les communautés bactériennes des sols auxquels il est appliqué (Martin-Laurent et al., 2004; Rhine et al., 2003; Zablotowicz et al., 2007). Une étude de diversité à partir d'isolats bactériens originaires de sols cultivés en maïs et traités par l'atrazine révèle 63 familles de clones différentes appartenant aux groupes des Actinobactéries, des Bactéroidetes et des Proteobactéries au sein desquels les genres *Variovorax paradoxus*, *Burkholderia cepacia*, *Arthrobacter* sp. et *Bosea* sp. ont été identifiés comme dominants (Martin-Laurent et al., 2006). Les courbes de saturation indiquent que ce nombre est très en deçà de la diversité réelle. Les résultats de cette étude montrent également que l'impact sur la diversité de ces biodégradants est dû à la fois à l'atrazine et au maïs. D'autres études attribuent plus généralement cette modification de la diversité à une interaction entre l'atrazine et les pratiques culturales (Zablotowicz et al., 2007). L'impact dépend également des propriétés du sol. L'application d'isoproturon modifie de manières très différentes, selon le pH du sol, les rapports d'abondance entre les populations de *Sphingomonas* spp., groupe de bactéries impliquées dans le catabolisme de cet herbicide. L'espèce *Sphingomonas mali*, non détectée avant l'application d'isoproturon, devient dominante dans des sites à pH bas, alors que d'autres espèces de *Sphingomonas* spp. le deviennent à pH élevé (Shi & Bending, 2007).

Les insecticides organochlorés sont particulièrement dommageables pour la microflore tellurique. Ils affectent significativement plusieurs groupes au sein des bactéries et des champignons hétérotrophes mais ils affectent également les bactéries nitrifiantes (autotrophes) (Ahmed et al., 1998). A l'inverse, des groupes bactériens sont capables de biodégrader certains insecticides, comme le lindane. La diversité végétale, affectant la diversité microbienne au niveau de la rhizosphère des plantes, intervient alors sur la vitesse de biodégradation (Kidd et al., 2007). A propos du lindane, il faut noter par ailleurs que l'utilisation de cette molécule complètement nouvelle dans l'environnement et étrangère aux microorganismes (synthétisée par l'homme) a conduit la communauté bactérienne à constituer *de novo* en quelques décennies un gène de dégradation du lindane par combinaison de matériel génétique issu de différentes espèces microbiennes (Boubakri et al., 2006). Cet exemple souligne le potentiel génétique de la microflore et illustre parfaitement son potentiel d'adaptation rapide aux variations de l'environnement.

L'impact de pesticides à plus long terme a été observé également sur les communautés microbiennes autres que celles impliquées dans la biodégradation des pesticides (Seghers et al., 2003). L'étude sélective de quelques communautés bactériennes telles que les Acidobactéries, les actinomycètes, les bactéries oxydant l'ammonium et les méthanotrophes révèle une réponse différentielle de ces communautés après 20 ans d'application d'atrazine et de metolachlor. Les méthanotrophes sont le groupe le plus affecté et des espèces ont disparu. Néanmoins, l'activité méthanotrophe (oxydation du méthane) n'est pas modifiée, les espèces restantes compensant l'activité de celles ayant disparu (Seghers et al., 2003).

Le cuivre, fongicide utilisé couramment notamment en sol viticole, serait le fongicide le plus toxique et le plus persistant (Bunemann et al., 2006). Bien qu'il vise à limiter le développement de champignons aériens, une grande partie de ce fongicide arrive au sol et peut s'accumuler (Ranjard et al., 2006b). La structure de la communauté bactérienne est peu modifiée alors que celle des champignons l'est significativement (Demanou et al., 2006) mais les fonctionnalités du sol ne le sont pas, ce qui suggère une pression non sélective du cuivre et un degré élevé de résistance génétique et fonctionnelle aux perturbations causées par le cuivre malgré, dans certains cas, une réduction significative du nombre de bactéries et de la biomasse microbienne (Girvan et al., 2005). Cependant, les apports répétés de Cu peuvent conduire à des modifications plus importantes de la structure des communautés bactériennes, allant jusqu'à la rupture du phénomène de résilience (Ranjard et al., 2006a; Ranjard et al. 2006b), ce phénomène étant plus marqué dans les sols présentant initialement une faible diversité (Tobor-Kaplon et al., 2005).

d) Les vertébrés

Les effets des pesticides sont particulièrement bien documentés pour les oiseaux et les amphibiens. Ils affectent préférentiellement les espèces au sommet des chaînes trophiques, par suite d'une accumulation croissante de ces composés avec le niveau trophique. Les organophosphorés, qui s'accumulent dans les tissus lipophiles, auraient actuellement les impacts les plus importants. Les insecticides à spectre étroit auraient un impact plus faible, mais la tendance est néanmoins d'utiliser de plus en plus des insecticides à spectre large, pour des raisons environnementales et économiques (coût de développement). Notons enfin que l'analyse des empoisonnements montre que 20 à 70% correspondent à des produits illégaux (Berny, 2007). Les effets des pesticides sur les amphibiens ne sont pas limités à l'application de doses importantes de produit, et les effets conjugués de plusieurs molécules appliquées à faible dose peuvent être très nocifs en entraînant des perturbations hormonales (Hayes et al., 2006).

. Les oiseaux

Mortalité aiguë - ou directe

A partir de quelques études menées *in situ*, et en construisant un modèle probabiliste, Mineau (2002) montre que **la mortalité chez les oiseaux par exposition dermique, généralement non estimée et non indiquée, serait tout aussi importante que la mortalité évaluée par ingestion**. La mortalité par inhalation serait aussi non négligeable.

A partir de ce modèle probabiliste, des données de toxicité et d'utilisation des pesticides, Mineau (2006) parvient à estimer la mortalité par ingestion sur l'ensemble des USA, au cours de la dernière décennie. Cette mortalité annuelle varie entre moins de 0,02 oiseau tué à l'hectare (Etats de l'ouest des USA, avec surtout de l'élevage, Montana et Wyoming par ex.) à 0,2 à 0,5 oiseau tué à l'hectare, les taux les plus élevés étant dans le sud-est des USA. Cette mortalité aiguë tendrait à diminuer (divisée par deux chez le coton, culture où la mortalité est très élevée, de 1 en 1990 à 0,5 en 2003), en raison d'une moindre toxicité des produits (remplacement des OP et carbamates), sauf en arboriculture, où l'augmentation de mortalité serait due à une intensification des traitements. Mineau (2005) estime que le Carbofuran, un insecticide délivré sous forme de granulés, a provoqué annuellement, lorsqu'il était le plus utilisé, 17 à 91 millions de morts chez les oiseaux, dans la Corn Belt, aux USA.

Impacts indirects

La mortalité retardée et les effets sur la fertilité sont plus difficiles à estimer. De nombreux autres traits d'histoire de vie peuvent être concernés, *e.g.* l'efficacité de la recherche de nourriture. Les pesticides peuvent aussi affecter la disponibilité des ressources, notamment en insectes.

Les herbicides diminuent la quantité d'adventices dans les champs. Ainsi la densité en graines d'adventice a diminué de 50% en quelques décennies en Grande-Bretagne (Marshall, 2005). Cela diminue la disponibilité d'une ressource directement utilisée par les oiseaux (alouettes par exemple), et les affecte aussi indirectement à travers une réduction des populations d'insectes qui dépendent de ces plantes. La raréfaction des insectes, associée à l'utilisation d'insecticides, affecterait ainsi un certain nombre d'oiseaux, perdrix grise, bruant proyer, moineaux (Benton et al., 2002).

Effets sur la dynamique des populations

Ces impacts n'affectent pas nécessairement la dynamique des espèces, si les excédents démographiques sont importants, et que les pesticides affectent uniformément les différentes espèces en compétition.

Dans certains cas, la mortalité directe peut avoir un impact important et rapide sur le devenir d'une espèce. Ainsi, un vermifuge aurait entraîné un déclin de 90% en une décennie des populations de vautours indiens (Oaks et al., 2004). On connaît aussi l'impact du DDT, qui a failli entraîner l'extinction du condor de Californie, et a fortement affecté les populations européennes et nord américaines de faucon pèlerin, à travers une fragilisation des coquilles d'œuf. La bromadiolone aurait eu un impact très négatif sur les populations de milan royal dans l'est de la France (littérature grise, <http://www.vogelwarte.ch>). Le carbofuran et le terbufos, utilisés sur le colza au Canada (10% de la surface cultivée), et maintenant interdits, auraient entraîné le déclin de quelques espèces d'oiseaux, notamment le moineau (Mineau & Downes, 2005).

Néanmoins, les pesticides ne seraient pas le facteur principal du déclin des oiseaux d'habitat agricole en Europe, l'argument étant que le déclin est très important dans l'ouest de la Grande-Bretagne, paysage de prairies, où les pesticides sont peu utilisés (Plumb & Bromilow, 2001; littérature grise, DEFRA).

Les Ongulés

Consommateurs primaires exploitant de nombreuses parcelles, les ongulés sauvages sont beaucoup moins sensibles aux pesticides que nombre d'autres animaux. Toutefois, grâce au réseau de surveillance de la mortalité de la faune sauvage (réseau SAGIR), des cas de mortalité par empoisonnement ont été recensés, par des anticoagulants surtout, et par du lindane, chez le chevreuil mais aussi l'isard (Lamarque et al., 1999; Gibert & Appolinaire, 2004).

Les petits carnivores

Une espèce menacée, le vison d'Europe, serait affectée par les rodenticides, qui sont présents dans une proportion très significative des cadavres de petits carnivores, visons et loutre, et ont été trouvés dans un cadavre de cette espèce (Fournier et al., 2004).

Les Chiroptères

Les pesticides et notamment les insecticides sont, par leurs effets directs et surtout indirects, des éléments majeurs de l'occupation de l'espace et de la dynamique des populations de Chiroptères en raison de leur régime alimentaire insectivore.

Mortalité aiguë - ou directe

La mortalité directe par les insecticides répandus sur les cultures et dans les vergers est peu documentée, à l'opposé des mortalités aiguës consécutives à l'utilisation de produits de traitement des charpentes e.g. (Gremillet & Boireau, 2004). L'utilisation du DDT jusque dans les années soixante est suspectée comme une cause majeure du déclin des populations de chauves-souris observée alors (Brosset, 1988).

Impacts indirects

La raréfaction des insectes a incontestablement une influence négative sur certaines chauves-souris dont le régime est constitué en majorité de Lépidoptères, cible principale de produits destinés à lutter contre les ravageurs (Hernandez et al., 1993). Elles doivent alors entreprendre de plus longs déplacements coûteux en énergie pour trouver des terrains de chasse d'autant plus vastes que la ressource y est réduite, alors que l'accès aux gîtes favorables reste limité, ce qui a été montré par (Aihartza et al., 2003) pour le rhinolophe euryale. Les insecticides biologiques comme le Bt (*Bacillus thuringiensis*) produisent de ce point de vue le même effet négatif que les produits organochlorés.

Effets sur la dynamique des populations

Il a été montré (Tuttle, 1976), chez le Murin gris (*Myotis grisescens*), que l'éloignement des terrains de chasse réduisait la croissance et la survie des jeunes, donc la dynamique de la population.

Les Amphibiens

Les populations d'amphibiens sont en déclin dans diverses parties du monde. Ce déclin peut s'expliquer de différentes raisons parmi lesquelles la perte ou à la dégradation des milieux humides, alors que d'autres pourraient résulter de l'influence conjuguée de multiples facteurs : changements climatiques, introduction d'espèces envahissantes, pollutions liées aux pesticides, augmentation des maladies infectieuses, etc. (Mandrillon, 2005; Hayes, 2006). De plus, l'activité humaine a profondément modifié les chaînes trophiques en milieu aquatique.

Au laboratoire, il a été montré que l'accumulation d'herbicides (famille chimique des triazines) et d'insecticides (molécules telles que le lindane ou l'endosulfan...) pouvait réduire la capacité de réponse des batraciens à un parasite (défaillance du système immunitaire) et pouvait aussi accélérer le développement du parasite. D'autres effets potentiels variables des pesticides sur le développement des amphibiens (résorption des testicules, nombre d'oocytes chez les femelles, féminisation...) avec des effets de mélanges de produits qui sont très mal connus, sont aussi étudiés (Gendron, 2003; Hayes, 2006). Cependant il a été montré en laboratoire, chez un amphibien, que la létalité liée aux pesticides est beaucoup plus importante en présence d'un autre facteur de stress comme la présence de prédateurs ou de parasites (Gendron, 2003). Ce résultat semble généralisable (Sih, 2004), et suggère une **révision des procédures d'estimation de toxicité, qui devraient tenir compte des conditions *in situ***. Certaines de ces études ont révélé que les effets observés pouvaient être modulés par une large gamme de facteurs biotiques et abiotiques (Mandrillon, 2005).

e) Les plantes

Apparu au cours de la décennie 1940-1950, le désherbage chimique a profondément modifié la flore adventice. L'utilisation des herbicides de synthèse, (tout d'abord des antidicotylédones, puis à la fin des années 60 des antigraminées) a permis un contrôle efficace des communautés d'adventices. Dès les années 60, des changements non négligeables sont observés par les malherbologues (disparition des messicoles rares : Aymonin, 1965 ; augmentation des graminées adventices : Barralis, 1978). L'efficacité de ces produits herbicides (plus de 95% d'efficacité en situation moyenne) est telle qu'au cours des années 1980-90, la gestion des populations de mauvaises herbes ne va plus reposer que sur le désherbage chimique entraînant une surutilisation de ces produits. La réduction du nombre

d'espèces est observée dans les parcelles cultivées mais aussi sur les bordures avec une diminution du nombre d'espèces et de la biomasse des plantes (production de pollen et de semences : de Snoo, 1997; Marshall, 2001), avec des conséquences sur l'ensemble de la faune qui s'alimente sur ces végétaux (Moreby & Southway, 1999).

Plusieurs conséquences à l'utilisation massive de ces produits sont alors constatées :

- les niches laissées libres par le désherbage chimique ont permis l'installation dans les parcelles cultivées d'espèces dont la seule "qualité" est une certaine tolérance naturelle aux produits chimiques (banalisation de la flore adventice) ;
- l'utilisation systématique des mêmes molécules herbicides a provoqué deux situations extrêmes : d'une part la quasi-disparition de plantes strictement liées à l'agrosystème (messicole), et d'autre part le développement de fortes populations résistantes aux herbicides pour quelques espèces. Le développement de populations résistantes aux herbicides a été observé à partir des années 1970 (Powles, 1997). Ce phénomène touche aujourd'hui près de 300 espèces dans le monde, (<http://www.weedscience.org/in.asp>, novembre 2007 : Fig. ci-dessous) dont les populations peuvent constituer un couvert adventice quasi monospécifique.

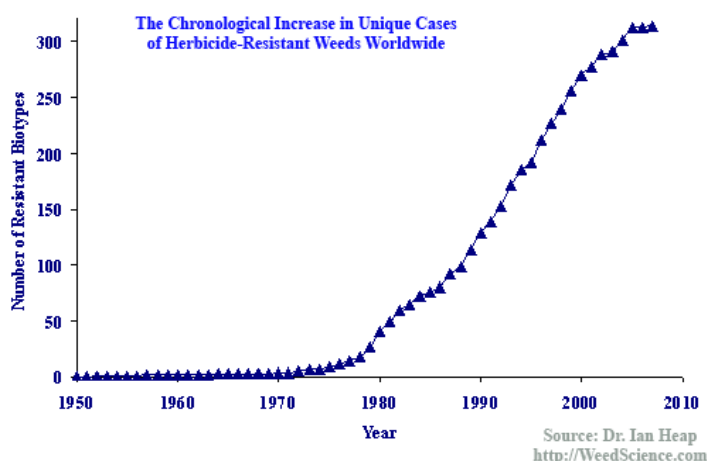


Figure 1.2-4. L'accroissement du nombre de cas de mauvaises herbes résistantes à un herbicide, dans le monde

Tout d'abord d'un faible impact agronomique (Darmency, 1990), ces résistances sont de plus en plus complexes à gérer. Le fait que ces espèces, devenues résistantes à toute une gamme de produits, ne semblent pas contre-sélectionnées en l'absence de l'herbicide (Neve, 2007), pourrait provoquer des modifications profondes difficilement réversibles dans les communautés végétales des parcelles cultivées de par l'avantage sélectif qu'elles ont acquis.

Grâce à la faculté des plantes, plus ou moins développée selon les espèces, de survivre plusieurs années à l'état de semences dans le sol, une partie de cette diversité végétale peut être retrouvée suite à la mise en place d'une gestion intégrée des populations de mauvaises herbes (*Integrated Weed Management*). En effet l'utilisation de faibles doses de produits, d'impasse de désherbage raisonné (Bostrom, 1999; Bostrom, 2002; Scursoni, 2006) permet d'augmenter le nombre d'espèces dans les parcelles cultivées.

1.2.1.1.2. La lutte biologique

Les exemples de succès en lutte biologique sont évidemment nombreux et certains ont même été retentissants tant dans la lutte contre des insectes ravageurs (cochenille australienne des agrumes en Californie, cochenille du manioc en Afrique) que contre des adventices (figue de Barbarie *Opuntia* spp. en Australie). Pourtant, bien que cette lutte biologique soit généralement perçue par la profession agricole et le public averti comme étant une méthode respectueuse de l'environnement, surtout lorsqu'elle est comparée à la lutte chimique, et bien qu'elle soit présentée comme telle par certains scientifiques (McEvoy, 1996; Jervis, 1997), elle n'est pas dénuée de risques surtout s'il s'agit de la lutte biologique par importation, dite aussi lutte biologique classique, et *a fortiori* d'un programme non

officiel réalisé "clandestinement" par des particuliers sans encadrement réglementaire ni études de risques (Simberloff & Stiling, 1996). Les risques qu'elle véhicule sont, comme pour la lutte chimique, les effets non intentionnels sur des organismes non cibles, à l'importante différence près qu'avec cette lutte biologique, qui introduit presque toujours des nouveaux organismes de façon permanente, les effets non intentionnels, lorsqu'ils existent, sont irréversibles (Howarth, 2000) et parfois suivis de modifications profondes des écosystèmes (Vitousek et al., 1997). L'ensemble des publications sur le sujet montre bien que ces effets sont importants et que les risques sont presque aussi bien étayés que le sont les succès (Howarth, 2000). Alors que la plupart des études sur les extinctions d'espèces démarrent parfois trop tardivement pour que les mécanismes en cause puissent être bien élucidés, la lutte biologique par importation offre paradoxalement l'opportunité parfois de pouvoir étudier précisément ces mécanismes lorsque les études écologiques de suivi sont réalisées dès l'introduction des agents de lutte responsables (Howarth, 2000).

Le principal groupe concerné, en tant qu'agent importé et introduit pour la lutte biologique classique dans les agroécosystèmes, est celui des arthropodes mais d'autres groupes le sont également à un degré moindre. Ainsi, les champignons entomopathogènes sont réputés être inoffensifs pour les espèces non cibles, donc non insectes, et sont largement utilisés dans des programmes de lutte biologique par inondation. Néanmoins, il est rapporté dans la littérature scientifique que *Beauveria bassiana* cause des lésions pulmonaires et systémiques chez les reptiles (Austwick, 1980, in Howarth, 2000) et des déformations squelettiques chez certains poissons (Genthner & Middaugh, 1992).

Parmi les arthropodes, les insectes font partie des agents de lutte biologique les plus souvent volontairement introduits hors de leur aire d'origine. Ainsi, dans le monde, ce sont plus de 5 000 espèces d'arthropodes qui ont été introduites sur de nouveaux continents pour lutter contre d'autres arthropodes ravageurs des cultures, et plus de 900 introduites pour lutter contre des plantes invasives, souvent adventices des cultures (Heard et al., 2003). De même, les exemples d'agents de lutte perturbateurs ayant pour cadre les agrosystèmes sont nombreux.

a) Effets de la lutte biologique contre des ravageurs des cultures sur la biodiversité

Le cas des coccinelles est particulièrement bien documenté. Perkins (1897, in Howarth 2000) attirait le premier l'attention sur le fait que l'introduction en Amérique du Nord de ces auxiliaires zoophages européens n'était probablement pas dénuée de risques pour les coccinelles natives. Ce n'est qu'à la fin du XX^e siècle que deux entomologistes travaillant indépendamment l'un de l'autre ont pu démontrer, l'un au Canada (Marshall, 1995, in Howarth, 2000), l'autre aux USA (Wheeler & Hoebeke, 1995, in Howarth, 2000), que le déclin spectaculaire dans toute son aire d'origine de la coccinelle à 9 points *Coccinella novemnotata* était dû à l'expansion de la coccinelle à 7 points, allochtone, *C. septempunctata*.

Un autre cas plus récent est celui de la coccinelle multicolore chinoise *Harmonia axyridis*, qui est rapportée par de nombreuses publications comme étant responsable, en Europe et en Amérique du Nord où elle continue sa progression, de la raréfaction d'espèces plus petites de coccinelles natives. Ces dernières pâtiennent soit d'une compétition accrue pour leurs ressources (pucerons) et ces coccinelles recourent alors à un certain degré de cannibalisme à l'encontre de leurs œufs (Cottrell, 2005), soit de prédation intragilde (Kajita et al., 2000; Michaud, 2002; Snyder et al., 2004), dont peuvent souffrir également des auxiliaires aphidiphages d'autres groupes comme des cécidomyies et des chrysopes (Gardiner & Landis, 2007).

Enfin, certains effets de l'introduction d'agents de lutte biologique par importation peuvent être indirects. Ainsi, le papillon diurne *Maculina arion* s'est éteint en Grande-Bretagne où il était endémique et déjà menacé, en grande partie à cause des effets trophiques indirects induits par l'importation du virus de la myxomatose : les lapins ayant été presque décimés, une graminée dont ils se nourrissaient est devenue dominante et a presque éliminé une autre graminée dont une fourmi (*Myrmica sabulati*) avait besoin pour établir sa colonie, et cette fourmi ayant donc quasiment disparu, le papillon qui dépendait d'une relation symbiotique au stade larvaire avec cette dernière, a disparu à son tour (Putman & Moore, 1998).

Afin de mieux prévoir les effets notamment indirects de l'introduction d'agents de lutte biologique par importation, certains auteurs (Louda et al., 1997; Strong, 1997) préconisent de commencer par remplacer le schéma simple, linéaire, de la chaîne alimentaire habituellement considérée en lutte biologique, par un schéma plus complexe permettant de concevoir au moins des réseaux trophiques complexes, allant au-delà de la prédation directe d'organismes non cibles et incluant donc les phénomènes de compétition et surtout les cascades trophiques et modifications des relations interspécifiques induites à divers niveaux trophiques. Pour ce faire, certains principes généraux sont utiles, tels que le fait que les prédateurs natifs encore en place et occupant les niveaux trophiques élevés ne pâtissent généralement pas de l'introduction d'ennemis naturels spécialisés parce qu'ils peuvent utiliser d'autres ressources préexistantes pour survivre (Hoddle, 2004).

Lorsque les études prospectives sont bien réalisées, favorables à l'introduction de l'agent, et conformes aux observations de suivi, l'abondance tant du ravageur que de son ennemi naturel décroît rapidement et atteint des niveaux très bas proches de ceux observés dans l'aire de répartition d'origine des organismes (Bellows, 2001). Même dans les pays ayant fait l'objet de nombreuses opérations de lâchers d'auxiliaires allochtones, accusés de diluer la biodiversité endémique et d'homogénéiser les communautés d'espèces, comme en Nouvelle-Zélande où 13% des insectes sont exotiques, les espèces importées en tant qu'agents de lutte biologique ne représentent que 0,35% de l'entomofaune totale du pays, alors que les insectes introduits accidentellement en représentent plus de 12,5% (Embersson, 2000, in Hoddle, 2004). Aux USA, où de nombreux insectes auxiliaires ont également été volontairement introduits, ces derniers représentent même moins de 0,25% de toutes les espèces d'insectes décrites (Sailer, 1978, in Hoddle, 2004).

b) Effets de la lutte biologique contre des adventices des cultures sur la biodiversité

La lutte biologique contre les mauvaises herbes apparaît comme une méthode naturelle et élégante de gérer les populations de mauvaises herbes. L'utilisation d'agents biologiques a été marquée par de nombreux succès dans la lutte contre les plantes envahissantes comme dans le cas du contrôle des espèces du genre *Opuntia* (Charudattan, 1982) ou dans le cas d'espèces aquatiques comme les fougères du genre *Azolla* (Heard, Hawes et al., 2003). Pour les mauvaises herbes des cultures, la lutte biologique est parfois perçue comme une solution de gestion idéale en particulier pour les systèmes en agriculture biologique.

Différentes méthodes (agents biologiques, bioherbicides, herbivores...) ont été testées (Charudattan, 1982; Müller-Schärer, 2000), mais un certain nombre de difficultés compliquent la mise en place de telles pratiques (Watson, 1992). Si en système intensif, l'utilisation de fongicides et d'insecticides peut considérablement gêner l'efficacité des organismes chargés de lutter contre les mauvaises herbes, d'autres problèmes pratiques apparaissent en dehors de celui du risque de l'introduction d'un organisme biologique allochtone pour lutter contre une espèce native. Les mauvaises herbes de nos systèmes de culture ne sont pas strictement inféodées aux parcelles cultivées et les populations des bordures ne doivent en théorie en aucun être touchées par l'agent biologique. La proximité botanique entre certaines adventices et certaines plantes cultivées (moutarde sauvage et colza, folle avoine et avoine) obligent à une spécificité extrême de l'agent biologique (Watson, 1992). De plus, les espèces complètement inféodées à l'agrosystème (espèces messicoles) et qui pourraient donc en théorie faire l'objet de lutte biologique, ne sont que rarement des espèces à fort potentiel de nuisibilité et font plutôt l'objet de sauvegarde. Si la striga (*Striga hermonthica*), mauvaise herbe parasite en Afrique, a été en grande partie contrôlée grâce à l'utilisation d'une rouille (Ciotola, 1995), les résultats obtenus par ailleurs sont plutôt mitigés (Watson, 1992). Mais des travaux actuellement en cours (Müller-Schärer, 2000; Ghosheh, 2005) montrent que le potentiel de lutte biologique contre des adventices majeures telles que *Amaranthus retroflexus* ou *Senecio vulgaris* (Ghorbani, 2000; Frantzen, 2002) en système de grandes cultures est réel. La nécessité de la mise au point de nouvelles techniques et l'intégration de ces pratiques innovantes grâce à une meilleure connaissance de la biologie des mauvaises herbes constituent des enjeux importants dans le cadre de la gestion intégrée des populations adventices (Scheepens, 2001; Ghosheh, 2005). L'utilisation de différents types d'animaux herbivores reste limitée à des situations précises (Popay, 1996; Ghosheh, 2005) (voir Chapitre 2). Cependant, la lutte biologique apparaît surtout appropriée dans le cas des prairies et des pâturages avec une espèce dominante comme mauvaise herbe, comme dans les cas de *Centaurea solstitialis*, *Euphorbia esula* ou

Chondrilla juncea (Quimby, 1991; Shiskoff, 1993) ou dans le cas d'espèces envahissantes telle que l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia*) (Reznik, 1991).

1.2.1.2. Le labour et autres façons culturales

Le travail du sol est réalisé par une série de façons culturales à l'aide d'instruments aratoires et sont destinées à créer dans le sol un milieu favorable au développement des plantes cultivées. Les façons culturales ont pour objectif d'améliorer l'état physique et mécanique du sol. Elles jouent également de façon indirecte et plus ou moins marquée sur ses propriétés chimiques et biologiques. Les objectifs principaux du travail du sol sont l'amélioration de la structure du sol qui facilitera le développement racinaire ainsi que l'infiltration de l'eau, et la préparation du lit de semence par l'émiettement des mottes. Le travail du sol peut également permettre de limiter le développement des plantes adventices ou de certains ravageurs, d'égaliser la surface du terrain ainsi que d'enfouir des engrais ou des amendements.

Le labour est une pratique majeure dans le principal travail du sol qui consiste à ouvrir la couche arable à une certaine profondeur, à la retourner. C'est sur la comparaison des effets de cette pratique conventionnelle avec des travaux du sol plus superficiels qu'est réalisée une très grande partie des expérimentations dans ce domaine. La mise en évidence de la fragilité des sols, de la compaction et des risques d'érosion (McLaughlin & Mineau 1995), de l'impact de cette pratique sur les populations de vers de terre ou sur la présence de mycorhize, a amené des agronomes à développer d'autres techniques, limitant ou supprimant des pratiques de travail du sol potentiellement trop agressives pour le milieu.

Pour cette raison, les techniques culturales simplifiées (TCS) et TSL (Travail du sol sans labour), généralement avec semis direct sous couvert végétal ont été développées comme alternatives au labour. Les techniques culturales sans labour ont deux conséquences majeures (ADEME, 2007):

- l'absence de retournement du sol joue sur la distribution de la matière organique (entraînant la formation d'un mulch), de la flore et de la faune dans le profil ;
- la diminution de l'intensité de la fragmentation influence directement deux propriétés : la porosité du sol et son état de surface.

a) Les adventices

Le travail du sol a constitué une des techniques de base de la gestion directe de la flore adventice dans les parcelles cultivées avant le développement des herbicides (Garola, 1919). L'ensemble de ces pratiques est encore utilisé en Agriculture Biologique ou dans le cadre de systèmes visant à réduire le rôle des herbicides dans la gestion de la flore adventice. Réalisées avant le semis de la culture (déchaumage, labour, faux semis ; Leblanc & Cloutier, 1996) ou une fois que la culture est en place (sarclage, hersage ; Steinmann & Gerowitt, 1993), ces pratiques, suivant la biologie des mauvaises herbes, peuvent être particulièrement efficaces pour suppléer ou compléter l'action du désherbage chimique (Moss & Clarke, 1994; Fried et al., in press).

Parmi les différentes pratiques de travail du sol, le labour apparaît comme un outil de réduction de la densité des mauvaises herbes (Bilalis et al., 2001; Janson et al., 2004) et donc de la diversité des flores. En positionnant les semences à des profondeurs auxquelles elles ne peuvent plus lever (Colbach et al., 2005), le labour exerce une très forte pression de sélection sur les espèces faiblement dormantes et à courte durée de vie dans le sol (graminées adventices par exemple ; Debaeke & Orlando, 1991). Chaque type d'outils, par le travail qu'il réalise sur le sol, aura des effets variables suivant la biologie des espèces des adventices et peut, comme le cas des outils à disque, favoriser le développement d'espèces vivaces par la multiplication de leurs rhizomes (Legere & Samson, 2004).

De nombreux travaux récents s'intéressent à l'effet de la réduction du travail du sol, voire au semis direct. Les TCS (Techniques culturales simplifiées) sont réalisées dans un objectif de limitation des coûts ou de conservation du sol (lutte contre l'érosion). La majorité des résultats obtenus indiquent une

modification de la flore adventice avec une augmentation de certaines espèces (espèces pérennes, graminées adventices ; Debaeke & Orlando, 1991; Legere & Samson, 2004; Sosnoskie, 2006; Swanton et al., 2006)

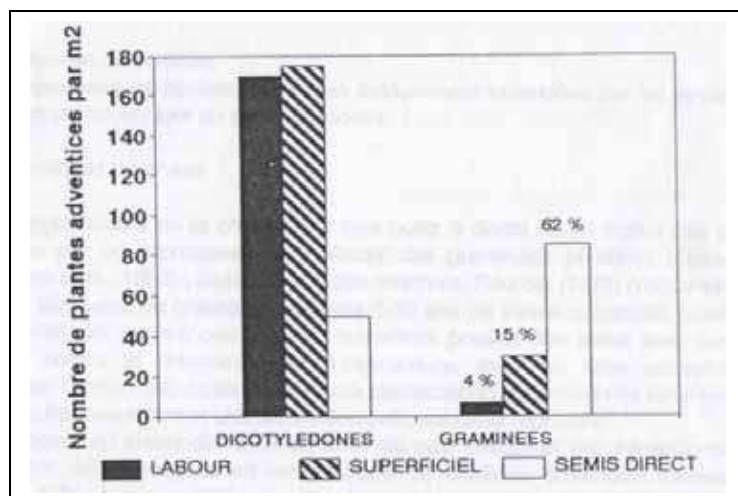


Figure 1.2-5. Evolution de la flore adventice en fonction du type de travail du sol (d'après Debaeke & Orlando, 1991)

La flore adventice pose alors un problème particulier dans la mesure où, si l'on excepte les systèmes de semis direct, **la gestion intégrée et plus respectueuse de l'environnement de ces populations reposent en grande partie sur des pratiques de travail du sol qui semblent influencer de façon négative sur la majorité des autres composantes biologiques de l'agrosystème.**

b) La faune du sol

Les effets du travail du sol sur les organismes du sol sont liés à un effet direct du travail du sol sur les organismes (déplacement : exposition aux prédateurs ; mortalité : individus sectionnés par le passage de l'engin), à une modification de leur habitat (teneur en eau, porosité, température) et enfin à une modification de la distribution spatiale des ressources organiques et minérales (ADEME, 2007).

Les groupes d'invertébrés sont diversement affectés par les techniques de labour, en fonction de leur distribution verticale, de leur mobilité et capacité de dispersion, ou de leur sensibilité à la compaction ou aux pesticides. La question de la diminution du labour doit également être étroitement associée à celle des effets des herbicides, qui sont souvent utilisés en plus grande quantité dans les systèmes sans labour (McLaughlin & Mineau, 1995). Les effets de la compaction liés au travail du sol dépendent de la texture : ils sont plus importants pour les textures limoneuses qu'argileuses (Madge, 1981).

Certaines techniques de travail du sol ont un effet direct sur les organismes par exemple en piégeant les arthropodes dans les pores ou en causant des dégâts corporels aux animaux (El-Titi & Ipach, 1989; McLaughlin & Mineau, 1995). Ceci est vrai pour le labour, mais également pour certaines techniques utilisées en TCSL (Techniques Culturelles Sans Labour) telles que les pulvérisateurs à disques ou déchaumeurs à disques (ADEME, 2007).

La plupart des travaux sur les façons culturales évaluent l'effet de ces pratiques sur les communautés en termes d'abondance et de composition des communautés. En règle générale, la simplification des pratiques culturales a un effet positif sur les communautés d'invertébrés grâce à la réduction de la perturbation du sol, l'augmentation des résidus de culture et l'augmentation de la diversité des adventices (Krooss & Schaefer, 1998; Kromp, 1999; Benton, Vickery et al., 2003; Holland, 2006; Volkmar & Kreuter, 2006). Cependant, la réponse des différents groupes taxonomiques varie. Ces réponses dépendent des pratiques mises en œuvre : la profondeur et la date d'intervention peuvent limiter les impacts du labour.

Les vers de terre

La densité des vers de terre est généralement plus élevée en cas de réduction du labour (Madge, 1981; Curry & Good, 1992; Rasmussen, 1999 : Fig xx ; Cluzeau et al., 2001; Shuster & Edwards, 2003).

Les herbes rotatives sont très efficaces pour réduire la densité de vers. Le passage de disques affecte moins sévèrement les vers. Les espèces comme *Lumbricus terrestris* qui ont des galeries profondes bénéficient particulièrement de l'absence de travail du sol. Les espèces endogées sont moins sensibles au travail du sol, car l'incorporation des résidus organiques lors du travail du sol leur est favorable (Makeschin, 1997; Chan, 2001).

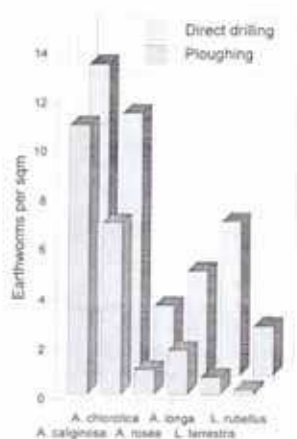


Fig. 8. Number of earthworms per m² after ploughing and direct drilling in Denmark. Average of four locations (Andersen, 1987).

Figure 1.2-6. Nombre de vers de terre/m² après labour et en semis direct au Danemark. Moyennes sur 4 sites (tiré de Rasmussen, 1999).

Certaines espèces épigées absentes dans les systèmes labourés peuvent exister sans labour (Maillard et Cuendet, 1997).

Table 4
Abundance of earthworms (number m⁻²) categorised as anecic and endogeic species observed under no-till and conventional tillage regimes*

Conventional tillage		No-tillage/minimum till		Remarks	Reference
Endogeic	Anecic	Endogeic	Anecic		
112 (88)	15 (12)	11 (23)	38 (76)	Conventional tillage using rotary harrow in spring and ploughing in autumn	Wyss et al. (1992)
52 (96)	0.25 (4)	10 (52)	9.3 (48)	After 8 years, conventional tillage involves ploughing	Edwards and Lofy (1982) — Rothamsted
14 (80)	11 (20)	49 (65)	27 (35)	After 5 years, conventional tillage involves ploughing	Edwards and Lofy (1982) — Woburn
73 (71)	30 (29)	90 (63)	52 (37)	Direct drill versus tined cultivation	Gerard and Hay (1979) — sandy clay loam
30 (66)	20 (34)	83 (64)	47 (36)	Direct drill versus tined cultivation	Gerard and Hay (1979) — loam

* Numbers within brackets are percentages of total earthworm population; anecic species included *A. longa* and *L. terrestris* in all the studies.

Tableau 1.2-1. Abondance des vers de terre (nombre/m²), classés en catégories "anéciq" et "endogée", observée en labour conventionnel et sans labour (tiré de Chan, 2001).

Le labour réduit les densités de vers de terre de l'ordre de 50% mais sous des conditions de ressources et de climat favorables, les populations peuvent se reconstituer en 5 mois (Marinissen, 1992).

Dans de nombreux cas, la compaction du sol représente une dégradation sévère de l'environnement édaphique pour la macrofaune (Backer, 1998). Parmi les exemples de réduction de la biomasse de macroinvertébrés liées à cette altération des propriétés physiques des sols, citons le cas de l'utilisation de machines agricoles lourdes dans de nombreux écosystèmes (Radford, 2001) ou de l'impact du piétinement par les travailleurs agricoles dans les cultures de thé en Inde (Senapati et al., 1999).

Les arthropodes

En général, le labour diminue l'abondance des larves de diptères qui se développent dans le sol (Frouz, 1999), et a un effet négatif significatif sur les lépidoptères et les hyménoptères.

Les carabes qui se reproduisent en automne sont peu perturbés par le labour quelle que soit la date, alors que le labour de printemps diminue la diversité des carabes reproducteurs de printemps (Purvis

& Abdoulla, 2002). La profondeur de labour et le type de culture en place sélectionnent les espèces tolérantes à cette perturbation (notamment *Pterostichus melanarius*) (Baguette & Hance, 1997). Quelques espèces, supportant bien les perturbations mécaniques, peuvent atteindre de fortes abondances en systèmes de labour (Volkmar & Kreuter, 2006; Menalled et al., 2007).

En règle générale cependant, l'arrêt du labour et l'adoption de techniques culturales simplifiées, voire du semis direct, favorisent la diversité des communautés de carabes (Volkmar & Kreuter, 2006).

Les techniques culturales sans labour (TCSL) ont un impact intermédiaire entre celui du labour et celui du semis direct intégral (Kladivko, 2001; Cunningham et al., 2004), ce qui peut s'expliquer par la vulnérabilité plus forte, parmi les macro-arthropodes tels que les carabidés et araignées, des espèces de grande taille à une augmentation de l'intensité du travail du sol (Kendall et al., 1991; Baguette & Hance, 1997; Kladivko, 2001). Toutefois, même des espèces de petite taille peuvent voir leurs populations considérablement réduites par des façons culturales de forte intensité, très agressives si leur corps est à tégument mou ou peu résistant. Parmi elles, le cas des parasitoïdes des larves de méligèthes du colza a été bien étudié : le travail du sol tue une grande majorité des larves hivernant dans le sol du précédent colza, réduisant très significativement le potentiel de cet auxiliaire pour la saison suivante (Hokkanen et al. 1988).

Conclusion. L'abondance des **organismes de la macrofaune du sol**, et en particulier des vers de terre est fortement réduite par les pratiques de labour profond ; elle est moins réduite par des pratiques plus superficielles. L'abondance relative des différentes espèces et des différents groupes fonctionnels de vers de terre est également modifiée par le labour (conservation des endogés, réduction des anéciques). En cas de labour répété et de conditions défavorables (ressources organiques faibles, conditions microclimatiques contraignantes), la richesse spécifique des communautés de macrofaune, en particulier des vers de terre est souvent réduite dans les agrosystèmes labourés, mais ce n'est pas systématique. Le nombre d'étude quantifiant la richesse spécifique est encore très faible comparativement à celles qui mesurent la biomasse des vers de terre ; or une réduction de biomasse n'est pas forcément simultanée à la perte d'espèces.

Mésafaune

Les populations de microarthropodes sont souvent plus élevées lorsque le labour est peu profond par rapport au labour profond (Madge, 1981).

L'abondance totale des acariens Oribates est généralement diminuée par un travail du sol profond par rapport à un travail superficiel (Behan-Pelletier, 1999). L'abondance et la diversité des acariens Gamasina sont diminuées par un labour profond comparativement à un travail superficiel. Mais le travail minimum du sol doit être relié à celui des effets des herbicides qui sont souvent employés en substitution.

La compaction des sols réduit généralement le nombre d'espèces (Koehler, 1997). L'abondance et la diversité de la mésofaune, particulièrement les espèces euédaphiques, sont réduites par la compaction des sols au passage des machines agricoles (Neher & Barbercheck, 1999).

En labour profond, le système sol est dominé par les bactéries. Les acariens astigmatés sont donc favorisés. En revanche dans les situations de labour réduit, le système est dominé par les champignons, avec une concentration de la matière organique en surface (Hendrix et al., 1986). On retrouve donc des réseaux trophiques plus complexes dominés par les consommateurs de champignons comme les acariens oribates, uropodes et certains prostigmatés. Les groupes les plus omnivores, parmi lesquels les collembolés, peuvent tolérer les 2 systèmes (Neher & Barbercheck, 1999).

Le labour minimum conduit à une augmentation de l'abondance des collembolés en comparaison avec le labour conventionnel (Figure 1.2-7), mais il a peu d'effet sur la richesse spécifique de ces organismes (Brennan et al., 2006).

L'effet du labour semble faible sur les enchytréides, beaucoup plus faible que pour les vers de terre, en raison de leur plus petite taille et de la moindre perturbation de leur habitat par la pratique. Une augmentation de leur densité est parfois mesurée sous labour tout comme une modification de leur

distribution verticale : lorsque le sol est retourné et les résidus enfouis, de fortes densités d'enchytréides sont trouvées à la profondeur de la semelle de labour (Didden et al., 1997).

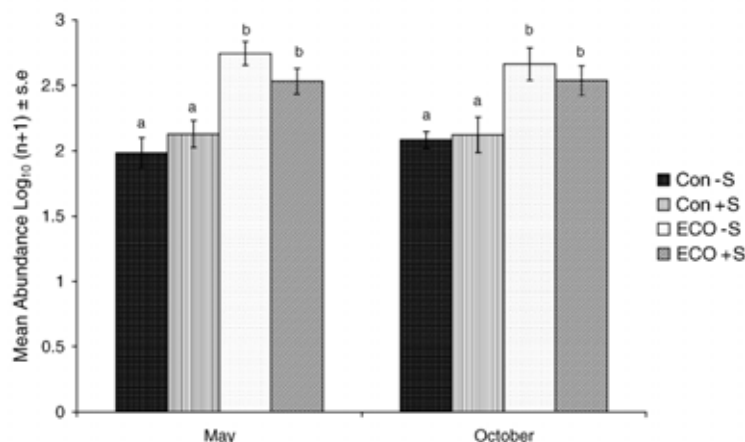


Figure 1.2-7. Abondance totale des collemboles (nombre par m²) dans des cultures de blé préparées selon différents traitements, à deux dates dans l'année (tiré de Brennan et al., 2006).

Des lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil de 5%, pour une date donnée. Con et ECO indiquent un labour conventionnel et superficiel, respectivement. -S et +S correspondent à des traitements sans et avec incorporation de paille.

Microfaune

En fonction des espèces de nématodes phytoparasites considérées, le labour peut conduire à des densités supérieures, identiques ou inférieures comparativement à celles obtenues en absence de labour ou en travail du sol simplifié (El Titi, 2003).

Comme déjà signalé, le labour profond va bénéficier aux bactéries, alors que les techniques simplifiées bénéficient plutôt aux champignons. Les nématodes fongivores sont donc favorisés en techniques simplifiées (Neher, 1995). Les nématodes omnivores et prédateurs sont également plus abondants sans labour (Yeates & Bongers, 1999). Les nématodes bactériovores et les protozoaires sont plus abondants dans les systèmes avec labour (Bamforth, 1997). Les protozoaires r-stratégues (clopodides) sont favorisés par un labour profond. Toutefois en absence de labour, les communautés de microarthropodes et de vers de terre sont plus importantes, or ces organismes stimulent l'activité des protozoaires (Bamforth, 1997). Toutefois les données d'étude au champ sont encore insuffisantes pour bien comprendre les effets du labour sur la microfaune et en particulier les effets sur la richesse spécifique de ces organismes (Whalen & Hamel, 2004).

Conclusion concernant les micro-, méso- et macrofaunes

Si l'abondance des organismes de la microfaune et de la mésofaune est moins réduite que celle de la macrofaune par les différentes techniques de travail de sol, une modification de la structure des communautés est observée, les conditions trophiques et microclimatiques étant profondément modifiées par les techniques de travail du sol. La modification de la structure des communautés n'est pas forcément couplée à une réduction significative de la richesse spécifique des organismes du sol, certaines espèces pouvant en remplacer d'autres.

c) Les microorganismes du sol

Il est difficile d'évaluer l'incidence du travail du sol sur la diversité des microorganismes car cette pratique est souvent associée à un itinéraire technique plus complet dans lequel le précédent cultural, la rotation dans son ensemble et la gestion des résidus de culture sont pris en compte (Andrade et al., 2003). D'une manière générale, le labour réduit essentiellement la biomasse et à un moindre degré la diversité microbienne dans les sols, sans doute par ses effets sur la déstructuration des agrégats du sol (Caesar-TonThat et al., 2007; Lupwayi et al., 2001), et par la destruction mécanique des hyphes fongiques, or les champignons ont un rôle majeur dans la formation d'agrégats stables (Bossuyt et al., 2001; Six et al., 2000). Cependant, la communauté fongique est plus affectée négativement par le labour que la communauté bactérienne, ce qui a des conséquences négatives sur la décomposition de la matière organique et la séquestration du carbone dans le sol (Bailey et al., 2002; Guggenberger et al., 1999; Six et al., 2000; Six et al., 2006) dont les champignons sont des acteurs importants. En ce qui

concerne les bactéries, la structure de leur communauté est modifiée temporairement suite à la perturbation, ce qui se traduit par des successions de populations adaptées aux nouvelles conditions environnementales créées par le labour (van Bruggen et al., 2006) et par une modification de la diversité fonctionnelle apparente de ces bactéries, également liées à ces nouvelles conditions. De telles modifications de la diversité fonctionnelle ne sont pas systématiques (Bailey et al., 2000), par contre l'intensité des activités enzymatiques impliquées dans la diversité fonctionnelle des bactéries est toujours plus faible en sol labouré que non labouré ou en travail de sol réduit (Lupwayi et al., 2007). Ces variations de structures des communautés ainsi que la diminution de la densité des microorganismes consécutives au labour sont plus importantes dans des sols initialement pauvres (densité et richesse spécifique) en microorganismes et peuvent favoriser le développement d'agents phytopathogènes par absence d'un bio-contrôle naturel par des populations antagonistes ou compétitrices pour les mêmes ressources (Alabouvette et al., 2004; van Bruggen et al., 2006). Le travail réduit du sol (travail superficiel) et l'absence de labour ont des effets positifs sur la densité, la diversité et la structure des communautés microbiennes (Govaerts et al., 2007) mais la présence de résidus laissés à la surface du sol constitue des niches dans lesquelles peuvent se développer des agents phytopathogènes (Bockus & Shroyer, 1998) mais aussi des microorganismes auxiliaires inhibant le développement des pathogènes (Bailey & Lazarovits, 2003). Une combinaison durable de la rotation-réduction du travail du sol permet de contrôler le développement de certains agents phytopathogènes d'origine tellurique (Peters et al., 2004). Plus généralement, à long terme (étude conduite sur 15 ans), l'absence de labour et le maintien des résidus au sol créent des conditions favorables au développement des antagonistes et des prédateurs et aboutissent à un nouvel équilibre écologique stable, alors que l'exportation des résidus affaiblit le système (Govaerts et al., 2007).

1.2.1.3. La fertilisation : engrais minéraux et organiques

Note : Ce chapitre ne traite pas de la relation entre le niveau de fertilité des sols et la biodiversité, mais des impacts potentiels sur la biodiversité d'une élévation de ce niveau par la fertilisation minérale ou organique pratiquée par les agriculteurs.

Les apports d'engrais minéraux aux cultures sont très variables, comme le montre la Figure 1.2-8 dans le cas des engrais azotés : en France la gamme de variation est de 10 à 180 kg N/ha/an, selon le type de culture et la région considérée.

Figure 1.2-8. Apports d'engrais minéraux azotés par hectare, dans l'Union européenne à 15 pays

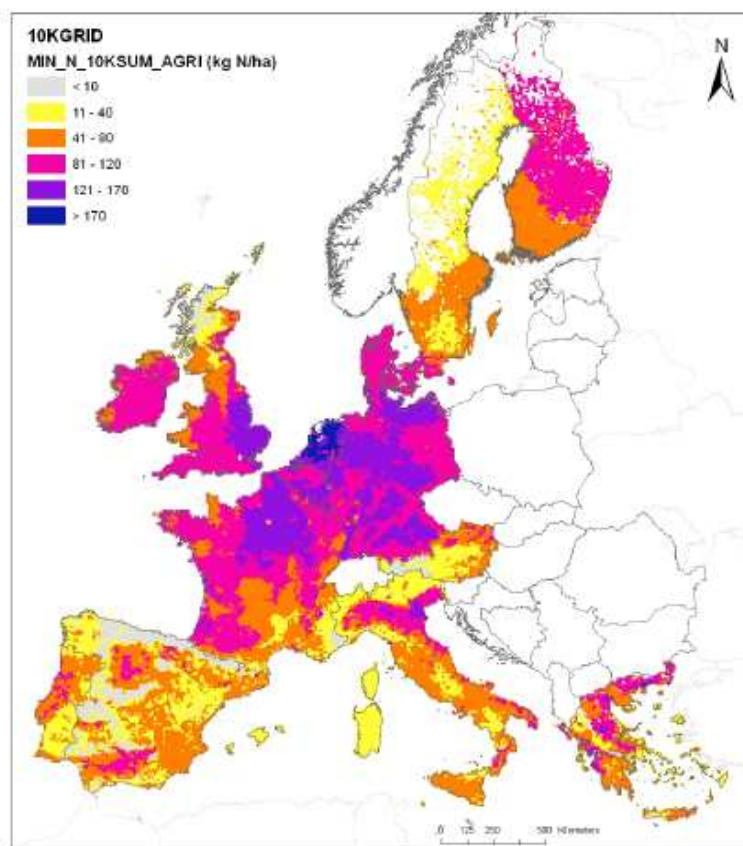


Figure 4.17 European map of nitrogen mineral fertiliser input per agricultural area in EU15, average on 10 km² area. (In Sweden and Finland the white colour indicates the absence of agricultural land within the 10 km² area).

En grandes cultures, les effets de la fertilisation sur la biodiversité sont globalement moins perceptibles que dans le cas des prairies permanentes. En premier lieu, le choix de ne cultiver qu'une seule espèce et qu'une seule variété sur une parcelle place les cultures dans une situation différente des prairies permanentes composées de plusieurs espèces dont le nombre est susceptible d'être réduit par la fertilisation. Par ailleurs, plusieurs éléments des itinéraires techniques mis en œuvre par les agriculteurs en même temps que la fertilisation influent directement sur la biodiversité, et ce indépendamment des pratiques de fertilisation : les traitements phytosanitaires (désherbants, insecticides, fongicides) qui réduisent la diversité floristique (adventices des cultures et flore des bords de champ) et faunistique, le travail du sol...

Néanmoins, l'accroissement des apports de fertilisants se traduit principalement à deux niveaux : i) sur la biodiversité des **organismes du sol**, directement concernés par l'évolution physico-chimique de l'environnement sol, ii) sur la biodiversité des **organismes liés au statut nutritionnel des plantes**, avec une modification des chaînes trophiques.

A côté de ces impacts à l'échelle de la parcelle agricole, des impacts peuvent être constatés dans les écosystèmes aquatiques (rivières et milieux marins) en raison du lessivage des minéraux et de l'eutrophisation qui en découle (N et P en particulier), et dans l'ensemble des écosystèmes terrestres et aquatiques en raison de la volatilisation (N en particulier) qui accroît les dépôts atmosphériques de minéraux.

Les effets des engrais sur la biodiversité ont majoritairement été étudiés sur la fertilisation azotée minérale et sur la fertilisation organique. L'effet sur la biodiversité des autres types d'engrais minéraux (P, K, S et oligo-éléments) ainsi que des amendements est par contre peu connu, malgré des effets très probables.

L'accroissement du niveau de disponibilité des ressources qui résulte de **la fertilisation se traduit par des effets généralement positifs sur l'abondance et la croissance des organismes vivants dans le sol et dans la végétation des parcelles cultivées**, à condition de ne pas atteindre des seuils de toxicité. Les effets sur la richesse spécifique et la diversité sont par contre plus contrastés.

a) La faune du sol

Faune du sol en général

Fertilisation minérale

La fertilisation azotée (sulfate d'ammonium) peut avoir un effet indirect en induisant une diminution du pH qui a un effet négatif important sur les organismes du sol (vers de terre, myriapodes...). L'apport de KCL peut aussi avoir un effet négatif à forte dose en raison de la concentration élevée en sel qu'il induit dans la solution du sol (Makeschin, 1997; Wolters & Ekschmitt, 1997).

Souvent, une augmentation de l'abondance des organismes de la microfaune, mésofaune et macrofaune est mesurée, mais cet effet n'est pas systématique (ni toujours mesuré sur tous les groupes fonctionnels au sein des groupes taxonomiques). Si une modification de richesse spécifique des organismes du sol est sous-entendue, elle est rarement mesurée (Brown et al., 1997).

Fertilisation organique

Composts, fumiers, substances humiques sont des sources de carbone organique pour les organismes du sol, ainsi qu'une source de carbone indirecte à travers la production végétale accrue et les retours supplémentaires au sol (résidus de culture). De ce fait, ces apports organiques sont favorables à l'augmentation de la densité des organismes du sol appartenant aux différents groupes : protozoaires, nématodes microbivores, micro-arthropodes, Enchytréides, vers de terre, Diplopodes, Chilopodes) (Bamforth, 2006; Makeschin, 1997; Bunemann, 2006; Larink, 1997; Wolters & Ekschmitt, 1997). La richesse spécifique au sein des assemblages de faune du sol peut être augmentée ; la diversité spécifique est le plus souvent modifiée et des changements d'espèces découlent souvent d'une application régulière d'engrais organiques (Wolters & Ekschmitt, 1997).

L'effet du fertilisant organique dépend de sa nature ; le lisier peut être défavorable aux vers de terre comme aux Enchytréides lorsqu'il est appliqué en forte dose en raison des éléments toxiques qu'il

contient (ammonium, acide benzoïque...) ou des diminutions de pH que son apport peut entraîner (Didden & Römbke, 2001; Curry, 1994).

Autres sources organiques agricoles : engrais verts et résidus de récolte

La présence d'une couverture végétale vive (engrais vert) ou morte (restitution des résidus de récolte sous forme de pailles) est favorable aux organismes du sol dans la mesure où cela constitue une ressource organique supplémentaire et contribue au maintien de conditions microclimatiques (température et humidité) favorables (Roper & Gupta, 1995).

Lorsque les pailles de céréales sont laissées sur le sol, la richesse spécifique des fourmis ainsi que leur abondance sont augmentées, principalement du fait de l'amélioration des conditions microclimatiques en surface du sol (Lobry de Bruyn & Connacher, 1994). L'effet positif de la restitution des pailles sur les abondances de vers de terre n'est pas immédiat : dans l'étude de Fraser et Piercy (1998), il est apparu 3 ans après la mise en place de la pratique.

Engrais vert (interculture de trèfle) et restitution des pailles de céréales ont également des effets positifs sur l'abondance de la microfaune, protozoaires (flagellés, ciliés et amibes) et nématodes (Nakamoto & Tsukamoto, 2006), et de la mésofaune (collembolles et acariens) (Axelsen & Kristensen, 2000) mais pas nécessairement sur la richesse spécifique (Kautz et al., 2006).

Amendements issus de recyclages (boues de station d'épuration)

Si les amendements organiques ont majoritairement un effet positif sur l'abondance des organismes du sol, dans le cas des amendements provenant de boues d'épuration, la présence de contaminants (métaux lourds par exemple) peut induire un effet négatif (abondance et/ou diversité) sur les organismes du sol appartenant à la microfaune, la mésofaune et la macrofaune (Georgieva et al., 2002, Didden & Römbke, 2001; Paoletti, 1999). Certaines espèces de collembolles supportent toutefois très bien des sols ayant des teneurs élevées en métaux lourds (Larink, 1997). La problématique de la pollution des sols aux métaux lourds ou autres types de polluants ne sera pas développée ici.

Macrofaune du sol

La fertilisation organique a un effet positif sur les abondances de vers de terre (Edwards & Lofty, 1977; Binet et al., 1997; Makeschin, 1997) et également sur la richesse spécifique des vers de terre, en favorisant en particulier les endogés (Pérès et al., 1998). L'effet positif de l'apport de fumier ne s'exprime pas toujours ; dans certains sols compactés, l'apport de fumier ne permet pas le développement des populations de vers de terre (Hansen, 1995).

Pour réduire les pertes d'azote par volatilisation lors de l'apport de fumier ou lisier, celui-ci peut être injecté dans le sol. Cette pratique réduit le nombre de vers de terre épigés. Les anéciques et les endogés ne sont pas affectés ou sont plutôt augmentés ; aucun effet sur les densités d'enchytréides n'a été mesuré (De Goede et al., 2003). L'apport de fumier conduit à une plus forte biomasse et densité de vers de terre que la fertilisation minérale sans toutefois induire de modification de la diversité spécifique. Quel que soit le type de fertilisant, 5 années de culture continue de maïs ont induit une diminution de la biomasse de vers de terre (*disc-tilled agrosystem*) (Whalen et al., 1998). L'utilisation d'un compost avec préparation bio-dynamique n'a pas montré de différence avec le compost du même matériau préparé classiquement, en termes de densités et biomasses de *Lumbricus terrestris* (Carpenter-Boggs et al., 2000).

Mésofaune du sol

La fertilisation n'a que peu d'effet sur la richesse spécifique et l'abondance des acariens prédateurs que sont les Gamasines (Koeler, 1999) alors que les Astigmatés et Oribatides augmentent avec l'apport de fumier (Crossley, 1992). La réponse des Oribates dépend des situations (Neher & Barbercheck, 1999; Behen-Pelletier, 2003).

Microfaune du sol

La fertilisation induit une augmentation de l'abondance de la plupart des protozoaires et plus particulièrement des **ciliés** et des **amibes** ; les effets de la fertilisation organique sont plus importants que ceux de la fertilisation minérale (Bamforth, 1997).

L'apport d'engrais minéraux azotés conduit à la diminution des nématodes fongivores, omnivores et prédateurs, et à l'augmentation des populations de nématodes phytophages et bactériovores en culture continue et en prairie permanente (Neher & Barbercheck, 1999; Blair et al., 2000). L'apport de fumier, plus encore que l'apport d'engrais minéraux, conduit à l'augmentation de l'abondance des nématodes bactériovores et phytophages (Neher & Olson, 1999; Wang et al., 2006).

b) Les microorganismes du sol

Les articles scientifiques relatent plus souvent des effets relatifs de la fertilisation minérale versus une fertilisation organique (sous différentes formes), cette dernière étant plus documentée compte tenu de la diversité de la nature des amendements.

La fertilisation minérale

Les fertilisants minéraux ont des effets directs limités sur la diversité par contre, ils auraient des effets indirects susceptibles de modifier significativement cette diversité. En stimulant la croissance de la plante, ils stimulent l'exsudation racinaire ou les retours de résidus végétaux favorisant ainsi l'activité et modifiant la structure des communautés microbiennes (Bunemann et al., 2006). Cette modification est cependant quelquefois difficile à distinguer des variations saisonnières (Schloter et al., 2003; Wolsing & Prieme, 2004). Ainsi, des résultats observés sur une expérimentation longue durée (16 ans) révèlent effectivement une augmentation de la biomasse microbienne et des activités déshydrogénases (indicatrices des activités métaboliques microbiennes) dans les sols fertilisés (fertilisation minérale et organique). Par contre, la structure des communautés bactérienne évaluée par empreinte moléculaire n'est pas affectée par la fertilisation minérale (Chu et al., 2007). A l'inverse, selon d'autres auteurs, la fertilisation minérale réduit la biomasse microbienne et les activités microbiennes dans le sol et provoque un déséquilibre au détriment de la communauté fongique dont le développement est limité (Zhang et al., 2007). Ce déséquilibre entre les deux communautés se mesure par un ratio bactéries/champignons dont la valeur croît avec le niveau de fertilisation minérale (Bardgett & McAlister, 1999). Ce phénomène est particulièrement marqué dans le cas des apports de phosphate au sol, qui réduisent le nombre et la diversité des spores de champignons mycorrhizogènes colonisant les racines (Piotrowski et al., 2004).

La communauté bactérienne est également affectée globalement par la fertilisation minérale. La comparaison de la diversité bactérienne d'un sol sous prairie fertilisée ou non en azote minéral révèle une plus faible diversité dans le cas du sol fertilisé (Benizri & Amiaud, 2005). Les fertilisants azotés sont également susceptibles de provoquer une acidification du sol qui aura un effet délétère sur certaines populations bactériennes, contribuant à cette réduction de la diversité (Bunemann et al., 2006). Au-delà d'une altération globale de la diversité illustrée par les exemples précédents, des modifications concernant des groupes fonctionnels ont également été rapportées. Ainsi, les apports de nitrate d'ammonium par exemple affectent significativement la structure et réduisent l'activité des communautés méthanotrophes dans le sol, alors que ce phénomène n'est pas observé avec une fertilisation organique (Seghers et al., 2003). La fertilisation minérale semble également favoriser les bactéries gram+ et défavoriser les gram- (Zhang et al., 2007).

De manière surprenante, une fertilisation phosphore-potasse (PK) modifie la structure de la communauté bactérienne au détriment des actinomycètes, alors qu'une fertilisation NPK modifie également la structure de la communauté bactérienne mais au bénéfice des actinomycètes (Zhang et al., 2007), ces derniers étant directement impliqués dans le cycles de l'azote puisque certaines espèces sont capables de fixer l'azote atmosphérique en association symbiotique avec leur plantes hôtes (Vessey et al., 2005). Il a par ailleurs été montré que la fertilisation azotée inhibait la réalisation de la symbiose fixatrice d'azote (Sessitsch et al., 2002) et affectait négativement la diversité génétique des populations de *Rhizobium* impliquées dans la symbiose (Caballero-Mellado & Martinez-Romero, 1999), alors que la disponibilité en phosphore était nécessaire et pouvait être assurée par la fertilisation phosphatée (Aveline et al., 2003).

L'impact des fertilisants sur la diversité microbienne doit également être modulé par les conditions environnementales dans lesquelles la fertilisation est utilisée. Ainsi, la fertilisation soufrée peut

affecter positivement, négativement ou pas du tout la diversité microbienne selon la nature du sol (pH) et la disponibilité de l'élément (Lupwayi et al., 2001b).

La fertilisation organique

D'une manière générale, les amendements organiques affectent positivement la diversité microbienne (Alabouvette et al., 2004; Bittman et al., 2005; Fliessbach et al., 2007; Lalande et al., 2000; Lupwayi et al., 2004; Perez-Piqueres et al., 2006; Poll et al., 2003; Ros et al., 2006). Deux facteurs sont directement impliqués dans les modifications observées :

i) d'une part les matières organiques apportées constituent des sources nutritives importantes et variées ; elles peuvent de ce fait stimuler le développement de microorganismes et en premier lieu les champignons qui sont des décomposeurs pionniers (Deacon et al., 2006; Setälä & McLean, 2004). La décomposition de la matière organique est un processus particulièrement important puisqu'il permet le recyclage du carbone dans les réseaux trophiques, conduit au maintien du pool de C dans le sol et à la minéralisation de la matière organique assurant l'alimentation des plantes.

Selon la nature de la matière organique (engrais vert enfoui ; fumier de bovin, de poulet ou de porc, composté ou non ; déchets d'origine végétale compostés, résidus de culture, paille...) ce sont des groupes fongiques différents qui sont naturellement sélectionnés et décomposent les molécules complexes en molécules plus simples que d'autres populations vont alors dégrader, assurant une succession de communautés dont la structure (la composition et les rapports d'abondance entre ces populations) est différente tout au long de cette dégradation. La libération de molécules plus simples et assimilables par les bactéries va ainsi stimuler le développement de populations bactériennes dont, là encore, les plus adaptées à l'utilisation des ressources trophiques fournies, vont dominer (Chu et al. 2007).

ii) d'autre part, les matières organiques apportées au sol ne sont pas indemnes de microorganismes. Les amendements constituent de ce fait un inoculum complexe qui va devoir s'installer au sein de l'inoculum naturellement présent dans les sols et donc enrichir le pool génétique du sol.

De manière plus ou moins empirique à l'origine, certains auteurs ont pu, grâce à l'apport de matières ou de substrats organiques variés stimuler le développement de microorganismes auxiliaires et contrôler biologiquement le développement de microorganismes phytopathogènes. (Alabouvette et al., 2004; Bailey & Lazarovits, 2003; Hiddink et al., 2005; van Bruggen & Semenov, 2000; van Bruggen et al., 2006). D'une manière générale, ces amendements organiques ont un rôle positif sur le fonctionnement du sol, néanmoins la diversité peut être modifiée de manière négative par introduction de microorganismes délétères (agents phytopathogènes, agents pathogènes d'animaux et d'humains, notamment par le biais des fumiers).

L'utilisation de fumiers, ou plus généralement de déchets organiques d'origine animale, peut conduire à l'introduction de composés vétérinaires incluant des antibiotiques dans les sols (Kong et al., 2006; Zielesny et al., 2006). L'analyse des empreintes moléculaires révèle des changements de structure de la communauté bactérienne que des tests *in vitro* sur des populations bactériennes isolées des sols avant apport de différentes doses d'antibiotiques ont permis d'interpréter comme l'éradication (érosion de la diversité) ou l'inhibition de développement de certaines d'entre elles (Zielesny et al., 2006). Cet effet diminue avec le temps (48 jours), soit parce que les antibiotiques sont dégradés par la microflore résistante; soit parce que les molécules sont complexées ou adsorbées sur les éléments texturaux du sol. Peu de travaux cependant ont pu mettre en évidence l'acquisition de résistance ou la dispersion de gènes de résistance au sein des communautés bactériennes de sols recevant ce type d'amendements organiques.

c) Les arthropodes

Une synthèse bibliographique visant à analyser les liens entre les niveaux de fertilisation azotée et de dommages causés par les phytophages ("*nitrogen-damage hypothesis*"), à partir de 100 études, a abouti au résultat que dans deux tiers des cas, l'augmentation de la fertilisation azotée est suivie d'une augmentation de la croissance, de la survie, du taux de reproduction et de la densité de population des

ravageurs et des dégâts aux plantes ; dans le tiers restant, une augmentation de la fertilisation azotée provoque soit une diminution des dommages, soit ne provoque aucun changement (Letourneau, 1988). Dans ce dernier tiers des cas, des baisses de populations de pucerons s'expliquent par un développement accru, grâce à la fertilisation azotée, des épidémies de champignons entomophthorales chez les pucerons (Duffield et al., 1997).

Plusieurs travaux postérieurs à cette synthèse ont confirmé ces conclusions, avec des preuves claires que l'augmentation de l'abondance des phytophages suite à une surfertilisation azotée minérale est bien due en général à un effet ascendant (les modifications de la composition de la sève des plantes favorisent les phytophages et notamment les pucerons) et non pas généralement à un défaut d'action des auxiliaires consécutivement à l'apport d'engrais (Funderburk et al., 1994; Hasken & Poehling, 1995). Dans quelques cas toutefois, l'activité de certains auxiliaires est favorisée par une réduction de la fertilisation azotée minérale et une augmentation de la part de fertilisation organique (Morales et al., 2001; Chen & Welter, 2005). Une espèce de carabe, *Pterostichus melanarius*, profite également d'un apport de fertilisant organique (lisier) en voyant sa population augmenter (contrairement à beaucoup d'autres espèces) et se maintenir ainsi sur deux ans, ce qui permet un meilleur contrôle d'un ravageur des graminées fourragères (Raworth et al., 2004).

Enfin, indépendamment des ravageurs, le niveau de fertilisation détermine la densité du couvert, et à un niveau faible, un couvert épars héberge moins d'espèces et d'individus d'insectes épigés, notamment de staphylinidés (Krooss & Schaefer, 1998).

d) Les plantes

La fertilisation des parcelles cultivées (passage de 10 kg/ha d'azote avant guerre à plus de 60kg/ha dans les années 80) a eu pour conséquence une certaine homogénéisation des milieux en terme de disponibilité en nutriments qui a entraîné la disparition des espèces adaptées aux milieux pauvres en nutriments (Meerts, 1993; Jauzein, 2001).

Dans le cas particulier de la fertilisation azotée, l'ajout de nitrates, en plus d'avoir eu un effet "herbicide", a d'une part fortement favorisé le pouvoir compétitif des variétés cultivées sélectionnées dans cette optique, d'autre part favorisé des plantes adventices généralistes ou nitrophiles qui ont profité de ce pool de nutriments supplémentaires (Iqbal & Wright, 1997; Jauzein, 2001; Fried, Chauvel et al., in press). La fertilisation azotée est donc considérée comme un des principaux facteurs responsables de la baisse de la richesse spécifique dans les parcelles (Pysek, 2005), mais aussi dans les bordures adjacentes (Marshall & Moonen, 2002 ; Figure 1.2-9).

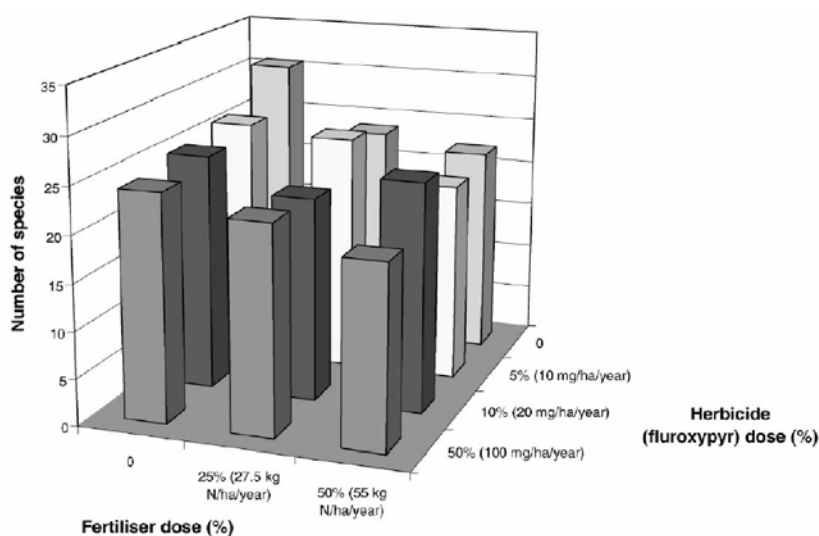


Figure 1.2-9. Effets combinés de 3 années d'application d'azote et d'herbicides sur la richesse spécifique (nombre d'espèces au m²) sur un mélange d'espèces des prairies (tiré de Marshall & Moonen, 2002)

Le fait que ces espèces mal adaptées à la fertilisation azotée puissent se re-développer dans le cadre des pratiques liées à l'agriculture biologique fait l'objet de résultats contradictoires (Rydberg & Milberg, 2000; Hyvönen et al., 2003).

e) Les vertébrés

L'utilisation importante des nitrates (doublement de la fixation annuelle d'azote par les écosystèmes terrestres depuis le développement de la production industrielle d'engrais au début du XX^e siècle : Tilman et al., 2001) entraîne un enrichissement en azote des écosystèmes, associé à un déclin de la diversité végétale (Stevens et al., 2004), qui doit avoir un effet sur la diversité des vertébrés, effet non évalué.

Ces nitrates sont sources de pluies acides, qui diminuent la disponibilité en calcium, ce qui affecte la fertilité des populations d'oiseaux et entraîne leur déclin dans les régions les plus touchées (par ex. : Graveland et al., 1994).

L'évacuation des nitrates dans les eaux a des impacts sur les poissons à travers l'eutrophisation. Cette dernière aurait dans un premier temps un effet positif, à travers un enrichissement du milieu, stimulant la production primaire. L'impact peut devenir catastrophique en cas d'anoxie, qui concerne, de manière saisonnière, jusqu'à 80 000 km² dans le golfe du Mexique (Rabalais et al., 2002).

En favorisant la croissance des plantes, la fertilisation azotée peut s'avérer bénéfique pour les populations d'ongulés sauvages qui utilisent les agrosystèmes. Toutefois, la présence de refuges pour éviter les dérangements, très souvent de nature anthropique, est plus importante.

1.2.1.4. Les rotations et autres façons culturales

Effets des rotations culturales

Avant l'industrialisation de l'agriculture, les rotations, longues, et par conséquent les assolements complexes synonymes de diversité culturale, étaient les principaux moyens que la recherche empirique menée par les paysans avait élaborés pour prévenir les pullulations de ravageurs ; ainsi, dans l'Europe tempérée des années 1950, une rotation équilibrée comprenait-elle entre six et huit cultures différentes (Häni et al., 1998). Ces situations agricoles de polycultures que l'on rencontrait encore assez fréquemment jusque dans les années 1970 en Europe de l'Ouest et qui n'ont pas totalement disparu aujourd'hui encore dans bien des pays, se sont révélées ces dernières décennies offrir des agroécosystèmes riches en diversité d'insectes et d'arthropodes par rapport aux situations de monocultures, et plus stables que ces dernières sur un plan entomologique et phytosanitaire (Russell, 1989; Häni et al., 1998; Andow & Zwahlen, 2006). La simplification des rotations (voir l'exemple de parcelles de maïs donné dans le Tableau 1.2-3) est de plus considérée comme étant l'un des facteurs responsables du sévère déclin de la biodiversité en Europe (Ewald & Aebischer, 2000).

Tableau 1.2-3. Comparaison des rotations dans les cultures de maïs et de blé pour les décennies 1981-1990 et 1994-2003.

De moindres rotations pour le maïs Probabilité qu'une parcelle de blé ou de maïs soit suivie de la même culture (%)		
	1981-1990	1994-2003
Blé (tendre ou dur)		
Bouches-du-Rhône ¹	47	60
Alpes-de-Haute-Provence ¹	39	60
Puy-de-Dôme	37	36
Essonne	39	34
Yvelines	42	30
Eure-et-Loir	29	29
Eure	40	26
Côtes-d'Armor	6	10
France	20	18
Maïs (tous types)		
Landes	91	92
Pyrénées-Atlantiques	84	91
Hautes-Pyrénées	61	83
Haut-Rhin	56	77
Bas-Rhin	40	70
Charente	68	68
France	43	49
1. Blé dur.		

Source : Agreste - Enquêtes sur l'utilisation du territoire

a) Les arthropodes

Le rôle des rotations dans la structuration des communautés d'arthropodes épigés est très peu abordé dans la littérature. Il a cependant été montré que l'intégration de cultures pérennes dans une rotation augmente la richesse spécifique et l'abondance des invertébrés (Hondru et al., 1998). De même, l'intégration dans les rotations de périodes de jachère augmente la richesse spécifique des invertébrés (Firbank et al., 2003) sans favoriser les ravageurs puisqu'ils y ont été observés moins nombreux que dans les parcelles cultivées (Firbank et al., 2003).

La rotation des cultures *per se*, indépendamment de l'introduction de jachères, peut avoir des effets dépressifs marqués sur la dynamique de certains insectes ravageurs (LaMondia et al., 2002) et au contraire des effets bénéfiques sur certains auxiliaires (Buchs et al., 1997), comme les staphylins qui sont favorisés par des rotations plus longues et incluant des légumineuses (Krooss & Schaefer, 1998). Buchs et al. (1997) ont étudié en Angleterre les effets de divers niveaux d'intensification de rotations à base de betterave à sucre et de colza, et incluant des jachères longue durée, sur les communautés d'arthropodes. Plusieurs espèces de ravageurs furent favorisées par l'intensification, alors que les communautés de certains auxiliaires virent au contraire plusieurs paramètres écologiques, démographiques et biologiques améliorés par l'extensification, et notamment au sein des jachères longue durée à enherbement et succession écologique spontanés : richesse spécifique, abondance, période d'activité, taux de reproduction, taille corporelle. Certains groupes, comme les carabes, semblent moins sensibles aux divers types de rotation des cultures (Holland et al., 1996; Winstone et al., 1996).

Comme souligné par Hummel et al. (2002), **les effets de certains types de rotations sur la structure des communautés d'invertébrés, et notamment sur l'augmentation de leur diversité spécifique, ne sont réellement perceptibles qu'à moyen et long termes**, i.e. au-delà de 5 ans environ.

b) La faune du sol

Concernant l'effet sur les organismes du sol, trois types de rotations doivent être distinguées : (1) les rotations rapides : 2 cultures sur la même parcelle par année, qui correspondent à une augmentation de l'intensification agricole par rapport à une monoculture classique ; (2) les rotations sur plusieurs années (successions de plusieurs cultures annuelles) et (3) les rotations longues de type rotation culture-prairie, qui correspondent au contraire à une diminution de l'intensification agricole.

Les monocultures continues exercent un très fort stress sur les macro-organismes du sol, mais les rotations culturales diminuent la diversité spécifique de façon encore plus importante. Les rotations peuvent induire une très faible diversité de la macrofaune (diplopodes, chilopodes, myriapodes). Dans les cultures pérennes, par contre, après quelques années de restauration, la macrofaune se diversifie de façon importante (Wolters & Ekschmitt, 1997). De même, **les abondances de vers de terre sont plus élevées sous cultures continues de céréales que sous des rotations ; elles sont cependant plus faibles que sous cultures pérennes (herbacées ou arborées) et sous prairies** (Makenschin, 1997). Finck (1990) cité par Makenschin (1997) met en évidence une absence de modification de l'abondance et de la composition en espèces des assemblages de vers de terre dans des parcelles cultivées entre les années 1950 et la fin des années 1980 bien que les pratiques se soient intensifiées et les rotations soient devenues dominées par les céréales. Les monocultures ne seraient pas particulièrement désavantageuses si les ressources organiques (litière, résidus de récoltes, engrais verts) sont suffisantes.

Les rotations longues culture-prairie sont bénéfiques aux communautés de vers de terre. Hedde (2006) montre une augmentation rapide de la richesse spécifique et de la biomasse des communautés de Lombricidae dans la phase pâturée d'une rotation culture-prairie sur les sols limoneux de Normandie. La richesse spécifique, qui est fortement réduite dans la phase cultivée, atteint un niveau équivalent à celui d'une prairie permanente après 1,5 année de pâture. Dans le même laps de temps, la biomasse des vers de terre est multipliée par 10, puis par 20 à la fin de la phase prairie (6,5 années).

Les populations d'acariens et de collemboles sont plus abondantes dans les cultures continues (tomates) que dans les rotations (4 cultures) (Fox, 1988, cité par Behan Pelletier, 2002). Les Oribates sont plus abondants dans du maïs continu que dans du soja continu et dans une rotation de 3 cultures,

alors que les Prostigmata ont des populations plus abondantes dans le maïs continu que dans les autres cultures continues ou les rotations (Etude de cas Tomlin et al., cité par Behan Pelletier, 2002).

Les rotations incluant des plantes non-hôtes permettent de maintenir les populations de nématodes phytoparasites en dessous des seuils de pathogénicité (Mc Sorley et al., 1994; Ferris et al., 1994; Lopez-Fando & Bello, 1995).

Conclusions. S'il est couramment suggéré que les rotations culturales induisent de plus fortes densités et diversités d'organismes du sol que les cultures continues (Brussaard, 2007; Brown et al., 2007), ce résultat semble vrai pour les rotations longues, en particulier celles incluant des périodes de prairie. Les rotations courtes, si elles peuvent avoir un effet défavorable sur l'abondance et la richesse spécifique de différents organismes de la macro-, méso- et microfaune, ont un intérêt particulier vis-à-vis des organismes phytopathogènes. En effet, l'introduction dans la rotation de plantes non-hôtes permet d'interrompre le cycle de développement des pathogènes spécifiques de certaines cultures de la rotation.

c) Les microorganismes du sol

La plante, au cours de sa croissance développe un système racinaire dans le sol qui par son action mécanique modifie la structure du sol et par ses exsudats racinaires, libère dans le sol un grand nombre de métabolites. En terme de composition, ces rhizodépôts organiques varient selon les espèces (Dalmastri et al., 1999; Garbeva et al., 2008) voire les génotypes au sein d'une même espèce végétale, et le stade de développement de la plante (Mougel et al., 2006) et ils stimulent le développement de populations microbiennes possédant l'équipement enzymatique et le pool génétique afférant permettant l'utilisation de ces substrats. Ils comprennent des substrats simples (acides aminés, acides organiques, sucres, acides gras et stérols, dérivés d'acides nucléiques, etc.), des polymères insolubles (cellulose, protéines, etc.), des vitamines et autres facteurs de croissance, des phytohormones, des protéines enzymatiques, des toxines et des composés de défense, et des signaux susceptibles d'agir sur les microorganismes (chimioattractants, inducteurs de transcription, relation symbiotique, etc.). En retour, les bactéries présentes dans la rhizosphère sont capables de produire des métabolites secondaires qui peuvent avoir un impact positif sur la rhizogénèse et la croissance de la plante : facilitation de l'enracinement, meilleure alimentation en eau, mise à disposition d'éléments minéraux, fixation d'azote (libre ou symbiotique), bio-protection vis-à-vis d'agents pathogènes, induction de résistance aux maladies, etc. (Alabouvette et al., 2006; Auge, 2004; Benizri & Amiaud, 2005; Bonkowski & Roy, 2005; Joseph & Phillips, 2003; Marulanda et al., 2003; Oldroyd, 2001; Sturz & Christie, 2003).

La complexité des interactions entre la plante et les communautés bactériennes et fongiques est particulièrement importante et ne peut être réalisée par une seule espèce végétale mais plutôt par un ensemble d'espèces végétales, simultanément ou successivement. Ainsi, la mise en culture d'une terre non cultivée (prairie permanente) a pour conséquence une perte de la diversité des différentes communautés microbiennes d'origine tellurique (bactéries, champignons, champignons mycorrhiziens ; van Elsas et al., 2002). Néanmoins, cette érosion de la diversité est moins importante dans un système conduit en rotation qu'en monoculture. La composition de la rotation peut également avoir une incidence sur la préservation (ou la résilience) de la diversité bactérienne (Larkin, 2003; Larkin & Honeycutt, 2006). La diversité bactérienne dans la rhizosphère du blé après une culture de légumineuses est plus importante que celle mesurée après un précédent blé ou un sol nu (Lupwayi et al., 1998). D'une manière générale, il semblerait que l'introduction de légumineuses dans les rotations ait un effet positif sur la diversité microbienne se traduisant en outre par une réduction de la gravité des maladies d'origine tellurique (Kloepper et al., 1999). De même, l'intensité de l'érosion observée en monoculture est dépendante de l'espèce végétale cultivée. Ainsi la diversité infraspécifique des *Rhizobium leguminosarum* est beaucoup plus faible en sol monocultivé en maïs qu'en blé ou qu'en rotation blé-maïs (Depret et al., 2004).

Outre les rhizodépôts pendant la croissance des plantes qui déterminent la structure et les activités des communautés microbiennes dans le sol, les résidus post récolte ou post sénescence de la plante ont un rôle dans l'établissement et le maintien d'une diversité microbienne (Govaerts et al., 2007). La

décomposition de ces résidus stimule une partie de la microflore, établissant un gradient dans la structure des communautés microbiennes depuis le sol jusqu'aux résidus. Ce gradient est très marqué pour les communautés bactériennes et dépend de la nature (origine végétale) des résidus (gradient très fort pour la paille de seigle, un peu moins pour celle de blé) ; il est moins marqué pour les communautés fongiques (Nicolardot et al., 2007). L'importance du phénomène est directement proportionnelle à la quantité, à la localisation et la distribution des résidus dans la parcelle (Schneider et al., 2003).

La rotation des cultures est souvent décrite comme un moyen d'éviter la prolifération des agents pathogènes spécifiques d'une espèce végétale donnée (Tableau 1.2-4) (Alabouvette et al., 2004; Bailey & Lazarovits, 2003; Garbeva et al., 2008).

Tableau 1.2-4. Pourcentage de plantes^a saines^b en relation avec la diversité microbienne du sol (Brussaard et al., 2007a; Garbeva et al., 2004)

Rotation	Healthy plants (%)	Shannon-Weaver diversity index of DGGE bands			
		Bacteria total	Fungi total	Bacillus	Actinomycetes
G ⇨ AM	100	3.51	3.26	2.85	2.75
G ⇨ AR	60	3.55	3.24	2.85	2.55
G	60	3.24	3.35	2.85	2.34
A ⇨ M	30	3.10	2.90	2.25	2.45
A ⇨ R	17	3.10	3.02	2.13	2.40

G: permanent grassland; G⇨AM: grassland turned into arable monoculture of maize; G ⇨AR: grassland turned into 4-year arable rotation; A⇨M: arable rotation turned into monoculture of maize; A ⇨ R: 3 year arable turned into 4 year arable rotation.

^a Plants de pomme de terre, plantés dans des mini sous-parcelles au sein de parcelles ayant subi différents types de pratiques culturales.

^b Vis-à-vis de *Rhizoctonia solani* AG3.

Ainsi, le fait que les pommes de terre cultivées dans un système de rotation sur 3 ans sont moins soumises aux attaques du pathogène *Phytophthora erythroseptica* que sur un système de rotation sur 2 ans serait expliqué par une plus grande diversité microbienne observée dans la première situation que dans la seconde (Peters et al., 2004). Cependant, un contre exemple connu mérite d'être cité, celui de la monoculture qui favorise l'augmentation de la densité de l'inoculum pathogène mais qui peut aussi entraîner la résistance des sols en stimulant le développement d'auxiliaires. C'est le cas du "déclin" du piétin échaudage. Il a été montré que la monoculture de blé induit une prolifération de populations de *Pseudomonas fluorescens*, productrices de 2,4-diacetylphloroglucinol, molécule délétère vis-à-vis de *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*, l'agent pathogène, et qui, après quelques années sont suffisamment abondantes pour limiter la gravité de la maladie (Raaijmakers et al., 1999; Weller et al., 2002).

La rotation peut inclure également des cultures intermédiaires. Au-delà de l'intérêt qu'elles présentent pour assurer un couvert végétal sur la parcelle ou piéger les nitrates restant après récolte (CIPAN : cultures intermédiaires pièges à nitrates), il est possible d'utiliser des espèces végétales particulières en cultures dérobées ou en engrais verts pour détruire des agents pathogènes et modifier les équilibres microbiens des sols en faveur des populations bénéfiques (Coventry et al., 2005; Kirkegaard & Sarwar, 1998; Larkin & Griffin, 2007; Lazzeri et al., 2003). Les plantes de la famille des cruciféracées et des alliées libèrent dans le sol des molécules toxiques (isothiocyanates, thiosulfates et zwiebelanes) et biocides pour certains arthropodes, nématodes ou champignons (Arnault et al., 2004; Brown & Morra, 1997). Le développement de champignons appartenant aux espèces *Rhizoctonia solani*, *Phytophthora erythroseptica*, *Pythium ultimum*, *Sclerotia sclerotiorum*, *Fusarium sambucinum* est affecté négativement (Larkin & Griffin, 2007), de même que celui de nématodes comme *Pratylenchus penetrans* ou de bactéries du groupe des *Pseudomonas* fluorescents (Cohen et al., 2005). Par contre, dans d'autres conditions pédoclimatiques, certains champignons phytopathogènes ne sont pas affectés (*R. solani*), voire sont stimulés (*Pythium* sp.) de même que des bactéries productrices d'antibiotiques (*Streptomyces* spp.) ou d'oxyde nitreux, ces métabolites contribuant à la fongistase (Mazzola, 2007).

L'effet de ces plantes peut être accentué lorsque, après culture, la biomasse produite est incorporée au sol qui peut être bâché. Les substances toxiques émises associées à une anoxie plus ou moins poussée exercent donc une double sélection, défavorable à certains microorganismes (parmi lesquels des agents

pathogènes), favorable à d'autres populations dont des antagonistes (Charron et al., 2002; Cohen et al., 2005; Lupwayi et al., 2004). Elles modifient donc significativement la structure des communautés microbiennes et de la microfaune dans les couches superficielles (0-15cm) du sol (Cohen et al., 2005; Mazzola, 2007). On peut même parler de réduction de la diversité de la microflore dans ces premiers cm car ces métabolites ont une activité biocide (Brown & Morra, 1997), néanmoins celle-ci est temporaire, permettant la germination, la levée et le développement des plantes de la culture suivante avec une réduction significative des attaques des agents phytopathogènes. Le sol est ensuite recolonisé. Cette pratique, appelée biofumigation ou biodésinfection s'apparente à la solarisation adoptée dans les pays du sud, notamment en Israël (Katan, 1996) ou en Italie (Gelsomino & Cacco, 2006), avec une réduction temporaire de la diversité affectant *a priori* (sur la base d'études effectuées sur des microorganismes cultivables) les populations délétères. Néanmoins la biomasse microbienne est réduite (Scopa & Dumontet, 2007) mais combinée à des apports d'amendements organiques, la solarisation stimule des communautés bactériennes (bêta-protéobactéries et actinomycètes, et à un moindre degré, des alpha-protéobactéries). Ces variations de structure seraient temporaires (Gelsomino & Cacco, 2006). Peu de travaux révèlent l'incidence directe de cette pratique sur la diversité microbienne, l'essentiel des études évalue l'impact en termes de suppression de l'activité infectieuse d'agents pathogènes conduisant à penser à la disparition provisoire de ces microorganismes du sol (Gallo et al., 2007). La solarisation et la biofumigation altèrent temporairement la diversité microbienne et celle de la microfaune du sol (Oka et al., 2007). Néanmoins l'incidence sur la biodiversité microbienne de ces pratiques alternatives à l'utilisation de pesticides est inférieure à celle de la désinfection des sols à l'aide de fumigants chimiques (Klose et al., 2006) ou de désinfection à la vapeur utilisée en zones maraîchères. Les températures et durées d'application de ces traitements conduisent à une perte significative de nombreuses espèces microbiennes, entraînant également la perte définitive de fonctions d'intérêt impliquées dans le cycle de l'azote (Roux-Michollet, 2007) ou du soufre (Klose et al., 2006).

Effets de la diversification des cultures à l'intérieur de la parcelle

La diversité végétale au sein des parcelles agricoles dépend de trois paramètres : les entités végétales en place, leur arrangement spatial, et leur chevauchement dans le temps.

Les entités végétales présentes au sein des parcelles peuvent être soit des espèces différentes, soit des génotypes différents appartenant à la même espèce. Lorsque les plantes appartiennent à diverses espèces, il peut s'agir de deux ou plusieurs cultures, d'une culture et d'une ou plusieurs adventice(s) (mauvaises herbes ou repousses de culture), ou d'une culture et d'une ou plusieurs espèce(s) végétale(s) accompagnatrice(s) volontairement installée(s) (plantes à insectes, mulch vivant, plante de couverture). Lorsque les plantes appartiennent à la même espèce, il s'agit alors de mélanges de génotypes différents correspondant à des variétés créées par l'Homme ou à des écotypes naturels ou spontanés pour les espèces prairiales.

L'arrangement spatial des diverses entités s'envisage à plusieurs échelles au sein même de la parcelle cultivée : l'échelle du mélange peut aller de quelques centimètres dans le cas des mélanges les plus intimes (cas des prairies plurispécifiques, des mélanges céréales-légumineuses graines ou "méteils", des mélanges monospécifiques mais plurivariétaux de céréales notamment), à quelques décamètres dans le cas de l'agroforesterie (des lignes d'arbres espacées de 15 à 30 m par exemple entre lesquelles des cultures agricoles annuelles ou pérennes sont installées) et des bandes de cultures pièges pour ravageurs, en passant par des cultures alternées ou intercalaires de quelques rangs chacune et des bandes refuges ou fleuries pour auxiliaires d'une largeur de quelques mètres.

Le chevauchement dans le temps des diverses entités peut être complet dans le cas de la plupart des mélanges au sein même de la parcelle cultivée, ou bien partiel dans le cas des cultures relais en systèmes tropicaux et cultures intercalaires en systèmes tempérés mais aussi des rotations envisagées à l'échelle de l'exploitation agricole.

On peut rassembler toutes ces configurations en deux grands types de situations :

- les "polycultures" : caractérisés par des cultures, et leurs plantes associées, juxtaposées à diverses échelles spatiales et présentant un maximum de chevauchement temporel. Elles représentent les systèmes cultivés les plus complexes sur un plan écologique. En effet, il s'y déroule ; d'une part une compétition intra- et interspécifique entre plantes concomitamment à une phytophagie exercée par les ravageurs et des interactions entre ces phénomènes compliquent leur étude ; d'autre part l'espacement entre les espèces végétales correspond en général aux déplacements les plus courts des ravageurs et de leurs ennemis naturels, ce qui aboutit à des communautés d'arthropodes complexes (Andow, 1991).
- les "monocultures" : elles représentent quant à elles des systèmes de cultures caractérisés à l'échelle de la parcelle par des cultures monospécifiques et monovariétales, sur sol nu, insérées dans des rotations ayant des périodes d'interculture sans culture.

La diversification végétale permet en général d'augmenter la richesse et l'abondance des arthropodes auxiliaires prédateurs et parasitoïdes des ravageurs des cultures (Tonhasca, 1993), y compris au sein de parcelles agricoles partiellement boisées (Steinbauer et al., 2006). Dans de rares conditions très spécifiques, ils peuvent au contraire être favorisés localement et temporairement par les monocultures ou préférer prospecter dans ces dernières pour leur alimentation ou leur reproduction (Andow & Risch, 1985; Coll & Bottrell, 1996). Les adventices peuvent servir d'hôtes alternatifs pour les arthropodes ennemis et auxiliaires des cultures en fonction de leurs exigences écologiques. Elles agissent directement en tant que ressource pour les herbivores, et indirectement pour les prédateurs en favorisant leurs proies, mais aussi en tant que ressource trophique (nectar, pollen) à certaines périodes de leur cycle de vie. La présence d'aventices modifie aussi les conditions microclimatiques dans les parcelles et peut affecter la survie des arthropodes en conditions suboptimales (Norris & Kogan, 2005).

Dans les vergers, qui constituent des milieux pérennes, complexes, la diversité végétale est principalement due à la création d'aménagements végétaux au sein de la parcelle (couvert végétal) ou en bordure (haies). La présence de plusieurs strates exploitables par les communautés biologiques (aspect spatial) et leur maintien (aspect temporel) est une situation potentiellement propice au maintien de réseaux trophiques et à la diversité animale. Toutefois, les résultats sur les interactions entre strates sont peu abordés ou contradictoires (Wyss, 1995, vs. Vogt et al., 1998). Cependant, les pratiques culturales et en particulier la protection phytosanitaire ne permettent pas, sauf exception, de préserver un équilibre naturel au sein de ce milieu, notamment en rapport avec la non sélectivité des matières actives utilisées et de fortes variations de biomasse altérant les réseaux trophiques.

Le mélange variétal au sein d'une parcelle a également des effets sur la diversité microbienne avec des conséquences positives pour la santé des plantes. C'est particulièrement visible au niveau aérien, où la diversité végétale favorise la diversité microbienne, notamment chez les agents phytopathogènes, et réduit significativement la progression des épidémies et l'incidence des maladies. En effet, si dans la parcelle, toutes les plantes ont le même génotype, cela offre à l'agent pathogène la possibilité de se développer et de se répandre au sein d'une parcelle et entre parcelles monovariétales. L'important inoculum ainsi constitué permet la sélection, au sein de cette population, d'agents phytopathogènes capables de contourner les résistances ou/et de survivre à la présence de fongicides (Wolfe, 2000; Wolfe, 1985). Le remplacement fréquent de variétés et de fongicides est possible mais coûteux pour l'agriculteur, le consommateur et l'environnement. Les mélanges de variétés, de cultivars, ou même de lignées au sein de cultivars, permettent de réduire la propagation de rouilles et d'oïdiums sur céréales (Mundt, 2002) ou du mildiou causé par *Phytophthora infestans* sur pomme de terre (Garrett et al., 2001). Au-delà de la barrière physique que constitue pour le pathogène des plantes non hôtes au sein de la parcelle, des réactions de défenses peuvent être stimulées chez ces plantes par la tentative de bioagression de ces pathogènes non agressifs à leur égard, ce qui permet à ces plantes de résister ultérieurement plus longtemps aux attaques causées par un pathogène virulent et agressif (Lannou et al., 1995). L'augmentation de la diversité végétale réduit significativement l'extension de l'épidémie et parallèlement conduit à une augmentation de la diversité des populations d'agents phytopathogènes qui, paradoxalement, est bénéfique à la culture (Mitchell et al., 2002). En effet, la présence d'espèces végétales (prairies), de variétés ou de cultivars différents dans une ou des parcelles adjacentes se traduit au sein de la population d'agents phytopathogènes par une compétition entre les différents pathotypes présents au sein de cette population. Certains pathotypes spécifiques d'un génotype végétal

seront plus performants pour infecter la plante hôte compatible mais seront limités par l'occurrence de ces plantes hôtes alors que les pathotypes complexes, susceptibles d'infecter différents génotypes végétaux, seront limités par les pathotypes spécifiques, plus compétitifs (Lannou, 2001). Ainsi les différents pathotypes coexistent mais s'autorégulent et aucun ne prédomine.

Outre une certaine diversité nécessaire dans la parcelle pour éviter la propagation des agents pathogènes comme cela a été montré à très grande échelle en Chine, (Wolfe, 2000), une diversité interparcelle, à l'échelle du paysage ou de la région permet de réduire les risques d'épidémie ou d'invasion par un pathogène (Mundt, 2002; Mundt et al., 2002).

Choix des pratiques culturales et contrôle des maladies d'origine microbienne

De nombreux travaux montrent que la sévérité des maladies due à des agents phytopathogènes peut être réduite en augmentant, par un choix raisonné de pratiques culturales, l'intensité des activités microbiennes, la vitesse de turn-over des nutriments et la diversité microbienne (Bailey & Lazarovits, 2003; Garbeva et al., 2004; Hagn et al., 2003; Raaijmakers et al., 2008; Reeleder, 2003; van Bruggen et al., 2006; von Tiedemann, 2002).

Une différence peut être faite entre système racinaire et parties aériennes. Les microorganismes colonisant la surface des feuilles sont appelés microorganismes épiphytes. Ils sont particulièrement nombreux, des valeurs moyennes indiquent que les densités peuvent aller de 10^5 bactéries par g de matière fraîche sur des brins d'herbe à 10^8 bactéries par g de matière fraîche sur des feuilles de concombre (Kinkel et al., 2000) et leur diversité peut être très élevée, l'analyse de la composition de communautés bactériennes à la surface de feuilles de betterave a permis d'identifier 78 espèces bactériennes appartenant à 37 genres (Thompson et al., 1993).

Les maladies infectieuses impliquent au moins deux espèces, l'hôte et le pathogène. Dans certains cas, plus fréquents chez les épiphytes que chez les microorganismes telluriques, une troisième espèce, vectrice, peut être impliquée. Selon les pathosystèmes, plusieurs plantes hôtes et quelquefois plusieurs vecteurs sont nécessaires à l'agent pathogène, en général des champignons tels que les rouilles (*Puccinia graminis*), pour qu'il accomplisse son cycle (Agrios, 1997). Peu de travaux relatifs à la biodiversité en relation avec la réduction de la maladie concernent la diversité des microorganismes aériens si ce ne sont ceux proposant l'utilisation d'antagonistes naturellement présents, ou le plus souvent inoculés par aspersion, à la surface des feuilles (Mercier & Lindow, 2001; Rukayadi et al., 2000). En règle générale, les antagonistes bactériens influencent la gravité de la maladie en réduisant la taille de l'inoculum primaire de l'agent pathogène (Stromberg et al., 2004). D'autres stimulent les réactions de défense de la plante (van Loon et al., 2006).

Le rôle bénéfique de la microflore saprophyte a été plus clairement mis en évidence grâce à l'étude de sols résistants aux maladies d'origine tellurique, c'est-à-dire de sols qui s'opposent à la manifestation de certains agents pathogènes pourtant présents dans ces sols (Mazzola, 2004; Steinberg et al., 2007; Weller et al., 2002). L'existence de ces sols résistants prouve que le contrôle biologique se manifeste naturellement dans certaines situations. D'un point de vue théorique, le sol peut interagir avec l'agent pathogène et la plante soit à travers ses caractéristiques physico-chimiques, soit à travers ses caractéristiques biologiques. Dans la grande majorité des exemples étudiés, ce sont les facteurs biotiques qui contribuent le plus à la résistance des sols aux maladies (Weller et al., 2002). Généralement, une désinfection ménagée de quelque 15 à 30 minutes à 60°C suffit à rendre sensible un sol résistant. La nature microbiologique de la résistance est confirmée par le fait qu'il suffit de réintroduire un faible pourcentage de sol résistant dans le sol désinfecté pour rétablir la résistance (Louvét et al., 1976). Au-delà de cette résistance que l'on qualifie de générale car reposant sur une activité microbienne intense conduisant à l'oligotrophie du sol et à la fongistase et/ou la bactériostase (Alabouvette et al., 2006; Cook & Baker, 1983), une résistance spécifique peut être définie. Celle-ci repose sur l'existence au sein des communautés microbiennes d'une diversité de microorganismes capables de produire des métabolites tels que le 2,4-diacétylphloroglucinol ou la phénazine (produits par *Pseudomonas* sp. et délétère vis-à-vis de *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*, responsable du piétin échaudage du blé ; Weller et al., 2002) ou des antibiotiques (produits par des *Streptomyces* sp.)

et auxquels sont sensibles des agents phytopathogènes (Sturz et al., 2004). D'autres microorganismes produisent des sidérophores qui réduisent la disponibilité en fer pour *Fusarium oxysporum*, responsable de trachéomycoses, mais pas pour la plante (Duijff et al., 1999). Enfin, la communauté microbienne peut également héberger des populations hyperparasites d'agents pathogènes : c'est le cas de *Trichoderma* sp., parasite de *Pythium* sp. ou de *Rhizoctonia solani* (Verma et al., 2007). Le sol et les milieux naturels en général constituent donc un réservoir de diversité au sein duquel résident des agents de contrôle biologique de l'activité infectieuse des agents phytopathogènes (Alabouvette & Steinberg, 2006). Le maintien de cette diversité microbienne naturellement présente dans les sols est assuré par un choix raisonné des pratiques culturales (Alabouvette et al., 2004; Bailey & Lazarovits, 2003; Mazzola, 2007; Ojiambo & Scherm, 2006; Postma et al., 2000; van Bruggen & Semenov, 2000), qui concerne également la gestion de la micro et mésofaune des sols, régulatrice des agents phytopathogènes (Friberg et al., 2005). L'érosion accidentelle ou liée à des pratiques culturales mal raisonnées (telle l'utilisation de certains fumigants comme le bromure de méthyle, heureusement interdit depuis 2005) de la diversité microbienne conduit à un développement non contrôlé des agents phytopathogènes en lieu et place des microorganismes que la désinfection a éradiqué (Ibekwe, 2004; Klose et al., 2006).

Les champignons mycorrhizogènes protègent également des cultures en apportant aux plantes une plus grande résistance aux stress biotiques (maladies) et abiotiques (sécheresse). Il existe par ailleurs une grande diversité taxonomique et fonctionnelle au sein des champignons mycorrhizogènes (van der Heijden, 2004). Si certains champignons mycorrhizogènes favorisent la croissance des plantes en facilitant la nutrition minérale, d'autres confèrent aux plantes une tolérance à l'herbivorie par des insectes notamment (Bennett & Bever, 2007). Il est donc important que la plante puisse réaliser des associations symbiotiques avec différentes espèces de champignons mycorrhizogènes. Les champignons appartenant aux genres *Glomus*, *Acaulospora* et *Gigaspora* ont des stratégies de colonisation des systèmes racinaires différentes. En reconstituant des communautés de champignons, Maherali & Klironomos (2007) ont pu montrer une corrélation entre la colonisation racinaire par les champignons du genre *Glomus*, genre qui colonise les systèmes racinaires de manière plus efficace que les champignons des 2 autres genres, et la bioprotection de *Plantago lanceolata* vis-à-vis de *F. oxysporum* ou de *Pythium* sp. Ainsi le système racinaire des plantes colonisé par *Glomus* était trois fois moins infecté par *F. oxysporum* que lors de la colonisation par des *Gigaspora*. Par contre, le fort développement du mycélium extraradicalaire chez les *Gigasporas* était corrélé de manière positive avec l'augmentation de la teneur en phosphate chez *P. lanceolata* par rapport à une colonisation par *Glomus*.

Il apparaît donc clairement qu'une importante diversité microbienne (taxonomique et fonctionnelle) assure l'exploitation de toutes les niches disponibles à la surface des organes végétaux, réduisant de ce fait : i) la probabilité de rencontre entre la plante hôte et les agents phytopathogènes, ii) la disponibilité en nutriment pour le développement des agents phytopathogènes et iii) en augmentant la probabilité d'occurrence de microorganismes naturellement antagonistes des agents pathogènes. Il apparaît également que le choix des pratiques culturales est déterminant pour assurer le maintien ou au contraire favoriser l'érosion de la diversité microbienne et par conséquent affecter le développement des agents phytopathogènes.

Encadré 1.2-2. Les inoculations microbiennes

Les inoculations de microorganismes d'intérêt agro-environnemental sont de plus en plus fréquemment utilisées en agriculture pour assurer ou optimiser la réalisation de fonctions déficientes dans l'agroécosystème. Le meilleur exemple est l'introduction de *Bradyrhizobium japonicum* dans les sols européens pour permettre la culture de soja dont la production de protéines est dépendante de la symbiose fixatrice d'azote de l'air entre cette bactérie n'existant pas naturellement dans les sols européens, et le système racinaire de la plante, elle aussi exogène. Dans ce cas, la diversité génétique et fonctionnelle des sols dans lesquels cette bactérie a été introduite a été significativement affectée positivement par l'introduction d'un génome nouveau dans le pool génétique initial (Sessitsch et al., 2002). Il s'agit cependant d'un génotype parmi les 10⁴ génotypes que l'on suppose être présents par gramme de sol (cf. section 1.1). Outre la fixation symbiotique d'azote, les inoculations de microorganismes dans le sol concernent la fixation libre d'azote, la promotion de croissance des plantes, la lutte

biologique contre des microorganismes phytopathogènes. Les microorganismes introduits sont des bactéries incluant les actinomycètes, des champignons libres ou des champignons endomycorhizogènes (Alabouvette et al., 2006; Andrade et al., 2003; Catroux et al., 2001; Kozdroj et al., 2004; van Elsas et al., 1998; Vessey et al., 2005). Des microorganismes bactériens (Rukayadi et al. 2000; Stromberg et al. 2004) ou fongiques (Ding et al. 2007) sont également introduits dans la microflore aérienne. Dans la plupart des cas néanmoins les microorganismes introduits ne sont pas originaires de la parcelle dans laquelle ils sont inoculés et chaque première inoculation conduit à une augmentation du pool génétique de la communauté (Sessitsch et al. 2002). Cette diversité est affectée positivement et de manière définitive, les microorganismes introduits s'établissant de manière durable, bien qu'à des densités souvent très inférieures à celles introduites (Johansen et al. 2005). Cette faible densité de persistance liée à la faible compétitivité des souches introduites contraint à renouveler régulièrement les inoculations pour assurer la réalisation de la fonction. Les effets secondaires de ces inoculations se traduisent par un déplacement quantitatif (diminution d'abondance) de populations écologiquement proches de celle introduite, néanmoins cette modification de structure est éphémère aussi bien pour les communautés bactériennes (Bankhead et al. 2004; Bunemann et al. 2006; Johansen et al. 2005) que pour les communautés fongiques, (Timms-Wilson et al. 2004) et son intensité est inférieure à celle provoquée par la saisonnalité et la variabilité naturelle de la structure (Viebahn et al. 2003). En outre, l'introduction de microorganismes non symbiotiques dans la rhizosphère n'altère pas la réalisation des symbioses bactériennes ou mycorhiziennes (Timms-Wilson et al. 2004). Dans certains cas à l'inverse, l'introduction d'agents phytopathogènes tels que *Pythium ultimum* dans les substrats de culture peut conduire à une réaction de la microflore se traduisant par une modification de la structure des communautés bactériennes (émergence et dominance des actinobactéries et des α protéobactéries) et des communautés fongiques (émergence d'*Hytridiomycota* et de *Sordariomycetes* aux dépens des Homobasidiomycetes initialement dominants), les populations devenues dominantes incluant des antagonistes de l'agent pathogène introduit (Hagn et al. 2007).

Parmi les bactéries phytopathogènes épiphytes, l'espèce *Pseudomonas syringae*, bactérie gram- appartenant au groupe des γ protéobactéries, comprend des populations qui possèdent le gène *iceC* qui code pour une protéine membranaire particulière. Cette protéine contient la répétition à plus de 100 exemplaires d'un motif composé de 8 acides aminés qui lui confère une activité glaçogène à des températures de 2 à 8 °C supérieures à celles qui normalement produiraient des dégâts de gels avec des flétrissements irréversibles sur une plante indemne. La diminution du nombre de répétitions dans la chaîne polypeptidique réduit l'activité glaçogène. L'inoculation au champ d'une souche de *P. syringae* génétiquement modifiée (*ice*⁻) a été réalisée pour lutter avec succès contre les populations glaçogènes naturelles de *P. syringae* (Hirano and Upper 2000). De la même manière, et bien que cela concerne l'arboriculture et la lutte contre le chancre du châtaigner causé par le champignon *Cryphonectria parasitica*, une souche naturelle de *C. parasitica* porteuse d'un virus conduisant à l'hypovirulence des souches porteuses est introduite au niveau des plaies pour assurer la transmission de ce virus par anastomose aux populations naturelles et virulentes. Cette transmission va altérer le génome des populations naturelles et donc affecter la diversité originale afin de restreindre le développement de la maladie (Ding et al. 2007).

1.2.1.5. La gestion de l'eau

Le drainage

Le drainage a permis l'assainissement des sols cultivés (Borie, 1892) et la mise en culture de surfaces très importantes (McLaughlin & Mineau, 1995). Mais cette pratique a eu en contrepartie des effets radicaux sur la diversité des espèces liées aux milieux humides. En favorisant le développement de la plante cultivée, l'élimination de l'eau a entraîné la suppression des adventices caractéristiques des milieux humides (*Gypsophila muralis*, *Myosurus minimus* ; Meerts, 1993) au profit d'une flore plus classique. De plus, le drainage peut aussi amener une augmentation du pH qui va aussi fortement influencer la structure de la communauté végétale (ter Braak, 1994).

Le drainage a aussi un impact négatif sur les communautés d'invertébrés aquatiques essentiellement par disparition de leur habitat de l'échelle locale (fossés, mares...) et régionale (grandes zones humides) (Barton, 1996). De plus, les drains débouchant directement dans les cours d'eau ou fossés de drainage annulent complètement les effets potentiellement bénéfiques pour la biodiversité des zones tampons et des ripisylves en bords de cours d'eau (Barton & Farmer, 1997). La réduction des fondrières fait disparaître des habitats très favorables aux odonates et chironomes, proies très appréciées des oiseaux. Ces micro-zones humides, dénudées, favorisent de plus la recherche d'insectes, de vers de terres et de mollusques.

L'irrigation

Le recensement agricole de 2000 dénombre 1,6 million d'hectares irrigués, soit 6% de la superficie agricole (Figure 1.2-10). Avec 780 000 hectares, le maïs grain était la première culture irriguée. Plus de 130 000 hectares de légumes, 120 000 de vergers, 100 000 hectares de maïs fourrage et 70 000 de protéagineux étaient également irrigués. En comparaison, seuls 17 000 hectares de blé dur et 15 000 de blé tendre étaient irrigués en 2000. Les cultures de maïs grain étaient alors pour moitié irriguées. Après une forte croissance au début des années quatre-vingt-dix, les superficies irriguées se sont stabilisées depuis la réforme de la politique agricole commune de 1993. Elle a notamment fixé un plafond de surfaces irriguées à ne pas dépasser pour bénéficier de l'intégralité de l'aide pour le maïs irrigué. L'irrigation a toutefois porté sur 1,9 million d'hectares en 2003, une année de grande sécheresse où de nombreuses cultures de blé ont été arrosées. En 2005, on dénombre 1,7 million d'hectares agricoles irrigués. Ils demeurent pour l'essentiel localisés dans le Sud-Ouest, la Beauce, la Provence et l'Alsace (Figure 1.2-10).

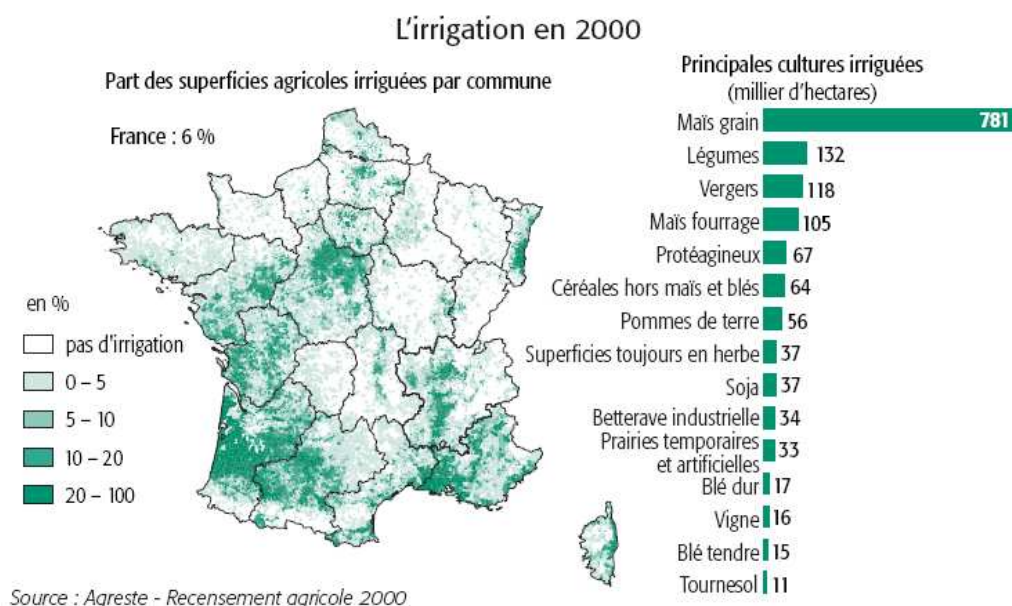


Figure 1.2-10. Part des superficies agricoles irriguées par commune et principales cultures irriguées en France métropolitaine en 2000 (Agreste, 2000).

L'irrigation a des effets différents selon les situations sur la faune du sol : en milieux arides, elle favorise le maintien de populations de macroinvertébrés. Mais son effet dépend de la salinité et du mode de gestion. Les situations d'hydromorphie sont généralement défavorables à la macrofaune (Curry & Good, 1992). L'abondance de la macrofaune dans les sols tempérés décroît avec une diminution de l'humidité du sol. L'abondance d'une majorité des organismes du sol va être augmentée avec l'irrigation. Toutefois si l'irrigation induit la salinisation du sol, les vers de terre pourront être réduits en densité / biomasse (Curry, 1994). L'irrigation a aussi modifié les communautés adventices, d'une part en uniformisant les milieux, d'autre part en favorisant le développement d'espèces végétales soit indirectement (modification du milieu) soit directement (apport de nouvelles espèces avec les eaux d'irrigation). La progression d'un certain nombre d'espèces adventices liées à la culture du maïs (*Panicum capillare* et autres panicoidées dont certaines allochtones – Jauzein & Montégut, 1983 ; *Cyperus esculentus* – Jauzein, 1996) est directement imputée à la possibilité d'irriguer les parcelles cultivées.

1.2.1.6. L'utilisation de plantes génétiquement modifiées

L'introduction des cultures génétiquement modifiées constitue une des innovations majeures de ces dernières années dans le domaine l'agriculture intensive. La transgénèse peut être considérée comme

une étape supplémentaire dans l'amélioration des variétés cultivées en facilitant l'utilisation de pesticides ou en permettant d'obtenir des résistances à des pressions de sélection biologiques (virus, insectes...) qui n'ont pas encore été sélectionnées par des voies classiques. Utilisées à large échelle sur le continent nord-américain (Beckie et al., 2006) et sud-américain (Puricelli & Tuesca, 2005) ainsi qu'en Chine, les variétés génétiquement transformées, cultivées aujourd'hui sur plus de 100 millions d'hectares, sont majoritairement retrouvées chez le soja, le maïs et le coton, et les principaux transgènes utilisés sont des gènes de résistance à des herbicides (environ 70%), essentiellement à un herbicide, le glyphosate, (<http://ogm.org/index.php> - consultation Novembre 2007). Chez d'autres variétés ont été introduits des gènes de résistance à la larve de la pyrale du maïs (environ 20% des cas et seule variété à avoir été commercialisée en France). Dans ce dernier cas, les plantes génétiquement modifiées expriment un gène de *Bacillus thuringiensis* (maïs "Bt" par ex.) permettant la production d'une toxine (protéine Cry) en vue de lutter contre différents ravageurs, comme la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis* Hübner) ou la Chrysomèle (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) (Schnepf et al., 1998). Ainsi les maïs peuvent être génétiquement modifiés pour produire différents types de protéines Cry dont la toxicité est a priori spécifique envers le ravageur. Enfin, il existe des variétés possédant les deux types de modifications génétiques. En Europe, l'introduction de ces cultivars est encore très faible (moins de 20 000 ha de maïs en France en 2007 – source : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche) et fait l'objet de contestations importantes amenant la mise en place de moratoires ou de clauses de sauvegarde comme récemment en France (cf. propositions issues du Grenelle de l'Environnement : renforcement des connaissances et de la recherche publique sur les OGM et les biotechnologies ; mise en place d'une Haute Autorité sur les Biotechnologies ; adoption d'une loi sur les biotechnologies avant la fin du printemps 2008 : <http://www.legrenelle-environnement.fr/grenelle-environnement/> consultation Novembre 2007).

L'enjeu de l'utilisation des variétés génétiquement modifiées est très grand car il va aussi toucher au choix de systèmes agricoles. L'impact que ces variétés sur la biodiversité peut se faire à différents niveaux, à travers : des effets directs (impacts des toxines), des effets indirects (utilisation d'herbicides non sélectifs, limitation du travail du sol, modification des rotations...) et les différents types de transferts de gènes (Figure 1.2-11).

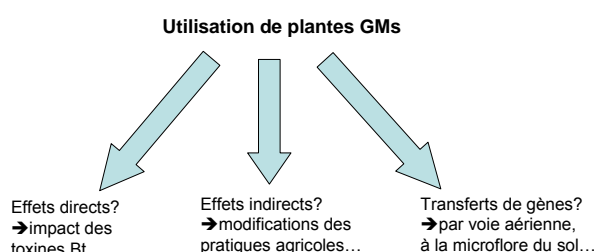


Figure 1.2-11. Les plantes génétiquement modifiées peuvent *a priori* affecter la biodiversité de trois façons différentes

Impacts directs sur la biodiversité

Bien que de nombreux gènes d'autres organismes soient aujourd'hui explorés pour leur utilisation potentielle dans la création de variétés de plantes résistantes aux insectes, les variétés commercialisées aujourd'hui ne contiennent que des gènes codant pour une forme activée de la toxine du *Bacillus thuringiensis*. Ainsi, nous ne considérons ici que ces dernières. La toxine Bt est présente à des taux élevés dans les plantes transgéniques puisqu'elle atteint généralement 2 à 5% de la teneur totale en protéines de ces plantes (Groot & Dicke, 2002).

a) Impacts sur certains groupes d'arthropodes

Les gènes Bt introduits dans les plantes cultivées visent essentiellement trois ordres d'insectes : Lépidoptères, Coléoptères et Diptères. De nombreuses espèces phytophages mais aussi zoophages, dont des auxiliaires, se rencontrent dans les deux derniers ordres et peuvent être en contact avec la toxine Bt. En effet, les arthropodes non cibles, dont les auxiliaires prédateurs et parasitoïdes, peuvent être en contact avec la toxine de plusieurs façons : en se nourrissant sur les plantes elles-mêmes (le nectar (extra)floral ne contient pas de toxine Bt, mais le pollen et les autres parties vertes dont se

nourrissent certains auxiliaires en contiennent), en consommant des insectes ayant eux-mêmes ingéré la toxine (les ravageurs cibles peuvent modifier, et ainsi désactiver la toxine après sa fixation sur les récepteurs de l'épithélium du tube digestif, ce qui n'est pas le cas des phytophages non cibles qui peuvent ainsi être toxiques pour des arthropodes zoophages), et via l'environnement (la toxine de la plante peut se retrouver dans le sol, auquel elle est alors liée et très stable, via les exsudations racinaires surtout mais aussi les débris végétaux ou les insectes morts) (Groot & Dicke, 2002).

Les **pollinisateurs**, et notamment l'abeille domestique *Apis mellifera*, sont susceptibles d'être affectés par la toxine du Bt présente dans le pollen, alors qu'elle ne se retrouve pas dans le nectar (Malone & Pham-Delègue, 2001). Des études réalisées tant sur les adultes que sur les larves n'ont montré aucun effet significatif de différentes formes de la toxine Bt (Vandenberg, 1990; Sims, 1995, 1997; Malone & Pham-Delègue, 2001, in Groot & Dicke, 2002).

D'autres organismes, proches des espèces de ravageurs visés par les événements génétiques des variétés transgéniques, montrent par contre une certaine sensibilité selon les groupes. Ainsi, parmi les **Lépidoptères**, quelques-unes des nombreuses expérimentations ayant suivi la publication retentissante de Losey et al. (1999) qui avait conclu à une toxicité du pollen de maïs Bt pour les larves du Monarque, ont confirmé que certaines variétés de maïs affectent, en conditions identiques à, ou proches de, la réalité agronomique et écologique, la taille et la survie de cette espèce et d'autres (Hellmich et al., 2001; Stanley-Horn et al., 2001; Zangerl et al., 2001). Parmi les **phytophages non cibles** autres que Lépidoptères, Coléoptères et Diptères, les arthropodes piqueurs-suceurs de sève tels les pucerons et autres Homoptères, certains thrips et les acariens Tétranychidés, les pucerons ne peuvent être affectés par la toxine puisque, piquant le phloème, ils se nourrissent de la sève élaborée qui n'en contient pas (Raps et al., 2001). Le risque avec les autres phytophages non cibles, qui ne possèdent a priori pas les récepteurs spécifiques à la toxine (De Maagd et al., 2001, in Groot & Dicke 2002) et qui donc peuvent la conserver intacte en eux, est que leurs ennemis naturels, parmi lesquels de nombreux auxiliaires des cultures, puissent être sensibles et affectés par la toxine (voir infra). Globalement, les effets de la toxine Bt sur les phytophages non cibles, de même que le devenir de cette toxine dans ces organismes et donc ses effets indirects sur les ennemis de ces phytophages, restent encore largement non connus (Groot & Dicke, 2002).

Concernant les **auxiliaires zoophages**, de nombreux travaux ont consisté à simplement comparer l'abondance totale, la richesse ou la diversité entre parcelles de culture conventionnelle et transgénique Bt (Pilcher et al., 1997; Riddick et al., 2000; Butler et al., 2007), et ont montré des résultats très variables. Les effectifs d'auxiliaires étant souvent simplement dépendants de ceux des proies ou hôtes qui orientent leurs déplacements ou leur permettent de se multiplier (Steffey et al., 2004; Landis et al., 2005), ces travaux ne révèlent pas obligatoirement des effets de toxicité sur ces auxiliaires (Groot & Dicke, 2002). Cependant, des effets délétères ou létaux sur des auxiliaires prédateurs de ravageurs non affectés par la toxine ont été mis en évidence. Ainsi, Hilbeck et al. (1999) et Hilbeck (2001) ont constaté des effets sublétaux et létaux de pucerons nourris sur maïs Bt sur des larves de chrysope. Chapman et Hoy (1991) ont constaté des effets toxiques potentiels sur un acarien Phytoseiidae prédateur d'un Tetranychidae non affecté quant à lui par la toxine Bt. D'autres expérimentations montrent quant à elles des effets non significatifs sur des auxiliaires n'utilisant pas la plante cultivée comme source de ressource trophique (Volkmar et al., 2003; Steffey et al., 2004; de la Poza et al., 2005; Ludy & Lang, 2006; Shirai, 2006; Leslie et al., 2007; Torres & Ruberson, 2007).

Les **organismes détritivores** peuvent eux aussi être affectés, notamment les larves de phryganes présentes dans les cours d'eau des plaines de maïsiculture aux USA, ruisseaux dans lesquels s'accumulent des résidus de culture et se déposent des grains de pollen qui se sont révélés avoir des effets sublétaux et potentiellement létaux sur certaines espèces (Rosi-Marshall et al., 2007).

Concernant la simple abondance de tous les **arthropodes non cibles** de parcelles agricoles, les résultats de la méta-analyse de Marvier et al. (2007) portant sur 42 expérimentations en champ, montrent qu'ils sont apparus en moyenne plus nombreux dans les parcelles de maïs et de coton transgéniques Bt que dans les parcelles conventionnelles traitées avec des insecticides, mais certains groupes sont toutefois apparus moins nombreux dans ces parcelles de cultures transgéniques que dans les parcelles témoins sans aucun traitement insecticide.

En conclusion, les résultats des diverses recherches ayant porté sur l'analyse des effets des variétés transgéniques Bt sur les arthropodes non cibles (auxiliaires et non auxiliaires) sont variables, et le manque de connaissances d'une part sur la toxicité des cultures transgéniques Bt sur de très nombreux arthropodes non cibles (du fait des multiples voies trophiques que la toxine peut emprunter), et d'autre part sur le devenir de la toxine dans l'environnement et notamment dans le sol où elle semble pouvoir rester très longtemps intacte, rend difficile la mise en avant de tendances générales dans ce domaine (Groot & Dicke, 2002).

Les cultures transgéniques Bt permettant une diminution de l'usage d'insecticides contre certains ravageurs et donc la mise en place parfois de communautés plus diverses et plus actives d'auxiliaires prédateurs et parasitoïdes contre d'autres ravageurs non touchés par les toxines Bt (Bhatti et al., 2005; Bhatti et al., 2005). Mais le développement probable de variétés transgéniques Bt à niveau d'expression plus élevé de la toxicité, destinées à limiter le plus possible les risques d'apparition de résistance chez les ravageurs (Ferro, 1993), risque d'être préjudiciable pour les arthropodes en général et les auxiliaires des cultures en particulier, puisqu'une toxicité sublétales ou létale vis-à-vis de certains auxiliaires est déjà avérée avec certaines variétés actuelles (Groot & Dicke, 2002).

Certains auteurs préconisent d'utiliser au contraire des variétés transgéniques à faible niveau d'expression de la toxine Bt, afin d'améliorer non seulement la probabilité d'intervention des ennemis naturels grâce à un développement plus lent et à des réactions de défense amoindries de la part des ravageurs, mais de permettre aussi un plus grand respect de la faune auxiliaire grâce à une moindre toxicité des proies et hôtes dans les cas où celle-ci est avérée et préjudiciable (Hilbeck, 2001).

Enfin, des plantes transgéniques résistantes à des ravageurs par d'autres voies que la synthèse d'une toxine Bt sont développées, et les mêmes recherches sur les effets vis-à-vis des arthropodes en général et des auxiliaires en particulier doivent être menées, puisque les rares résultats publiés dans ce domaine montrent des effets amenuisant les valeurs adaptatives des auxiliaires (Couty et al., 2001; Romeis et al., 2003).

b) Impacts sur la faune du sol

Certaines études ont démontré que les toxines Bt produites se dégradent rapidement dans les sols (Sims & Holden, 1996). Toutefois d'autres indiquent que dans certaines conditions, la toxine pouvait persister dans le sol au moins 234 jours, tout en gardant ses propriétés insecticides (Saxena et al., 1999). Le type d'argile et ses propriétés d'adsorption apparaissent fondamentales (Stotzky, 2004).

Afin d'en évaluer les effets sur la faune du sol, beaucoup d'études ont été effectuées au laboratoire ou en enceintes contrôlées : aucun effet (de la plante ou de la protéine purifiée extraite de la plante) n'a été noté sur les collemboles et microarthropodes (de Vaufléury et al., 2007; Heckmann et al., 2006; Sims & Martin, 1997), les isopodes (Escher et al., 2000), les protozoaires, les nématodes (Griffiths et al., 2006; Saxena & Stotzky, 2001; Vercesi et al., 2006) ou même les gastéropodes (de Vaufléury et al., 2007). Concernant les vers de terre, de nombreuses études ont été menées. Toutes concluent à une absence d'effet sur la mortalité des espèces étudiées (Saxena & Stotzky, 2001; Vercesi et al., 2006). Un doute subsiste toutefois, suite aux travaux de Zwhalen et al. (2003), qui montrent une perte de poids significative des vers anéciques *L. terrestris* nourris avec du maïs Bt (Syngenta N4640Bt, transformation event Bt11) après 200 jours d'incubation. Cette différence n'apparaît toutefois pas sur des immatures en conditions expérimentales de terrain. Les auteurs invoquent 2 raisons : (i) un possible effet de la toxine sur les vers de terre, (ii) un beaucoup plus probable effet de la qualité du matériel végétal, la variété isogénique utilisée contenant notamment moins de lignine (ce qui la rend plus digeste) que la variété modifiée. Par ailleurs, il est noté que la toxine se dégrade beaucoup plus vite sur le terrain qu'au laboratoire. Les auteurs suggéraient, à l'époque, d'engager des études plus longues (>200 jours) sur le sujet. Ces dernières années, plusieurs études sur le terrain suggèrent également une absence d'effets réellement significatifs, du moins sur le court terme. C'est le cas pour les collemboles endogés et vers de terre (Al-Deeb et al., 2003; Cortet et al., 2007), les protozoaires et nématodes (Griffiths et al., 2005).

Les conclusions d'Icoz et Stotzky (2008), dans une revue très détaillée sur les effets des plantes Bt sont les suivantes : (i) pas d'effet significatif sur la survie, la croissance et la reproduction des vers de

terre (même si peu d'études sont à ce jour disponibles), (ii) pas d'effet sur les collemboles et les acariens, (iii) généralement peu d'effet sur les nématodes (seules certaines espèces, *Caenorhabditis elegans* notamment, pourraient être affectées, ce qui demande à être confirmé), (iv) pas d'effet ou effet très transitoire sur les protozoaires.

Impacts indirects sur la biodiversité

a) Impacts sur les plantes

Les variétés transgéniques les plus importantes actuellement sont des variétés avec un gène de résistance à un herbicide non sélectif qui permet par différence de sélectivité de désherber de façon plus aisée la flore adventice en place. De nombreux travaux ont été réalisés en Grande Bretagne (UK Farm Scale Evaluation - FSE) pour mesurer les impacts directs et indirects de l'utilisation d'herbicides totaux (glyphosate, glufosinate) sur les communautés de mauvaises herbes des parcelles cultivées et des bordures, et consécutivement les conséquences sur les organismes utilisant la flore adventice comme ressource trophique (Heard, Clark et al., 2003; Heard, Hawes et al., 2003; Andow & Zwahlen, 2006). En Europe, le manque de recul dans le temps, la difficulté à mener des expérimentations à grande échelle, la difficulté à identifier les effets directs liés à l'utilisation du transgène des effets indirects liés à l'utilisation de la variété transgénique comme la modification de la rotation, du travail du sol qui jouent aussi très fortement sur la flore adventice, ne permettent pas d'avoir une idée certaine de l'évolution des communautés de mauvaises herbes. Seuls des résultats issus de travaux de modélisation (Heard et al., 2005) semblent indiquer une réduction plus forte des populations adventices dans des systèmes de cultures incluant des variétés transgéniques (Figure 1.2-12).

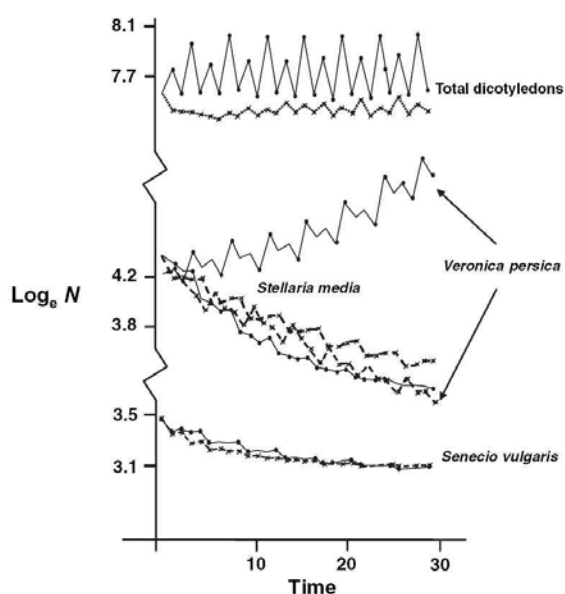


Figure 1.2-12. Comparaison de l'évolution du stock de semences (densité moyenne de semences) entre un système conventionnel (●) et un système incluant des variétés transgéniques (×) pour une rotation de quatre ans (betterave, céréale, colza de printemps, céréale) (tirée de Heard et al., 2005).

En ce qui concerne la diversité végétale, l'utilisation d'un désherbant non sélectif de post-levée sur une culture (colza, soja) se traduit par une diminution de l'abondance et de la diversité du nombre d'espèces présentes dans la parcelle par rapport à un système conventionnel (Heard, Clark et al., 2003; Heard, Hawes et al., 2003; Heard et al., 2005). Ces mêmes travaux montrent des résultats plus ambigus dans le cas du maïs par exemple, avec une augmentation de la richesse spécifique qui peut s'expliquer par l'efficacité supérieure des herbicides de type triazines utilisées en pré-levée en agriculture conventionnelle avant 2003. Si la réduction du nombre d'espèces ne semble pas être un phénomène général (Beckie et al., 2006), les travaux concordent pour indiquer un impact important de l'utilisation de ces herbicides totaux avec une modification des communautés adventices (sélection d'espèces germant après le traitement, d'espèces naturellement tolérantes ; Puricelli & Tuesca, 2005; Beckie et al., 2006) ou la sélection d'individus devenus résistants au produit utilisé (Cerdeira & Duke, 2006).

Aujourd'hui, après 10 années de cultures transgéniques, une quinzaine d'espèces a développé une résistance au glyphosate de par le monde (<http://www.weedscience.org/in.asp> - consultation Novembre 2007) du fait de l'usage systématique et non raisonné de cette molécule. Sur cette quinzaine d'espèces, huit ont été sélectionnées dans des cultures génétiquement modifiées (cf. Tableau 1.2-5):

Espèces adventices résistantes au glyphosate	Culture	Pays
<i>Amaranthus palmeri</i> <i>Amaranthus rudis</i>	coton	USA
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> <i>Ambrosia trifida</i>	soja	USA
<i>Conyza bonariensis</i> <i>Conyza canadensis</i>	coton soja	USA
<i>Euphorbia heterophylla</i>	soja	Brésil
<i>Sorghum halepense</i> d	soja	Argentine

Tableau 1.2-5. Liste des adventices devenues résistantes aux herbicides par sélection dans des cultures génétiquement modifiées (www.weedscience.org - consultation Novembre 2007)

D'un point de vue global, on peut noter que les cultures pour lesquelles on dispose potentiellement de variétés transformées étaient des cultures sur lesquelles s'exerçaient de très fortes pressions de sélection de désherbage en système conventionnel. L'utilisation de ces nouvelles variétés pouvait alors théoriquement permettre une diminution de la quantité des produits épandus. Si l'on considère strictement l'aspect "désherbage", l'utilisation d'une variété génétiquement modifiée revient en fait à utiliser un nouvel herbicide. Aussi, dans le cadre d'une agriculture où l'on cherche à maintenir des rendements importants, l'effet des variétés génétiquement modifiées sur la biodiversité peut se révéler relativement faible alors que la comparaison de cette nouvelle pratique avec des systèmes moins intensifs pourrait donner des résultats plus significatifs. La difficulté réside aussi dans le fait que les pratiques culturales accompagnant la mise en place de la culture transformée (travail du sol, date de semis...) peut aussi fortement influencer sur la flore (Heard et al., 2006). L'utilisation systématique dans la rotation de différentes cultures génétiquement modifiées permettant l'utilisation d'un ou de plusieurs herbicides non sélectifs reviendrait inévitablement à se retrouver dans une situation de mono-désherbage dont on sait qu'elle est responsable de sélection de populations de mauvaises herbes résistantes (Darmency, 1990) et donc de situations agronomiques non durables. Les principales différences résident dans la possibilité de transfert du transgène vers une adventice proche botaniquement et dans la problématique de gestion des repousses (Darmency, 2005). Seuls des suivis à long terme permettront véritablement de mesurer l'effet des cultures OGM sur la biodiversité végétale.

b) Impacts sur les arthropodes

Les programmes culturaux et particulièrement les programmes de traitements phytosanitaires, de même que, en amont, les programmes de création variétale, tiennent rarement compte des effets sur les auxiliaires zoophages, alors que de nombreux exemples montrent qu'ils affectent parfois négativement et fortement leur efficacité (Schuster & Calderon, 1986; Barbour et al., 1993; Farrar et al., 1994), au point de provoquer des pullulations de ravageurs qui ne posaient pas de problèmes auparavant (DeBach & Rosen, 1991; Van Lenteren, 1993). Les plantes transgéniques résistantes aux herbicides permettent des programmes de désherbage intensifs qui réduisent fortement la diversité des adventices dans les cultures, ce qui a aussi des répercussions négatives sur les auxiliaires floricoles à un stade ou un moment de leur cycle biologique (Heard, 2006). Les plantes transgéniques résistantes aux insectes sont susceptibles quant à elles d'interférer avec les réseaux trophiques aux très nombreuses composantes des agroécosystèmes, particulièrement avec les arthropodes non cibles et surtout les auxiliaires prédateurs ou parasitoïdes de ravageurs spécialistes, ces derniers accumulant fréquemment des composés toxiques des plantes afin d'améliorer leurs défenses contre leurs ennemis (Mendel et al., 1992; Dicke, 1999).

c) Impacts sur la faune du sol

Peu d'effets sur la faune du sol ont été constatés concernant les plantes tolérantes aux herbicides. Il est en fait généralement constaté que les autres pratiques agricoles (labours, pesticides), parfois d'ailleurs induites par l'introduction des OGM, ainsi que le contexte pédologique influencent les communautés de façon beaucoup plus importante que les OGM eux-mêmes (Bohanec et al., 2007; Debeljak et al., 2007; Griffiths et al., 2007; Krogh et al., 2007).

Aucun effet négatif significatif n'a été observé sur les conséquences liées à l'activité de ces organismes comme la décomposition de la matière organique (Cortet et al., 2006); toutefois il a parfois été constaté des différences au niveau de la qualité de la matière organique contenue dans les variétés OGM par rapport à d'autres variétés (par exemple pour les teneurs en lignines), induisant une décomposition ralentie des plantes génétiquement modifiées (Escher et al., 2000; Flores et al., 2005).

En conclusion, les études disponibles, résultant d'essais au laboratoire et d'essais sur le terrain sur le court terme, ne montrent dans la majorité des cas pas d'effets négatifs des plantes OGM sur la faune du sol. En tout état de cause, ces effets sont beaucoup plus faibles que ceux engendrés par l'utilisation de pesticides traditionnels.

d) Impacts sur les microorganismes du sol

L'utilisation de plantes génétiquement modifiées suscite de longs débats animés (Hails, 2000; Jelenic, 2003; Kowalchuk et al., 2003; Motavalli et al., 2004). Bien que les modifications génétiques concernent la plante dans sa totalité, c'est-à-dire les parties aériennes, le système racinaire et les résidus post récolte, l'évaluation du risque porte essentiellement sur les parties aériennes et beaucoup moins sur l'impact de ces OGM sur les communautés microbiennes du sol alors que certaines études apportent des éléments d'intérêt (Baumgarte & Tebbe, 2005; Bruinsma et al., 2003; Griffiths et al., 2007; Henault et al., 2006). En particulier, les premiers travaux de transformation d'organismes ont utilisé la résistance à des antibiotiques pour permettre la sélection des transformants, et la question se pose de savoir si ces gènes ne pourraient être transférés à quelques microorganismes, puis à la microflore du sol via le transfert horizontal de gènes (Devers et al., 2005) et à l'ensemble des réseaux trophiques (Jelenic, 2003; Kowalchuk et al., 2003).

La plupart des études réalisées montrent cependant l'absence d'effet secondaire significatif de la culture de plantes génétiquement modifiées sur la composition des communautés microbiennes (Devare et al., 2007; Motavalli et al., 2004; Viebahn et al., 2003). La structure de communautés de champignons serait modifiée après que des résidus de tabac modifié dans la complexité des molécules de lignine soient incorporés au sol (Henault et al., 2006). En général, les pratiques culturales constituent une perturbation importante au niveau de la composante biotique du sol et des facteurs externes tels que les variations saisonnières, le climat, l'espèce végétale cultivée et son stade phénologique sont des sources de modifications de la diversité et de la structure des communautés microbiennes plus importantes que celles détectées suite à l'introduction de plantes génétiquement modifiées, ce qui rend difficile l'évaluation de l'impact de ces plantes sur la diversité des microorganismes du sol (Baumgarte & Tebbe, 2005; Bruinsma et al., 2003; Dunfield & Germida, 2001; Viebahn et al., 2003) ou amène les auteurs à conclure à l'absence d'effet (Devare et al., 2007; Griffiths et al., 2007).

e) Impacts sur les vertébrés

Les travaux préliminaires suggèrent que l'impact des variétés génétiquement modifiées sur les vertébrés surviendrait surtout par suite des modifications des pratiques agricoles. Un certain nombre de travaux, expérimentation et modélisation, de très haut niveau ont été développés en Grande-Bretagne, sur un même modèle biologique, les betteraves OGM résistantes aux herbicides et les populations d'alouettes inféodées aux adventices de cette culture. De prime abord, cet impact serait négatif, à cause d'un désherbage plus efficace. Mais ce résultat dépend du contexte social de cette innovation : l'impact est beaucoup plus élevé si ces variétés génétiquement modifiées sont adoptées par les agriculteurs maîtrisant mal les techniques actuelles de désherbage.

Néanmoins, ces OGM pourraient avoir un effet positif s'ils étaient utilisés de manière à retarder le désherbage – tant que les adventices ne freinent pas le développement de la culture –, et ainsi fournir un habitat plus favorable aux oiseaux. En d'autres termes, par rapport aux vertébrés, le contexte socio-économique d'introduction des variétés génétiquement modifiées serait primordial, l'effet dépendant des objectifs assignés à ces variétés.

Les études de la Farm-Scale-Evaluation (FSE), programme ambitieux d'évaluation de l'impact environnemental des OGM, mené en Grande-Bretagne au début des années 2000 sur plusieurs centaines d'hectares, ont permis de faire une projection assez précise du devenir des oiseaux suite à l'introduction de ces variétés. En ce qui concerne la Grande-Bretagne, le déclin attendu des populations d'oiseaux en 2020 serait de -17% (base 100 en 1970) pour le scénario de référence. Les mesures agri-environnementales ramèneraient ce déclin à -12% (on peut noter la relativement faible efficacité des mesures actuelles), et l'utilisation d'OGM l'amènerait à -19%, soit une faible aggravation par rapport au scénario de référence (Butler et al., 2007).

Transfert de gènes vers d'autres organismes

Le problème du transfert des gènes modifiés dans et hors de l'agrosystème constitue sans doute le problème majeur posé par le développement des variétés cultivées transgéniques. Deux voies (semences et pollen) sont possibles pour la diffusion des gènes.

Les risques de transferts de gènes vers des espèces voisines ont aussi été étudiés sur différents modèles (betterave cultivée et sauvage - Cureton et al., 2006 ; colza et adventices de la famille des Brassicaceae – Darmency et al., 1998) afin de mesurer les risques de modification de la structure génétique des populations sauvages. Des bilans à grande échelle sont maintenant possibles dans les zones où l'utilisation de ces variétés est ancienne (Beckie et al., 2006). Au Canada, la persistance dans le temps et la diffusion du transgène sont maintenant clairement établies chez une adventice proche du colza (Warwick et al., 2007).

Le développement de repousses possédant un transgène (Kwon & Kim, 2001; Beckie et al., 2006) peut constituer un problème majeur d'infestation incontrôlable d'autant plus important que ces plantes peuvent au cours du temps accumuler plusieurs gènes de résistance. Pour qu'un lot d'une récolte conventionnelle soit reconnu en Europe comme exempt de cultures transgéniques, la contamination doit être inférieure au seuil de 0,9%. Or des études sur des cultures de colza conventionnel récoltées cinq ans après un colza transgénique montrent que le taux de contamination de la récolte peut être important et dépend de la variété transgénique et de la variété conventionnelle (Messéan et al., 2006). De plus, ces repousses de culture peuvent contribuer à la diffusion du ou des transgène(s) vers les populations sauvages. L'impact de ces repousses transgéniques varie suivant le type de travail du sol (Beckie et al., 2006), mais nécessite des études plus approfondies (Kwon & Kim, 2001; Andow & Zwahlen, 2006) pour pouvoir estimer leur effet sur la biodiversité (vitesse d'élimination...).

De nombreuses études similaires ont été réalisées pour évaluer les risques de diffusion des gènes vers des espèces sauvages, et les différents auteurs semblent considérer ces transferts comme inévitables avec des conséquences variables suivant les variétés cultivées considérées (Darmency et al., 1998; Chevre et al., 2003; Darmency, 2005; Cureton et al., 2006). Ces croisements rares, connus depuis longtemps (blé/égilope, colza/sanve... ; Darmency, 2005) peuvent, dans le cas des cultures génétiquement modifiées, donner des hybrides interspécifiques qui, en plus de constituer de "super mauvaises herbes", peuvent entrer en compétition avec les autres espèces sauvages et, du fait d'un avantage adaptatif très important, réduire considérablement la diversité de la communauté adventice. Mais la prédiction de tels phénomènes et leurs conséquences restent difficiles à estimer, le fait de devenir résistant à un herbicide ne conférant un avantage que dans les zones désherbées (Darmency et al., 1998; Darmency, 2005).

Globalement, la dissémination du pollen est observée sur de grandes distances (Klein et al., 2003), de l'ordre de plusieurs kilomètres, qui empêchent la possibilité de filières séparées sur une même zone.

Un travail important de **modélisation des risques** est actuellement en cours pour évaluer à long terme les risques de diffusion spatiale des gènes modifiés (Klein et al., 2003; Colbach et al., 2005; Angevin et al., sous presse), les risques de diffusion dans le paysage de repousses de plantes génétiquement modifiées (Garnier & Lecomte, 2006) et les risques de persistance liés au stock de semences (Garnier et al., 2006). Les risques directs et indirects sur la réduction de la biodiversité végétale en cas d'utilisation des variétés transgéniques (Heard et al., 2005) et la possibilité de coexistence de productions avec ou sans cultures transgéniques (Sanvido et al., 2005; Messéan et al., 2006) ont aussi été modélisés et évalués. Si la coexistence des différents systèmes semble possible dans des conditions théoriques strictes, l'utilisation des cultures transgéniques devrait néanmoins entraîner une réduction de la diversité des flores sauvages supérieure à celle des systèmes conventionnels.

1.2.2. Prairies

On distingue généralement trois types de prairies (cf. Palacio-Rabaud, 2000) : (i) les **prairies permanentes** sont des prairies naturelles ou semées depuis au moins six ans. Ce sont les plus nombreuses en France, puisqu'elles couvraient 7,4 millions d'hectares en 2006 (Agreste, Statistique Agricole Annuelle 2006 : <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/saa2008T3a.pdf>), soit les trois quarts des surfaces toujours en herbe. Environ la moitié des parcelles en prairies permanentes ont été à la fois fauchées et pâturées par des animaux, l'autre moitié exclusivement pâturées. Les principales régions d'implantation de ces prairies sont la Normandie, l'Auvergne, la Bourgogne, Rhône-Alpes et le Limousin (plus de 50% des superficies concernées); (ii) les **prairies temporaires** sont semées, depuis moins de six ans, en graminées pures ou associées à des légumineuses. Avec 2,7 millions d'hectares en 2006 (Agreste, Statistique Agricole Annuelle 2006), ces prairies représentent 20% des surfaces en herbe productives. Elles sont principalement localisées dans les Pays de la Loire, en Bretagne, Midi-Pyrénées, Poitou-Charentes, Auvergne et Limousin (environ 70% des superficies concernées). En 2006, 70% des surfaces en prairies temporaires étaient composées d'un mélange de graminées ou d'une association de graminées et de légumineuses, et 17% des surfaces étaient semées en ray-grass d'Italie. Le dactyle et la fétuque constituent en moyenne 5% des superficies des prairies temporaires ; (iii) les **prairies artificielles** sont semées en légumineuses, pures ou en mélanges (trèfle, luzerne, sainfoin, lotier...). Elles peuvent être exploitées sur une période de dix ans. Toutefois, elles ne conservent leur appellation que si elles sont toujours composées d'au moins 80% de légumineuses. Dans le cas contraire, elles sont enregistrées en prairies temporaires ou permanentes. Les prairies artificielles couvraient 372 000 hectares en 2006 (Agreste, Statistique Agricole Annuelle 2006). On les trouve essentiellement en Champagne-Ardenne, où elles sont destinées à la production de luzerne déshydratée, et en Midi-Pyrénées où elles produisent du foin ou de l'ensilage pour alimenter le bétail.

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'avoir un impact sur les différentes composantes de la diversité dans les systèmes prairiaux (figure 1.2-13.) : le pâturage, les traitements sanitaires dispensés aux animaux, le régime de fauche et la fertilisation. Les impacts individualisés de ces différents facteurs seront traités successivement dans cette section. Sont essentiellement abordées les prairies permanentes, et dans une moindre mesure les prairies temporaires, les prairies artificielles s'apparentant davantage à des systèmes de culture tels que traités dans la section précédente.

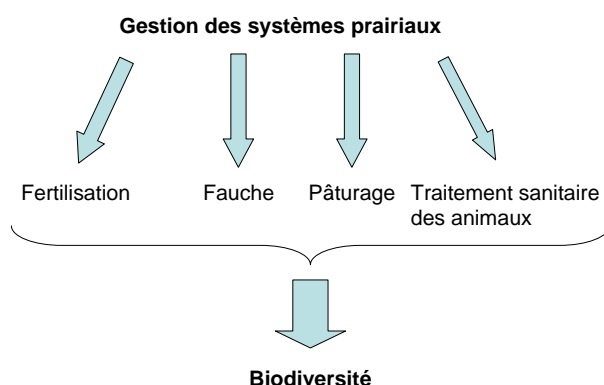


Figure 1.2-13. Les principaux facteurs de contrôles de la biodiversité dans les prairies.

1.2.2.1. Effets du pâturage

1.2.2.1.1. Généralités

Dans les écosystèmes prairiaux, le pâturage représente un processus clé qui affecte la composition et la structure des communautés végétales, fournissant par ce biais les conditions d'habitat et de ressources alimentaires pour les autres espèces d'invertébrés et de vertébrés (Van Wieren, 1998; Wallis De Vries, 1998; Suominen & Danell, 2006). Les différents processus associés au pâturage (défoliation,

piétinement, déjections, dissémination des graines, dérangement) peuvent avoir des effets positifs ou négatifs selon les organismes ou le type d'habitat. Ces processus interagissent avec d'autres facteurs liés au milieu et/ou aux caractéristiques des communautés végétales. L'ensemble des études recensées pour cette expertise a permis de synthétiser les effets du pâturage sur les plantes, les arthropodes, les microorganismes et différents groupes de vertébrés : ongulés, petits mammifères (rongeurs, chiroptères) et oiseaux.

Plusieurs facteurs complexifient la comparaison entre études. La première difficulté vient de la façon dont le pâturage est décrit. Lorsque les études comparent des prairies pâturées à des prairies non pâturées, le statut de témoin joué par les prairies non pâturées n'est pas homogène car la durée de la période sans pâturage avant le début des mesures varie entre études. L'ensemble des études rassemblent des essais contrôlés randomisés (ou pas) et des études observationnelles multi-sites (ou pas) sur le court ou long terme. En ce qui concerne les espèces très mobiles (*e.g.* oiseaux), les essais contrôlés existent en nombre plus limité que pour les insectes, car les oiseaux nécessitent des étendues plus vastes ce qui complique une manipulation expérimentale du pâturage. L'intensité du pâturage est généralement décrite par le chargement instantané (nombre d'unités animales/ha) et de façon moins fréquente par les quantités de bouse/ha/période ou encore via la hauteur du couvert végétal ou la quantité de biomasse herbacée ingérée/exportée. La plupart des études observationnelles traduisent l'intensité du pâturage par le chargement instantané sans intégrer la fréquence du pâturage, ni la période à laquelle il a lieu ou sa durée ; ceci limite la prise en compte des effets cumulés au cours du temps. Pour les différents essais contrôlés randomisés, les niveaux de pâturage sont testés sur des milieux différents en termes de fertilité ; très peu d'études donnent le taux d'utilisation de la biomasse végétale, indicateur qui serait pourtant nécessaire pour comparer les effets des niveaux de chargement dans différents milieux. L'impact du pâturage est susceptible de varier entre saisons et entre années, ce qui signifie que les caractéristiques temporelles des dispositifs de mesure sont susceptibles d'affecter les résultats. Les variables de réponse étudiées diffèrent selon les organismes. Si pour les plantes et les insectes l'abondance, la richesse spécifique, la diversité et l'équitabilité sont des indices fréquemment utilisés, ce n'est pas le cas pour les vertébrés (notamment les oiseaux), où l'abondance est le critère dominant. En effet, pour ces organismes les études au niveau communauté sont moins nombreuses que celles portant sur une ou quelques espèce(s) cible(s). Par ailleurs, les différents indices utilisés pour mesurer la richesse ou la diversité de différents taxons sont calculés selon des modalités variables, ce qui ajoute un degré supplémentaire de difficulté pour les comparaisons (Suominen & Danell, 2006).

Les effets du pâturage ont été subdivisés en deux sous-parties : la première traite de l'influence de l'intensité de pâturage (incluant les comparaisons entre situations pâturées et non pâturées) pour une espèce donnée d'herbivore ; la seconde porte sur l'effet du type d'herbivore. Les résultats sont présentés ci-dessous selon cette grille de facteurs et ce, pour les différents organismes (plantes, faune du sol, micro-organismes du sol, arthropodes, petits mammifères, ongulés, oiseaux).

D'une manière générale, les invertébrés sont sensibles à de petites variations du micro-climat de leur habitat (*i.e.* température et humidité) et sont affectés indirectement par le pâturage qui modifie les caractéristiques physiques de l'habitat via le piétinement et la fertilisation lorsque celle-ci est appliquée pour favoriser la production de biomasse pour les herbivores domestiques. Le pâturage joue également sur la micro hétérogénéité du couvert végétal, sa composition floristique et influence indirectement la composition des communautés d'insectes (Tschardt & Greiler, 1995; Suominen & Danell, 2006). Plusieurs hypothèses coexistent en ce qui concerne les mécanismes liant pâturage et communautés d'insectes. L'hypothèse de "vulnérabilité" considère que le pâturage rend les plantes plus vulnérables à l'herbivorie par les insectes et résulte en une association positive entre le pâturage et l'abondance des insectes phytophages susceptible d'accroître à son tour les espèces prédatrices et détritivores (Danell & Huss-Danell, 1985). A l'inverse, le pâturage peut augmenter les défenses des plantes, diminuant ainsi l'abondance des insectes phytophages et par voie de conséquence celle des prédateurs et détritivores. L'hypothèse "hétérogénéité des ressources ou diversité structurelle" prédit que le nombre d'espèces ou l'abondance des arthropodes suit une relation asymptotique avec l'augmentation de l'hétérogénéité de la végétation (nombre d'espèces ou hétérogénéité de la structure verticale de la végétation). L'hypothèse "trophic-level" considère qu'un pâturage intensif perturbe les associations plantes insectes et limite les possibilités de recolonisation à petite échelle.

Concernant les vertébrés, l'essentiel des études a porté sur les oiseaux et dans une moindre mesure sur les ongulés sauvages et les petits mammifères (rongeurs, chiroptères). Les mécanismes les plus étudiés pour les rongeurs correspondent à des effets indirects opérant via la modification de la structure du couvert prairial et dans une moindre mesure des effets liés à la compaction du sol. En revanche pour les oiseaux, le mécanisme le plus étudié dans la littérature concerne les modifications de structure du couvert (effets indirects) qui affectent la qualité des habitats de reproduction et des sites d'alimentation (Van Wieren, 1998; Suominen & Danell, 2006). Dans une moindre mesure, les effets directs liés au piétinement des nids des espèces à nidification hypogée ont fait l'objet de quelques études. Les différents travaux sur les effets du pâturage sur les vertébrés sont très hétérogènes en termes d'échelle temporelle, la plupart testant des effets à court terme, mais aussi en termes de variable de réponse (présence/absence, abondance principalement et dans une moindre mesure richesse, diversité).

1.2.2.1.2. Intensité du pâturage

a) Plantes

Richesse spécifique

Les impacts du pâturage sur la richesse spécifique sont extrêmement variables, pouvant aller du positif au négatif, en passant par l'absence d'effet (Olff & Ritchie, 1998; Pavlu et al., 2003; Proulx & Mazumder, 1998; Marriott et al., 2004; Cingolani et al., 2005 ; cf. Figure 1.2-14.).

Cependant, de grandes tendances semblent se dégager de la littérature. En particulier, si la richesse spécifique est généralement défavorisée par le pâturage intensif des ruminants domestiques (Olff et al., 1998; Isselstein et al., 2005), le même pâturage permet en général de préserver cette richesse par rapport à des parcelles abandonnées (Pykala, 2004). La relation entre pâturage et nombre d'espèces peut cependant être modifiée par d'autres facteurs tels que la disponibilité des ressources en eau et en nutriments (Ritchie et al., 1998; Mc Intyre et al., 2003). La ressource en nutriments est elle-même modifiée par le pâturage, constituant ainsi un effet indirect du pâturage.

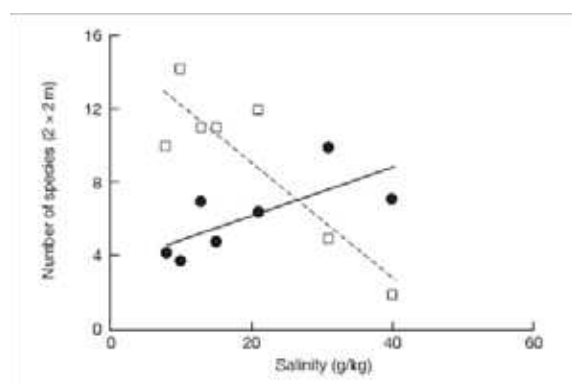


Figure 1.2-14. Les effets du pâturage sur la richesse spécifique des plantes dépendent des conditions de milieu : ici, à faible salinité, le pâturage a un effet positif sur la richesse spécifique, alors qu'à forte salinité, cet effet est négatif. Tiré de Olff & Ritchie, 1998.

Les cercles noirs (ligne pleine) et les carrés ouverts (ligne pointillée) correspondent respectivement à des parcelles non pâturées (mises en défens) et pâturées par des bovins dans des marais de l'île de Schiemonnikoog (Pays-Bas).

Les effets de la productivité des milieux et de la charge en herbivores sont pris en compte dans un modèle conceptuel général de réponse des communautés végétales à la pression de pâturage (Milchunas et al., 1988 ; Cingolani et al., 2005 : Figure 1.2-15.)¹. Le modèle complet tient également compte de l'histoire évolutive de l'herbivorie (qui implique une "co-évolution" entre le pool d'espèces et le pâturage), mais en Europe, où l'on peut considérer que l'on se trouve dans une situation continentale qui a connu une longue histoire évolutive d'herbivorie, ce dernier facteur n'est pas à prendre en compte. Ce modèle subdivise l'action des herbivores sur la diversité végétale selon la productivité des prairies :

¹ Ce modèle a été initialement développé par Milchunas et al. (1988) pour des prairies "climatiquement déterminées", par opposition à des prairies "successionnelles" ou "agricoles" ("anthropiques"), maintenues par des pratiques de gestion agricoles ou autres. Toutefois, il paraît être maintenant utilisé, au moins comme cadre de référence, pour des prairies "anthropiques" (cf. Olff & Ritchie, 1998).

- à fort niveau de ressources (productivité élevée, *i.e.* biomasse sur pied > 200 g/m², Figure 1.2-15.a), on observe une courbe de réponse unimodale ("hump-back") marquée, avec **effets négatifs sur la diversité à faible et fort niveau de pâturage** ;
- sous faible niveau de ressources (productivité faible, *i.e.* biomasse sur pied < 200 g/m², Figure 1.2-15.b), l'effet du pâturage est négatif sur la diversité seulement lorsque son intensité est forte.

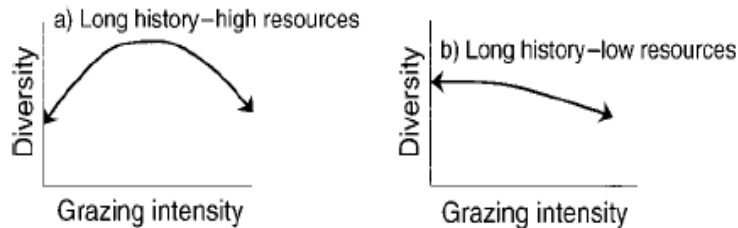


Figure 1.2-15. Réponses générales de la diversité végétale au pâturage pour (à gauche) des sites fertiles, et (droite) des sites peu fertiles, ayant tous un long historique de pâturage. D'après Cingolani et al., 2005.

Ces différents effets sont en grande partie liés aux impacts sur les espèces dominantes (graminées pérennes en particulier), et au rôle de l'exclusion compétitive (Olff & Ritchie, 1998; Marriott et al., 2004) : les fortes intensités de pâturage diminuent la diversité dans les deux types de situations car peu d'espèces peuvent maintenir un équilibre entre recrutement et mortalité dans des situations de fortes perturbations (cf. modèle de Huston, 1979, 1994) ; à l'inverse, en situation de forte productivité des milieux, un niveau intermédiaire de pâturage permet d'échapper au principe d'exclusion compétitive qui opère aux faibles niveaux de pâturage, et conduit à une réduction du nombre d'espèces.

Au-delà de ce modèle conceptuel général, il apparaît que **les échelles spatiale (du cm² au paysage) et temporelle auxquelles les études sont réalisées sont importantes pour évaluer les impacts du pâturage sur la diversité végétale** (Dorrough et al., 2007; Ritchie et al., 1998). Une tendance générale se détache plutôt pour attribuer des **effets bénéfiques au pâturage à des très petites (<10⁻¹ m²) ou de très grandes échelles, tandis qu'à l'échelle de la parcelle (10⁴ à 10⁵ m²), la richesse spécifique est réduite par l'accroissement du chargement animal**. A l'échelle de quelques cm², les modifications induites par le pâturage peuvent augmenter la diversité locale, en diminuant la compétition entre plantes et en offrant la possibilité de recrutement de nouvelles plantes. A plus large échelle, la sélection des seules plantes tolérantes au pâturage peut entraîner une baisse de la diversité (Olff & Ritchie, 1998), tandis que la création de conditions irrégulières (pâturage sélectif, déjections...) constitue une opportunité pour l'accroissement de la diversité spécifique. Ces résultats ne sont pas généralisables, et plusieurs études concluent à des effets inverses à ces différentes échelles, comme McIntyre et al. (2003) ou Balent et al. (1998) qui montrent que l'intensité du pâturage augmente la diversité intra-relevé (diversité α) et diminue la diversité inter-relevé (diversité β). Des relations existent également entre la diversité spécifique locale (à l'échelle du m²) d'une prairie permanente et celle observée à l'échelle du territoire (Fedoroff et al., 2005).

Le pâturage accroît l'hétérogénéité de la structure de la végétation (Hartnett et al., 1996; Rook et al., 2003), en fonction de la défoliation sélective par les animaux, selon les préférences des espèces animales (Amiaud et al., 1998; Putman et al., 1991). Il en résulte une végétation irrégulière où les différentes plantes ne sont pas placées dans des conditions homogènes du point de vue des ressources trophiques, nutriments et lumière en particulier. La répartition des déjections animales, voire des zones liées au comportement animal (ex. de la partition des zones de couchage, alimentation, déjection) renforce cette hétérogénéité qui est une source importante de la diversité α des prairies pâturées. Le pâturage accroît par ailleurs la diversité par l'intermédiaire du transfert des propagules (zoochorie) (Coulson et al., 2001). Différentes synthèses mettent en avant le rôle majeur du pâturage pour créer des communautés végétales hétérogènes du point de vue de leur structure et de leur composition, susceptibles d'accueillir un grand nombre d'espèces animales et végétales (Pykala, 2000; Rook and Tallowin, 2003; Rook, Dumont et al., 2004; Tallowin, Rook et al., 2005; Tallowin, Smith et al., 2005).

Les mécanismes d'action du pâturage dépendent des modalités d'action de l'animal (prélèvement, piétinement, restitutions, transport de propagules...) et de la nature de la réponse des espèces, se traduisant par des dynamiques variables de colonisation et d'extinction des espèces. L'animal maintient et accroît l'hétérogénéité du couvert mais il exerce dans le même temps une forte pression

de sélection sur les espèces (Rook et al., 2003; Garcia et al., 2003; Bakker et al., 2003). L'hétérogénéité du couvert peut être réduite ou accrue par le pâturage, mais les mécanismes sont complexes. Sur la base d'une revue de la littérature, Adler et al. (2001) ont cherché à prédire les situations dans lesquelles les herbivores augmentent l'hétérogénéité. Ils n'ont trouvé aucune relation robuste selon le type d'écosystème, sa productivité ou le type d'herbivore. En revanche, ils ont trouvé pour une échelle donnée une interaction entre le motif spatial de la végétation et le motif spatial de la pression de pâturage. Ils proposent un cadre conceptuel pour prédire les effets du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation pour lequel deux types de situations correspondent à un accroissement de l'hétérogénéité : d'une part lorsque le motif de pâturage n'est pas basé sur le motif de végétation et que l'hétérogénéité du pâturage est plus forte que l'hétérogénéité de la végétation (pâturage par patch) ; d'autre part lorsque l'hétérogénéité du pâturage et de la végétation répondent aux mêmes facteurs de structuration (*e.g.* la topographie) et que le pâturage accroît les contrastes au sein de la végétation (pâturage sélectif) (Adler, Raff et al., 2001). Toutefois, même si des exemples de pâturage sélectif ou en patch ont été mis en évidence (*e.g.* revue de Hester et al., 2006), le modèle conceptuel proposé par Adler et al. (2001) demande à être confronté à de nouveaux jeux de données empiriques.

Les études qui ont comparé différents niveaux de chargement dans les prairies humides sont intéressantes pour aborder la relation multivoque entre patron de pâturage et de végétation. En effet, dans ce type de prairies, les facteurs du milieu (eau, sel...) structurent fortement les communautés végétales qui peuvent être utilisées de façon différenciées par les herbivores induisant, pour un même niveau de chargement, des impacts assez différents selon les communautés d'une même parcelle. Ceci souligne le problème majeur qui se pose pour comparer différents niveaux d'intensité du pâturage sur la diversité des communautés végétales, notamment si la variation d'intensité du pâturage intra-parcelle est supérieure à celle inter-parcelles.

Plusieurs études ont mis en évidence des gradients d'intensité du pâturage intra parcelle qui reflètent la préférence ou l'évitement des espèces dominantes de différentes communautés. Les patrons spatiaux induits par les herbivores s'expriment à deux échelles et peuvent induire des différenciations importantes au niveau des conditions abiotiques (*via* le tassement du sol, le cycle des nutriments...) : au niveau macro (communautés végétales et pôles d'attraction dans les parcelles) et au niveau micro (défoliation sélective ou aléatoire). Berg et al. (1997) ont étudié le développement de micro-patterns de végétation, mosaïques de patches hauts ou ras de fétuque, induit par différents niveaux de chargement ovins dans des prés salés. Ils montrent qu'à court terme les micro-patterns se développent aux niveaux intermédiaires de chargement et qu'ils sont absents dans les prés non pâturés ou au contraire fortement pâturés. Ces mosaïques se créent car les ovins pâturent préférentiellement et de façon répétée dans le temps les étendues d'herbe rase dont la digestibilité est sensiblement supérieure. En revanche, à long terme (7 ans) les niveaux maximaux de diversité spatiale sont observés au plus faible niveau de chargement où les zones d'herbe rase se concentrent dans les secteurs plus hauts des parcelles sans pour autant rester stables d'une année sur l'autre en raison de l'interaction entre les processus abiotiques (précipitations et sédimentation hivernale) et le comportement spatial des herbivores. Des processus similaires ont été également mis en évidence avec des bovins sur ces mêmes milieux (Esselink et al., 2000) ainsi que dans des landes humides en Grande Bretagne, en Allemagne et aux Pays-Bas (Bakker, 1998). Cette variation spatiale du chargement difficile à appréhender dans les essais est susceptible d'avoir des effets différenciés sur la diversité des communautés (Kiehl et al., 1996). Sur la base d'une synthèse de la littérature, Hester et al. (2006) rapportent que, dans les situations où le pâturage tend à réduire la compétition entre les plantes, il est susceptible de favoriser la diversité. Cependant, lorsqu'il favorise des espèces qui sont déjà dominantes ou lorsqu'une forte intensité de pâturage est maintenue sur des périodes prolongées, ses effets sur la diversité sont négatifs car seules les plantes les plus tolérantes au pâturage peuvent persister.

Composition fonctionnelle

Dans la littérature traitant du pâturage, un premier niveau de regroupement des espèces végétales, grossier, est généralement retenu. Il reconnaît trois groupes de plantes : les espèces dont l'abondance augmente ("increasers"), diminue ("decreasers") ou n'est pas affectée ("neutral") par le pâturage (Noy-

Meir et al., 1989; McIntyre & Lavorel, 2001; Osem et al., 2004). L'objectif de l'approche fondée sur les traits est de dégager des généralités permettant de comprendre les bases fonctionnelles de ces réponses différentes.

Niveau espèces : synthèses et études multi-sites

La synthèse bibliographique de Díaz et al. (2007), portant sur 197 études conduites sur un ensemble de régions couvrant une grande partie de la planète, a montré que le pâturage favorisait (i) les espèces annuelles au détriment des espèces pérennes, (ii) les plantes de petite stature par rapport aux plantes de grande taille, (iii) les espèces au port prostré par rapport à celles ayant un port plus érigé, et (iv) les espèces stolonifères et à architecture en rosette par rapport aux espèces en touffe. Il n'a pas été montré d'effet significatif du pâturage sur la forme de croissance. Un résultat important de l'étude est que les contextes pédo-climatiques (influençant la productivité des milieux en particulier) et historiques étaient essentiels pour comprendre les réponses des traits des espèces au pâturage, ce qui confirme les synthèses de moindre ampleur réalisées avant ce travail (Pakeman, 2004; Vesk et al., 2004) ou des études multi-sites plus spécifiques (Adler et al., 2004, 2005 ; de Bello et al., 2005). Le nombre de traits qui ont pu être analysés dans la synthèse de Díaz et al. (2007) est assez faible, du fait d'une collecte hétérogène réalisée par les différents groupes de recherche, et d'un manque flagrant de méthodologie et protocoles standardisés.

Niveau espèces : études sur des systèmes particuliers

Des études portant sur des systèmes spécifiques permettent de dégager des tendances plus précises sur des traits portant sur d'autres aspects que la morphologie et le port des plantes. Le pâturage tend à favoriser des espèces : de petite taille reproductive, à reproduction précoce et à petites graines (Peco et al., 2005), et dont la structure des feuilles permet une vitesse rapide d'acquisition des ressources (forte surface spécifique des feuilles en particulier : Díaz et al., 2001; Peco et al., 2005; mais les tendances sont moins marquées dans l'étude présentée par Vesk et al., 2004). Une petite taille de feuilles (surface ou masse) est parfois associée à la résistance au pâturage (Díaz et al., 2001; Peco et al., 2005), mais pas de façon systématique (cf. Louault et al., 2005). Une approche hiérarchique fondée sur les formes de croissance (graminées/cypéracées, dicotylédones, arbustes) a été proposée par McIntyre et al. (1999) pour affiner l'étude des traits de réponse au pâturage. Une application de cette démarche a effectivement montré que les traits de réponse pouvaient être différents entre graminées pérennes et dicotylédones (McIntyre & Lavorel, 2001).

La difficulté à voir émerger des généralités tient au fait que le pâturage est un facteur très complexe, qui a des effets directs et indirects sur les communautés végétales (McIntyre et al., 1999), déjà discutés plus haut. Les impacts directs incluent les dommages aux différentes parties de la plante liés à la consommation par les herbivores et au piétinement, et les effets immédiats sur la structure physique de la communauté. Les impacts indirects incluent les modifications des propriétés du sol, du régime hydrique et de la disponibilité en éléments minéraux.

Niveau communauté

Certaines études, peu nombreuses, ont combiné l'information sur les traits des espèces à des données d'abondance ou de présence/absence de chacune des espèces dans les communautés. Cette démarche permet de décrire la réponse au facteur pâturage à l'échelle de l'ensemble de la communauté, par l'intermédiaire du calcul des "paramètres fonctionnels" des communautés (cf. Grime, 1998; Violle et al., 2007). Les tendances observées pour les moyennes pondérées des traits confirment globalement celles présentées plus haut au niveau des espèces (Cingolani et al., 2005; Louault et al., 2005; Garnier et al., 2007 ; cf. Tableau 1.2-6).

Toutefois, lorsque l'analyse est faite aux deux niveaux, les tendances sont généralement plus marquées à l'échelle des communautés qu'à celle des espèces (Cingolani et al., 2007, pour les traits foliaires), suggérant une meilleure adéquation des espèces dominantes aux conditions de milieu.

En termes de diversité fonctionnelle des communautés, la seule étude publiée à notre connaissance montre que l'impact du pâturage sur la divergence entre espèces dépend fortement des conditions climatiques locales : le pâturage diminue cette diversité sous climat humide, alors qu'il n'a aucun effet significatif sous climat sec (de Bello et al., 2006).

Traits		Data collection method	High	Medium	Low	Treatment
LL	Leaf length (mm)	V	149	169	150	n.s.
LA	Individual leaf lamina area (cm ²)	V	8.0	6.7	6.2	n.s.
LFM	Individual water saturated leaf lamina fresh mass (g)	V	0.19	0.11	0.12	(<i>p</i> <0.10)
LDM	Individual leaf lamina dry mass (g DM)	V	0.029	0.025	0.027	n.s.
SLA _F ^X	Specific leaf lamina area on an FM basis (cm ² .g ⁻¹ FM)	V	61.8	67.9	57.2	n.s.
SLA _D ^X	Specific leaf lamina area on a DM basis (cm ² .g ⁻¹ DM)	V	297	298	245	(<i>p</i> <0.10)
LDMC ^X	Leaf lamina DM content (mg-DM g ⁻¹ FM)	V	210 ^a	230 ^b	230 ^b	**
LNC	Leaf lamina N content (%)	V	3.0	3.0	3.5	n.s.
LCC	Leaf lamina C content (%)	V	41.1 ^a	39.7 ^b	42.0 ^c	*
DI	<i>In vitro</i> cellulase shoot digestibility (%)	V	76	70	70	(<i>p</i> <0.10)
NG	Number of growing leaves per shoot axis	V	1.3	1.1	1.8	n.s.
NM	Number of mature leaves per shoot axis	V	2.6	2.5	3.2	n.s.
RA	Leaf to shoot DM ratio	V	57	54	59	n.s.
VE ^X	Vegetative plant height (mm) elongated	V	288	343	306	n.s.
VH ^X	Vegetative plant height (mm) not elongated	V	317	425	334	n.s.
ME ^X	Flowering plant height (mm), highest leaf elongated	R	517 ^a	711 ^b	723 ^b	*
MH ^X	Flowering plant height (mm), highest leaf not elongated	R	455 ^a	671 ^b	684 ^b	*
IB ^X	Height of inflorescence base (mm)	R	616	863	764	(<i>p</i> <0.10)
IT ^X	Height of inflorescence top (mm)	R	721 ^a	1000 ^b	941 ^b	*
SM ^X	Seed mass (g per 100 seeds)	R	0.075 ^a	0.138 ^b	0.178 ^b	*
BE ^X	Beginning of flowering period (Julian day)	O	156 ^a	165 ^b	178 ^c	*
DU	Duration of flowering period (Days)	O	28	30	40	n.s.

Tableau 1.2-6. Valeurs moyennes pondérées de traits des espèces végétales, calculées à l'échelle de la communauté, dans des prairies de moyenne montagne du Massif Central soumises à trois niveaux d'utilisation de l'herbe : High (fort niveau), Medium (niveau intermédiaire) et Low (niveau faible). Des lettres différentes indiquent des valeurs significativement différentes entre traitements. Tiré de Louault et al. (2005).

Cette approche à l'échelle de la communauté est très prometteuse, car elle permettrait potentiellement de détecter de façon plus nette les traits de réponse au pâturage, et de tester directement les hypothèses liées à la divergence/convergence des espèces en réponse aux facteurs du milieu (cf. Grime, 2006). Il y a cependant encore trop peu d'études réalisées à cette échelle pour réellement conclure sur les effets du pâturage sur la structure fonctionnelle des communautés.

Espèces patrimoniales

L'intérêt du pâturage est à nuancer en ce qui concerne les espèces classées en liste rouge car toutes ne sont pas favorisées par le pâturage (i.e. certaines espèces de marais salés et saumâtres, et voir aussi Marriott *et al.* 2004).

Conclusion

Les synthèses internationales basées sur des comparaisons multi-sites ont montré que la relation entre intensité du pâturage et diversité végétale dépend de la productivité du milieu. Sur milieux à forte productivité, les effets sur la diversité sont négatifs à faible ou forte intensité de pâturage, alors que sur milieux à faible productivité, l'effet du pâturage est négatif à forte intensité seulement. Les variations de l'intensité du pâturage conduisent de plus à une modification des caractéristiques des espèces : le pâturage favorise les espèces annuelles, les plantes de petite stature, les espèces au port prostré et les espèces stolonifères et à architecture en rosette par rapport aux espèces en touffe. Un point important est que les contextes pédo-climatiques influençant la productivité des milieux et historiques sont essentiels pour comprendre les réponses des traits des espèces au pâturage,

Plusieurs synthèses soulignent que les effets du pâturage sur la diversité dépendent de l'échelle spatiale à laquelle la diversité est mesurée. Ceci souligne le problème majeur qui se pose pour comparer l'effet de différents niveaux d'intensité du pâturage sur les communautés végétales, notamment dans les situations où la variation d'intensité du pâturage intra-parcelle serait supérieure à celle inter-parcelles. Des synthèses récentes s'accordent à souligner le rôle positif d'une intensité modérée de pâturage sur l'hétérogénéité structurelle de la végétation et sa diversité. Toutefois la quantification des niveaux d'intensité permettant d'accroître ou de réduire l'hétérogénéité reste encore limitée.

b) Faune du sol

Une importante charge animale réduit la biomasse et la diversité des fourmis (Folgarait, 1998) et des vers de terre (Pierce, 1984). Les vers de terre présentent leurs plus fortes densités pour des charges animales intermédiaires (exemple en Irlande, moutons : 3,2 UGB/ha) (Curry, 1994). De même, le fort pâturage réduit la densité des microarthropodes (acariens, collembolés) (Bardgett & Cook, 1998 ; King & Hutchinson, 2007 : Figure 1.2-16) et d'enchytréides (Didden et al., 1997).

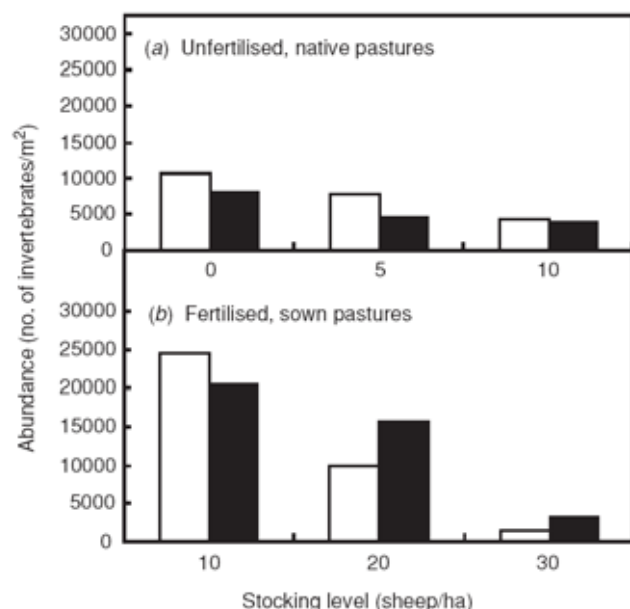


Figure 1.2-16. Abondance (en nombre par m²) de collembolés (barres blanches) et d'acariens (barres noires) dans deux types de prairies pâturées à trois niveaux de charge ovine à Armidale (New South Wales, Australie). Tiré de King et Hutchinson (2007).

La richesse et l'abondance des nématodes diminuent avec la charge animale (Mulder et al, 2005). La diversité fonctionnelle (indice de Shannon appliqué pour les différents genres de nématodes bactériovores et indépendamment aux nématodes fongivores) diminue également avec l'intensité du mode de gestion (Mulder et al, 2003 : Figure 1.2-17).

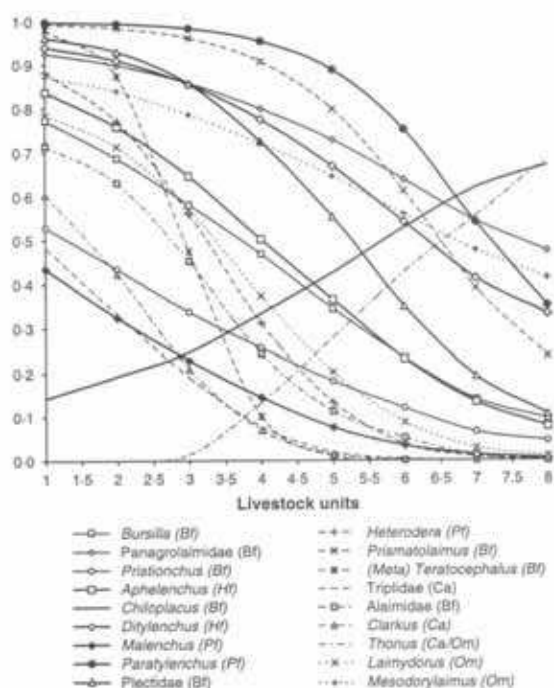


Figure 1.2-17. Simulations des effets du niveau de pâturage sur différentes espèces de nématodes ayant des régimes alimentaires différents en prairie. Les simulations montrent que nombre de taxons et l'abondance totale des nématodes diminuent avec l'augmentation de la charge animale. D'après Mudler et al., 2003.

L'axe des ordonnées correspond à un score de densité de nématodes. Les régimes alimentaires sont les suivants : Bf : bactéries (8 espèces) ; Hf : hyphes de champignons (2 espèces) ; Pf : plantes (3 espèces) ; Ca, Om : carnivores/omnivores (5 espèces).

Plus généralement, **une forte intensité de pâturage réduit la densité mais également la diversité d'une majorité d'organismes du sol** (King & Hutchinson, 2007). Toutefois, si Wardle (2006) rapporte que des études avec parcelles d'exclusion montrent le plus souvent un effet négatif des herbivores sur la diversité de la macrofaune et des microarthropodes, il signale que dans ces études, aucun effet n'est mesuré sur la diversité des nématodes du sol (un effet positif est même noté dans une étude).

c) Microorganismes du sol

D'une manière générale, le pâturage intensif affecte de manière significative la diversité des communautés microbiennes (Bardgett & McAlister, 1999; Bardgett et al., 2001; Grayston et al., 2001; Grayston et al., 2004; Marriott et al., 2004; Parfitt et al., 2005; Patra et al., 2006). Néanmoins les différentes études n'ont pas forcément le même niveau d'intégration pour évaluer le niveau de diversité affecté : certaines prennent en compte les bactéries et les champignons ainsi que le ratio champignons/bactéries, la composition de ces communautés étant déterminée par les méthodes PLFA reposant sur l'analyse des acides gras phospholipidiques caractéristiques de ces communautés (Bardgett et al., 2001; Grayston et al., 2004; Smith et al., 2008), d'autres s'intéressent à des groupes bactériens fonctionnels, et à des gènes spécifiques liés au cycle de l'azote (Patra et al., 2006). Par ailleurs, il apparaît souvent difficile de dissocier l'effet du pâturage de celui de la diversité spécifique végétale de la prairie concernée, et dans de nombreux cas une forte interaction entre ces facteurs a été mise en évidence (Patra et al., 2007; Smith et al., 2003; Smith et al., 2008). En climat atlantique, le pâturage intensif, par les bovins ou les chevaux, conduit à une hétérogénéité de la distribution de l'activité de minéralisation si la communauté végétale est de type hygrophile, alors que cela ne l'est pas le cas avec une communauté végétale de type mésophile (Rossignol et al. 2006).

L'intensification du pâturage réduit les retours de C au sol ce qui réduit l'immobilisation de l'azote par les microorganismes et stimule son utilisation par les populations bactériennes adaptées (Rossignol et al., 2006). La modification de la disponibilité en C et N dans le sol, ainsi que la nature du C entrant dans le sol, peuvent expliquer la sélection de certaines bactéries par le pâturage intensif (Grayston et al., 2001). Ainsi, le pâturage intensif, dans des prairies du centre de la France, stimule les activités des communautés bactériennes du sol mais aussi, et de façon concurrente, induit des changements dans la taille et la composition des communautés bactériennes liées au cycle de l'azote, en particulier la nitrification et la dénitrification. Les modifications de structure génétique de ces communautés bactériennes affectent aussi les hétérotrophes. L'amplitude des variations génétiques semble plus importante que celle des variations d'activité (Patra et al., 2005). Par ailleurs, tous les groupes bactériens ne répondent pas de la même manière aux facteurs de l'environnement: La structure des communautés d'eubactéries et des bactéries fixatrices libres d'azote est contrôlée par l'intensité du pâturage et des tontes, alors que la diversité des bactéries dénitrifiantes et des bactéries nitrifiantes dépend à la fois du pâturage et des espèces végétales constituant la prairie (Patra et al., 2008; Patra et al., 2006). Il faut noter également, comme le soulignent Patra et al. (2006), l'absence de corrélation entre le changement d'activité et le changement de structure génétique des communautés bactériennes. Il n'est donc pas possible de prédire l'un en fonction de l'autre.

Le pâturage intensif ou les tontes (fenaïsons) fréquentes se traduisent par une modification du rapport d'abondance entre les communautés fongiques et bactériennes (ratio champignons/bactéries : C/B) qui est favorable aux bactéries en système intensif, alors qu'il est favorable aux champignons dans un système plus extensif (Bardgett & McAlister, 1999; Bardgett et al., 2001; Donnison et al., 2000; Grayston et al., 2004). Ce ratio C/B est également plus élevé en absence d'amendements (fumier ou fertilisation minérale), indiquant que le fonctionnement biologique est alors dominé par les champignons, de même que lorsque des légumineuses entrent dans la composition floristique de la prairie, ce qui correspond à la conduite traditionnelle de la prairie mésotrophe dans le nord de l'Angleterre (Smith et al., 2008). Cette interaction plante-rapport C/B a également été mise en évidence par Graystone et al. (2004) et a conduit à suggérer que le fonctionnement du sous-sol était sous la dépendance directe de la composition floristique de la prairie (Wardle et al., 2004) ou de la combinaison diversité floristique-fertilisation (Donnison et al., 2000) ; mais selon Smith et al. (2008), cela reste une hypothèse certes probable mais qui mérite d'être testée, ce facteur n'étant pas le seul susceptible d'intervenir. Ainsi, la conversion d'une prairie sous conduite intensive (pâturages et

fenaisons) dans lequel le ratio C/B est très faible (fonctionnement biologique dominé par les bactéries du sol) en une prairie plus traditionnelle retrouvant un ratio C/B élevé a nécessité 14 ans en Angleterre (Smith et al. 2008).

d) Arthropodes

Présence/absence de pâturage

La comparaison de prairies pâturées et non pâturées pendant 14 ans a montré que le pâturage réduit le nombre d'espèces de collemboles (Petersen et al., 2004). Sur la totalité de la période, seules 3 espèces de collemboles sur 76 répondent positivement en termes d'abondance aux effets cumulés du pâturage alors que la plupart des autres espèces déclinent. En réduisant le couvert végétal et la litière, le pâturage favoriserait donc les espèces tirant profit d'une augmentation du rayonnement lumineux tout en étant adaptées au piétinement causé par le bétail. En revanche, la plupart des espèces sont défavorisées par le piétinement, la compaction du sol et les quantités plus limitées de litières caractérisant les prairies pâturées.

Intensité du pâturage

Plusieurs études dans les prairies américaines ont montré les effets positifs d'une faible intensité de pâturage sur l'abondance des arthropodes par rapport à des situations sans pâturage. En revanche, **au-delà d'un certain seuil de chargement, le pâturage a un effet négatif sur l'abondance des arthropodes** (Suominen and Danell, 2006). Pour les arthropodes épigés, ces mêmes études ont montré que leur **diversité était maximale dans les prairies modérément pâturées et la plus faible dans les prairies non pâturées**. Globalement un fort pâturage conduit à une simplification des communautés d'insectes (Swengel, 2001), néanmoins il peut s'avérer bénéfique pour les espèces fréquentant préférentiellement les couverts d'herbe rase, alors que pour d'autres espèces les niveaux maximaux d'abondance et de diversité sont atteints dans des végétations plus développées caractéristiques de prairies peu pâturées.

En Europe du nord, différentes études visant à tester les effets du pâturage dans des milieux abandonnés ont montré que des niveaux intermédiaires d'intensité de pâturage favorisent la richesse spécifique des lépidoptères et que cet effet s'accroît avec le temps écoulé depuis la réintroduction du pâturage (Poyry et al., 2004; 2005). En Allemagne, plusieurs études ont montré que l'abondance et la richesse spécifique de différents taxons (hétéroptères, coléoptères, hyménoptères et lépidoptères) augmente avec la baisse d'intensité du pâturage (Kruess & Tscharntke, 2002a; 2002b : Figure 1.2-18).

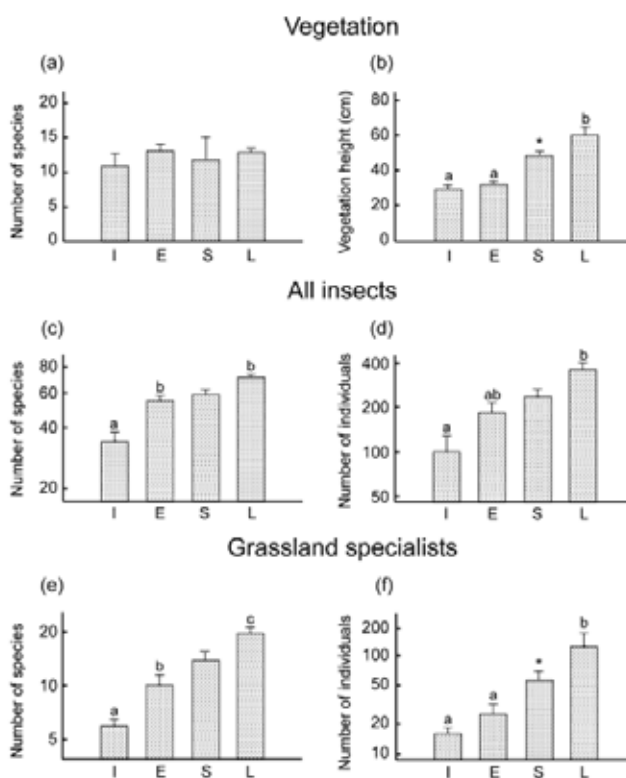


Figure 1.2-18. Diversité (a)–(b) de la végétation et (c)–(f) des insectes dans différentes prairies pâturées et non pâturées. Tiré de Kruess & Tscharntke, 2002a.

I = pâturage intensif ($5,5 \pm 1,4$ vache / ha) ;
E = pâturage extensif ($1,4 \pm 0,1$ vache / ha) ;
S = prairie non pâturée depuis 3 ans ; L = prairie non pâturée depuis au moins 5 ans.

Dans ces travaux, bien que la diversité en insectes soit 50% plus faible sur les prairies les plus intensives, aucune différence n'a été mise en évidence en termes de hauteur de la végétation, d'hétérogénéité, de richesse spécifique ou de ratio graminées/herbacées entre prairies extensives et intensives. Les différences de richesse en insectes mesurées dans ces études ne seraient donc pas attribuables aux caractéristiques du couvert végétal (hypothèse "hétérogénéité des ressources") mais s'expliqueraient plutôt par le fait que le pâturage perturberait les associations plantes/insectes en particulier pour les phytophages ("trophic-level"). A faible abondance, la persistance et la recolonisation locale seraient plus difficiles dans les milieux fortement perturbés par le pâturage. En Ecosse, dans différents types de prairies permanentes (Dennis, Young et al., 1998), un effet négatif de l'intensité du pâturage sur l'abondance et le nombre d'espèces (hémiptères, coléoptères, lépidoptères, arachnides) a été mis en évidence. Toutefois dans cette étude, la hauteur et l'hétérogénéité du couvert diffèrent selon l'intensité du pâturage et les réponses mesurées sur les insectes s'expliqueraient donc par des différences en termes de hauteur et d'hétérogénéité de la végétation à petite échelle (hypothèse "hétérogénéité structurelle").

Myrsterud et al. (2005) ont testé les effets de trois niveaux de chargement avec des ovins sur une communauté dominée par des diptères et des hémiptères dans des prairies alpines. Ils montrent que l'intensité du pâturage n'a pas d'effet sur la richesse et l'abondance quel que soit le groupe fonctionnel (phytophage, prédateur ou détritivore). En revanche, d'autres facteurs tels que la richesse spécifique et l'abondance des espèces dominantes de plantes influent positivement la richesse et l'abondance des différents groupes d'insectes. Dans les Pré-Alpes suisses, un effet positif de l'intensité du pâturage et de la fertilisation a été mis en évidence sur la richesse spécifique de carabiques (Grandchamp et al., 2005). Toutefois, on notera que les deux études précédentes conduites sur des milieux alpins analysent uniquement des effets à court terme et expérimentent des gammes limitées et faibles de chargement comparativement à celles pratiquées en Europe de l'ouest.

Le pâturage n'a pas le même effet sur les communautés de carabes selon les types de milieux et les niveaux d'intensité de pâturage testés. Dans des prairies à nard soumises à un gradient d'intensité de pâturage, la plupart des espèces de coléoptères épigées se sont révélées plus abondantes dans les prairies non pâturées ou moyennement pâturées par des ovins (Dennis et al., 1997). Seuls quelques groupes (coprophages, prédateurs) répondent positivement en termes d'abondance à l'intensité du pâturage. Dans des landes à bruyère, un fort pâturage réduit la richesse spécifique en carabes et ses effets sur l'abondance varient selon les groupes. L'intensité du pâturage favorise l'abondance des espèces de milieu ouvert et défavorise celles nécessitant des milieux ombragés (Gardner et al., 1997). De même dans le cas de différents taxons de coléoptères généralistes et spécialistes des prairies d'Europe centrale, Batary et al. (2007) ont montré des effets négatifs de l'intensité du pâturage sur la richesse spécifique de deux familles de spécialistes (chrysomèles, curculionidés). Aucun effet sur l'abondance des généralistes ou des spécialistes n'a été révélé aux différents niveaux d'intensité de pâturage. Bien que ces résultats puissent paraître en première instance contradictoires avec ceux évoqués plus haut (Kruess & Tschamntke, 2002a), il convient de souligner ici que le niveau maximal d'intensité de pâturage testé en Europe centrale (notamment sans fertilisation) reste globalement plus faible que celui pratiqué en Europe de l'ouest. En Grande-Bretagne, la comparaison de différents régimes de pâturage (ovin ou bovin à court terme et long terme) imposés expérimentalement sur des pelouses calcaires n'a mis en évidence aucun effet sur l'abondance totale des coléoptères, ni sur la richesse spécifique ou l'équitabilité du peuplement de coléoptères (Woodcock et al., 2005). En revanche, cette étude a montré que la durée du pâturage et l'espèce d'herbivore (ovin ou bovin) influencent la composition spécifique des différentes guildes et leur structure. En effet les guildes répondent de façon différenciée aux différentes composantes de la structure du couvert végétal, pour certaines une structure complexe comportant des touffes comme zone de refuge est importante (prédateurs /polyphages) alors que pour les phytophages s'alimentant directement sur la végétation, un couvert végétal diversifié et riche en herbacées est plus favorable. Il en résulte que les guildes de prédateurs et polyphages sont défavorisées par le pâturage à long terme (ovin ou bovin), mais que ce dernier agit positivement sur les phytophages probablement en raison d'un effet bénéfique sur les dicotylédones préférées par cette guildes. Dans des prairies temporaires gérées de façon intensive, Dennis et al. (2004) ont testé les effets d'une réduction du chargement et de la fertilisation sur la

diversité et l'abondance d'une communauté de coléoptères. Ils montrent que la baisse du chargement induit une augmentation de la hauteur du couvert végétal et de son hétérogénéité structurale qui favorise la diversité et l'abondance des coléoptères. Toutefois, les effets positifs d'une baisse d'intensité sur la diversité restent modestes car ces milieux accueillent 33% d'espèces en moins que des prairies semi-naturelles pâturées (Dennis et al., 1997). **Les effets bénéfiques d'une baisse d'intensité seraient donc limités par les effets de l'histoire passée des prairies** (drainage et fertilisation).

Pour certains groupes, la richesse des communautés végétales peut favoriser celle des insectes. Les effets du pâturage sur la structure et la diversité du couvert végétal sont donc susceptibles d'avoir des effets en cascades sur les invertébrés épigés (Dennis et al., 1998; Hartley et al., 2003) et rampants (Dennis et al., 1997). Le poids relatif de l'intensité du pâturage et de la structure ou composition de la végétation varie selon les taxons. Ainsi, dans des landes à bruyère, il a été montré que les sites où la diversité végétale est la plus importante ont également une richesse et une abondance supérieures en hémiptères phytophages (Hartley et al., 2003). Dans ces milieux, le pâturage agit de façon indirecte sur la composition de la communauté d'hémiptères via ses effets sur les plantules et la structure de la bruyère ainsi que sur l'équilibre de la mosaïque bruyère-graminées. De même dans le cas des araignées épigées, c'est la structure du couvert qui influence le plus la composition et la richesse de ce groupe. L'impact d'une réduction de hauteur d'herbe est plus fort sur les araignées à toile. Une diversité de hauteurs d'herbe permet donc une plus grande richesse spécifique de ces araignées (Dennis et al., 2001). Dans les prairies humides, Foote & Hornung (2005) ont testé trois niveaux d'intensité de pâturage sur l'abondance d'odonates. Ils montrent que le pâturage agit négativement sur l'abondance de ce groupe en pénalisant leur reproduction. La diversité des odonates dépend fortement de la hauteur de quelques plantes clés sur lesquelles les espèces se reproduisent et s'abritent. La structure du couvert végétal est donc un élément important pour les traits de vie de ce groupe. D'autres travaux conduits sur les papillons ont montré que la richesse spécifique est maximale dans les végétations les plus hautes correspondant aux niveaux les plus faibles de perturbation par le pâturage, cet effet est d'autant plus marqué que la durée de la période sans pâturage est importante (Poyry et al., 2006). Les réponses contrastées des spécialistes et des généralistes suggèrent que les liens entre richesse des communautés végétales et richesse en papillons sont plus forts pour les spécialistes, les types fonctionnels spécialistes de plantes hôtes au stade larvaire (monophage ou oligophage) préférant des végétations plus courtes que les généralistes (polyphages) (Poyry et al., 2006). Une diversité de régimes de pâturage, incluant notamment des zones non pâturées, est donc susceptible de favoriser une diversité de types fonctionnels.

Conclusion

Pour les arthropodes, les différentes études montrent des réponses contrastées selon les taxons mais globalement l'intensité du pâturage favorise très peu d'espèces ou groupes d'espèces. Seuls les taxons rampants nécessitant des environnements ouverts facilitant la capturabilité des proies répondent positivement à l'intensité du pâturage. L'effet négatif de l'intensité du pâturage pour les arthropodes épigés s'explique notamment par le fait que le pâturage perturbe les associations plantes insectes telle que le prédit l'hypothèse "trophic level". Dans cette situation, les persistances locales et les recolonisations à petite échelle des insectes sur les plantes sont rendues plus difficiles dans les milieux intensément pâturés.

Une mosaïque de prairies modérément pâturées imbriquées avec des prairies non pâturées durant quelques années semble être un moyen intéressant pour maintenir la diversité des arthropodes et la force des interactions trophiques nécessaires à de nombreux taxons. Il semble également souhaitable d'avoir des régimes de pâturage variés dans le temps pour générer des mosaïques de végétation structurellement hétérogènes.

Une difficulté compliquant la comparaison des différentes études est liée aux dimensions temporelles associées à la mise en place des expérimentations diminuant ou au contraire augmentant l'intensité du pâturage. La hauteur du couvert végétal et son hétérogénéité sont susceptibles de dépendre du temps écoulé depuis la mise en place d'un traitement ainsi que de l'intensité du pâturage. Ces deux éléments varient entre études et peuvent même s'avérer difficilement comparables lorsque par ailleurs

l'intensité du pâturage est appliquée sur des végétations différentes à des périodes également différentes. Une évaluation des patrons de diversité des arthropodes sur de larges gradients d'intensité et de fréquence de pâturage, incorporant explicitement dans le contrôle la durée de la période sans pâturage, permettrait d'apporter des connaissances plus génériques sur les effets de l'intensité du pâturage.

e) Petits mammifères (rongeurs et chiroptères)

Présence/absence de pâturage

Une synthèse d'études menées à long terme sur le site de New Forest en Grande-Bretagne (mosaïque complexe d'habitats combinant prairies, landes et ancienne forêt de pâturage) a montré que, comparativement à des milieux non pâturés, la présence de pâturage influe négativement sur l'abondance, la richesse spécifique et les tailles de populations de petits rongeurs (Van Wieren, 1998). Ces mêmes études ont révélé des effets négatifs sur les niveaux trophiques supérieurs affectant une large gamme de prédateurs (mammifères et oiseaux). Des effets similaires quoique moins dramatiques ont été mesurés dans les prairies américaines (Suominen & Danell, 2006 : figure 1.2-19). Ces effets négatifs s'expliquent par plusieurs hypothèses non exclusives. Il s'agit principalement des modifications dans la structure de la végétation et sa biomasse qui affectent la quantité et la qualité des plantes en tant que ressources trophiques et d'habitat. Lorsque la végétation devient plus ouverte sous l'effet du pâturage, les rongeurs sont également plus exposés à la prédation, les effets positifs du couvert comme zone de refuge étant alors atténués. Les quantités plus faibles de litière caractérisant les prairies pâturées sont également susceptibles d'être défavorables pour certains petits mammifères, de même que la compaction du sol.

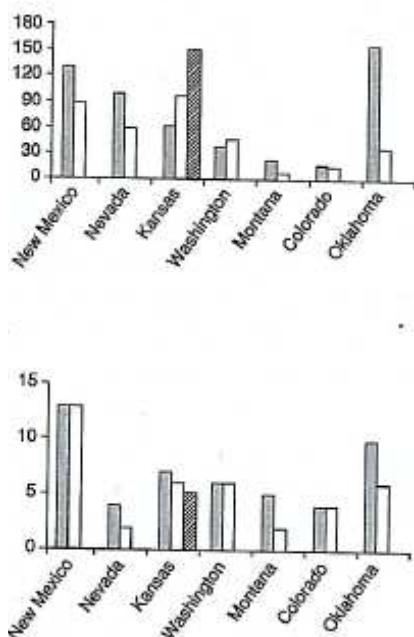


Figure 1.2-19. Abondance et richesse spécifique de communautés de petits mammifères dans les prairies américaines (d'après Suominen & Danell 2006).

Prairies non pâturées = gris ; prairies pâturées par des bovins = blanc ; prairies pâturées par des bisons = hachuré.

Intensité du pâturage

Différentes études sur des prairies humides au Danemark ont montré un effet négatif de l'intensité du pâturage sur les populations de campagnols quelle que soit l'espèce d'herbivore (ovin, bovin) (Schmidt & Olsen, 2003; Schmidt et al., 2005). Toutefois des niveaux intermédiaires de chargement ont été associés à des tailles de population identiques ou supérieures à celles mesurées dans les prairies non pâturées. Des résultats similaires ont été obtenus dans des prairies en Grande-Bretagne (Evans et al., 2006a), mais cette étude a également mis en évidence un effet positif pour le contrôle de l'abondance des campagnols d'une faible intensité de pâturage avec des ovins ou combinant ovins et bovins.

Les prairies naturelles sont des terrains de chasse prisés par de nombreuses espèces de chauves-souris qui y trouvent une nourriture abondante et accessible. Par exemple, le petit murin (*Myotis blythii*) capture préférentiellement les orthoptères qui se tiennent sur la végétation herbacée haute (Arlettaz, 1996a; Arlettaz, Perrin et al., 1997).

Conclusion

Les effets indirects du pâturage sur les petits mammifères et par voie de conséquence sur leurs prédateurs soulignent que les conséquences écologiques du pâturage ne se limitent pas uniquement à ses impacts premiers sur la végétation. Sur la base des quelques études disponibles, il apparaît des effets négatifs sur l'abondance et la richesse des communautés de rongeurs avec dans certains cas des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs. Le cas du contrôle des pullulations de campagnols montre que les niveaux d'intensité modérés peuvent permettre de limiter l'abondance des populations de rongeurs sans toutefois franchir les seuils au-delà desquels la réduction de l'abondance des petits mammifères induit des effets négatifs sur leurs prédateurs. Des compromis complexes sont à rechercher sur les intensités de pâturage selon les types de milieux.

f) Ongulés sauvages

Sur 15 études de cohabitation entre ongulés sauvages et domestiques répertoriées par Marchandea (1992), six indiquent une influence positive du pâturage par les animaux domestiques sur les ongulés sauvages, quatre une influence négative, et cinq aucune influence. Les effets négatifs semblent liés à une compétition sur la ressource alimentaire, les herbivores domestiques limitant les quantités de biomasse disponible pour les ongulés. Les effets positifs semblent résulter de la facilitation, les herbivores domestiques maintenant la végétation à un stade jeune avec une bonne valeur nutritive.

Conclusion

Les études répertoriant des situations de cohabitation dans les prairies entre herbivores domestiques et ongulés sauvages mettent en évidence aussi bien des effets positifs *via* l'amélioration de la valeur nutritive de la biomasse par le bétail, que des effets négatifs liés à la réduction de la biomasse disponible ou encore l'absence d'effet. Aucune tendance claire ne donc peut être dégagée en ce qui concerne les effets du pâturage sur les ongulés sauvages.

g) Oiseaux

Présence/absence de pâturage

Dans des prairies américaines, la comparaison de prairies peu pâturées et non pâturées a montré que l'abondance des passereaux (embérizidés, bruants) ne différait pas entre ces deux types de milieux (Gordon, 2000). Aux USA, sur un plus grand nombre d'espèces d'oiseaux prairiaux (31 espèces), aucune différence significative n'est mise en évidence entre prairie pâturées et non pâturées pour les différents descripteurs d'une communauté (abondance, richesse spécifique, indices de Simpson et Shannon-Wiener) (Moser & Witmer, 2000). Toutefois, dans cette étude, l'abondance des différentes espèces tend à être plus élevée sur les sites pâturés alors que la richesse et la diversité tendent à l'être sur les sites non pâturés. Les variables d'habitat mesurées dans cette étude n'indiquant pas de différence significative, ceci suggère que les deux modalités de pâturage testées ne correspondent probablement pas à des situations discriminantes en termes de qualité d'habitat susceptibles d'influencer l'utilisation des prairies par les oiseaux. En revanche, Gonnet (2001) montre que la richesse et les densités d'individus pour une communauté de bruants sont plus élevées sur les prairies non pâturées que sur les prairies pâturées. Ceci s'explique par le fait que ces espèces dépendent fortement de graines pour leur alimentation et que celles-ci sont plus abondantes dans les prairies non pâturées. A l'inverse, pour des passereaux s'alimentant sur des invertébrés rampants, les zones les plus pâturées concentrées autour des points d'eau et caractérisées par une uniformité du couvert végétal sont plus attractives que les zones distantes et peu utilisées par les bovins (Fontaine, Kennedy et al., 2004).

En Europe, sur des prés salés, Bos et al. (2005) ont montré que les prairies pâturées accueilleraient des densités plus importantes d'ansérinés que les prairies non pâturées car le pâturage permet de créer des zones d'herbe rase préférées par ces espèces de petits herbivores. Différentes études synthétisées par Van Wieren (1998) ont confirmé que les troupeaux d'herbivores domestiques facilitent le pâturage des petits herbivores.

En revanche, différentes études ont mis en évidence des effets négatifs du pâturage sur les traits de vie des oiseaux prairiaux. Ainsi, le pâturage influence négativement les densités de nids des anatidés et de certains limicoles, celles-ci étant jusqu'à 10 fois supérieures dans les prairies peu ou pas pâturées comparativement aux prairies plus pâturées pendant la saison de reproduction des oiseaux (Bowen and Kruse, 1993; Belanger and Picard, 1999; Lapointe et al., 2000 : Figure 1.2-20).

Ces travaux ont montré également que le succès reproducteur des anatidés est supérieur sur les sites où le pâturage est exclu pendant la saison de reproduction car la présence de bétail peut occasionner jusqu'à 33% de pertes de nids par piétinement et, en dérangeant les couples incubant, augmenter la prédation des nids (Lapointe et al., 2000). Dans les prairies non pâturées fréquentées par les anatidés, la végétation haute et dense favorise l'abri des nids, la présence plus importante de litière offre des conditions thermiques plus favorables pour l'incubation. Ces résultats suggèrent que **ce n'est pas le pâturage en soit mais bien la période à laquelle il a lieu qui est un facteur déterminant**.

Des résultats opposés ont été mis en évidence pour les limicoles. Une synthèse de différents travaux, menés essentiellement sur des prairies pâturées et non pâturées en Grande Bretagne et aux Pays Bas, indique globalement que le pâturage favorise les densités de limicoles nicheurs (Durant et al., in press). Une seule étude en Ecosse comparant des prairies pâturées à des prairies non pâturées contredit cette tendance générale (Hart et al., 2002). Sur deux années, les densités de couples de vanneaux huppés nicheurs se sont avérées négativement corrélées avec la présence de bétail dans les prairies. Bien que peu de nids soient piétinés, les prairies pâturées accueillent un nombre supérieur de nids mais avec des tailles de couvées plus petites que dans les prairies non pâturées. Les herbivores domestiques perturberaient les périodes d'incubation en dérangeant les adultes augmenteraient indirectement le risque de prédation. Si d'un côté, la présence de bétail permet de maintenir un couvert ras favorable à cette espèce, elle induirait potentiellement des effets négatifs en rendant les pontes plus exposées à la prédation. Cette étude montre cependant le problème que pose ce type de comparaison (*i.e.* présence/absence de pâturage) car la présence en soit de bétail ne prend pas en compte les variations au cours du temps dans les chargements et englobe différentes espèces d'herbivores (ovins, bovins) susceptibles d'avoir des effets différents sur la structure du couvert végétal.

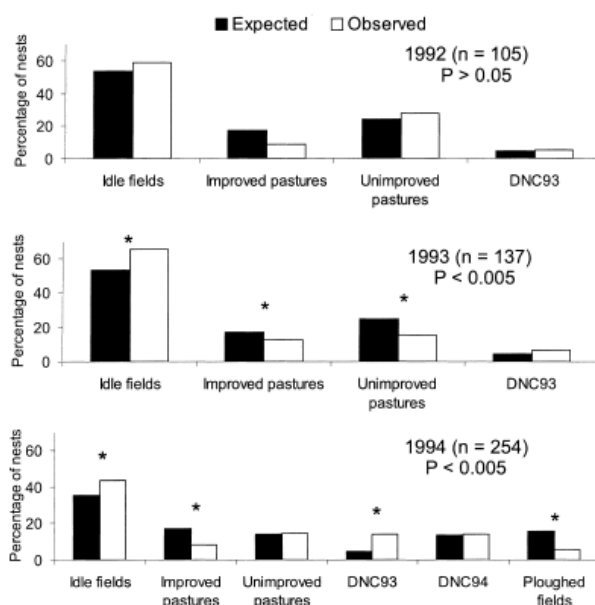


Figure 1.2-20. Pourcentage de nids d'anatidés dans six traitements : prairies inexploitées (idle field); prairies pâturées au printemps (improved pastures) ; prairies pâturées en été et automne (unimproved pastures); prairies avec amélioration de la couverture végétale pâturées en été automne seulement (DNC93-94). Tiré de Lapointe et al., 2000.

Fig. 3. Observed and expected proportion of nests in six treatments on islands at Varennes, Quebec, 1992–1994. The expected numbers were based on the proportion of the area covered by each treatment. Significant differences ($P < 0.05$) are shown with asterisks.

Intensité du pâturage

Bon nombre d'études ayant testé les effets de l'intensité du pâturage sur les oiseaux prairiaux se sont concentrées sur quelques espèces (parfois une seule), sur un nombre limité de sites, et donnent au final des résultats contrastés. Dans une étude sur 3 sites en Europe centrale, Baldi et al. (2005) ont ainsi montré que la composition des communautés d'oiseaux prairiaux (67 espèces) varie avec l'intensité du pâturage (Figure 1.2-21). **Les prairies les plus pâturées (> 1 vache / ha) sont caractérisées par une diversité supérieure et un nombre plus important d'espèces dans toutes les régions, mais ces prairies supportent de plus faibles abondances** que les prairies moins pâturées (~ 0,5 vache /ha). Toutefois un certain nombre d'espèces clés telles que la barge à queue noire, le chevalier gambette et l'alouette des champs répondent de façon contrastée aux régimes de pâturage selon les régions. Cette étude suggère qu'il n'est pas possible de définir un régime unique de pâturage pour favoriser toutes les espèces simultanément et qu'une diversité d'intensité de pâturage est nécessaire pour maintenir les communautés d'oiseaux.

Sur des parcours alpins en Norvège, un essai contrôlé a testé les effets de trois niveaux d'intensité de pâturage sur l'abondance et la diversité d'une communauté d'oiseaux prairiaux (24 espèces, la plupart insectivores) (Loe et al., 2007). Cette étude montre que les densités des différentes espèces sont supérieures dans les prairies les plus pâturées. En revanche aucune différence significative n'est mise en évidence en ce qui concerne la diversité de la communauté aviaire. Le pâturage favoriserait la capturabilité des proies comparativement à une situation sans pâturage expliquant ainsi les effets positifs du chargement sur l'abondance. Il est important de souligner ici que, s'agissant de parcours, le niveau maximal d'intensité testé dans cette étude correspond à la borne minimale d'autres essais (cf. Ecosse).

Comparison of assembly structure parameters of birds in extensively and intensively grazed paired pastures in Hungary (d.f. = 3)

	<i>t</i>	<i>p</i> ^a
Alkali region		
Species richness	-1.031	0.378
Abundance	1.264	0.295
Diversity	-1.354	0.269
Meadow region		
Species richness	-3	0.058
Abundance	3.013	0.057
Diversity	-4.689	0.018
Heves region		
Species richness	-5.196	0.014
Abundance	1.993	0.14
Diversity	-6.085	0.009

^a Significant *p*-values of the *t*-tests are in bold.

Figure 1.2-21. Comparaison de la composition des communautés d'oiseaux prairiaux de prairies extensives (~ 0,5 vache /ha) et intensives (>1 vache /ha). D'après Baldi et al., 2005.

Les seuils au-delà desquels le pâturage a des effets négatifs varient selon les types de milieux. Ainsi Belanger & Picard (1999) ont mis en évidence pour 13 espèces de passereaux des prairies québécoises qu'au delà d'un certain seuil, le pâturage agit négativement sur le nombre d'espèces et leur abondance, les prairies peu pâturées accueillant des densités d'oiseaux 6 fois plus élevées que les prairies plus pâturées. En revanche, une étude au Royaume-Uni a montré qu'**un pâturage intensif favorise les espèces s'alimentant sur les invertébrés du sol** (corvidés grivette ou étourneau, s'alimentant de vers ou larves de diptères) **mais défavorise les oiseaux granivores ou s'alimentant sur les invertébrés épigés** (Buckingham, Peach et al., 2006). Si pour le premier groupe, un fort pâturage maintenant une végétation rase facilite la visibilité des prédateurs ainsi que la mobilité et l'accès aux proies, pour le second groupe les défoliations fréquentes du couvert végétal empêchent la floraison limitant ainsi les invertébrés épigés et stoppent la production de graines réduisant ainsi les ressources alimentaires clés. Ce processus négatif de limitation de la production de graines par le pâturage a également été observé sur des prés salés avec des effets négatifs sur les populations de passereaux hivernants (Dierschke & Bairlein, 2004) et sur différentes espèces d'emberizidés (Gonnet, 2001).

Quelques travaux ont été menés sur un nombre plus limité d'espèces dans les prairies humides en France et en Grande-Bretagne. En plaine maritime picarde, Triplet et al. (1997) ont mis en évidence une relation curvilinéaire entre la densité de couples de vanneaux et le chargement en bovins, les densités les plus faibles étant observées au niveau minimal ou maximal d'intensité du pâturage. Les descripteurs du pâturage utilisés dans cette étude semblent se limiter au chargement instantané alors que la période d'étude s'étale du printemps à l'automne. Il est possible que d'autres facteurs, liés soit au pâturage (variations de chargement au cours de la saison de pâturage) soit à l'habitat, agissent également sur la densité de couples de vanneaux. Dans le marais Poitevin, Tichit et al. (2005a) ont testé la réponse de cinq espèces de limicoles à l'intensité du pâturage de printemps et d'automne. Cette étude montre que quel que soit l'espèce, les oiseaux préfèrent les parcelles dont l'intensité de pâturage au printemps est relativement faible. Ces espèces ont une sensibilité différente à l'intensité du pâturage de printemps avec un gradient représenté par le courlis (sur les parcelles les plus pâturées) et le chevalier gambette (les moins pâturées) alors que le vanneau fréquente des prairies moyennement pâturées. L'étude des effets des régimes de pâturage sur l'évolution saisonnière de la structure des prairies (hauteur, hétérogénéité) confirment ces résultats en montrant que les régimes de pâturage produisent les grands types de structures attractives pour ces espèces (Tichit, Durant et al., 2005b). En revanche, des différences entre années apparaissent au plein printemps, soulignant que la structure de l'habitat n'est pas déterminée seulement par les variables de pâturage. L'intensité du pâturage d'automne a un effet positif pour les espèces les plus précoces au printemps suivant (vanneaux migrateurs et barge à queue noire) (Tichit, Renault et al., 2005a). Des effets différés dans le temps ont également été mis en évidence en Grande Bretagne, le pâturage en été augmentant la fréquentation des prairies lors de l'hiver suivant (Buckingham et al., 2006).

Sur un grand nombre de sites en Grande-Bretagne, le déclin des densités de couples nicheurs de chevalier gambette a été évalué en relation avec l'intensité du pâturage et les variables d'habitat à dix ans d'intervalle (Norris et al., 1997; Norris et al., 1998). Quatre intensités de pâturage ont été considérées. Il apparaît que les parcelles les plus pâturées supportent les densités les plus faibles de chevaliers et pour un grand nombre de site les niveaux maximaux de densité sont observés sur les parcelles faiblement pâturées. Le pâturage n'est pas le seul facteur conditionnant les densités de chevalier, certains paramètres de l'habitat pouvant jouer un rôle non négligeable. Le déclin plus marqué des densités de chevalier sur les sites dont l'intensité du pâturage s'est accrue de façon significative suggère qu'il existe une relation entre ces deux paramètres.

Si globalement, des niveaux intermédiaires de pression de pâturage semblent pouvoir être indirectement bénéfiques aux oiseaux prairiaux via leur action sur la structure des couverts, d'autres travaux qui se sont intéressés aux effets directs du pâturage montrent qu'il n'a pas que des effets positifs. **Le piétinement par le bétail est ainsi mis en avant comme une des causes majeures de destruction des nids.** Il a été démontré aux Pays-Bas et aux USA que la probabilité de destruction de couvées par piétinement était fonction du chargement et de la durée du pâturage (Beintema & Muskens, 1987; Paine et al., 1996, 1997). Dans le cas des limicoles, le vanneau serait l'espèce la moins sensible au piétinement, en raison de sa précocité dans les dates de ponte alors que le chevalier gambette serait beaucoup plus sensible car il incube plus tardivement. Sur la base d'un modèle estimant le risque de piétinement des nids de limicoles, des préconisations pour les Pays Bas limitent le chargement entre le 1^{er} Avril et 31 Mai, alors qu'en Grande Bretagne une exclusion du bétail à cette période est recommandée.

Plus récemment des travaux se sont centrés spécifiquement sur les effets du pâturage sur les traits de vie des espèces à partir d'approches expérimentales. Ces études visent à apporter des éléments de compréhension sur les mécanismes par lesquels le pâturage est susceptible d'agir sur la démographie des espèces et donc sur le maintien des populations. Dans un essai contrôlé, Evans et al. (2005) ont testé les effets de trois niveaux de chargement ovin (0, faible, fort) sur la taille des œufs d'une espèce de passereau (pipit farlouse). Cette étude montre que l'intensité du pâturage affecte la taille des œufs. Les parcelles non pâturées et fortement pâturées contiennent des nids avec des œufs de taille plus réduite alors que les nids dont les œufs sont les plus gros se trouvent sur les parcelles faiblement pâturées. Bien qu'aucune différence significative de succès à l'envol ne soit mise en évidence dans

cette étude, ces auteurs suggèrent que la taille des œufs est susceptible d'influencer la survie des juvéniles et que ce mécanisme pourrait expliquer en partie le déclin observé chez les oiseaux prairiaux. Dans la lignée de ces travaux, Tichit et al. (2007) ont exploré, *via* un modèle théorique, les effets du pâturage sur le maintien à long terme d'une communauté composée de trois espèces d'oiseaux limicoles. Leur modèle intègre explicitement la dynamique temporelle du pâturage, son effet sur la qualité de l'habitat prairial ainsi que les effets de la qualité de l'habitat sur la survie des juvéniles. Ce modèle montre d'une part que la présence de pâturage est nécessaire pour assurer à long terme le maintien de la communauté. D'autre part il montre que le maintien de la communauté d'oiseaux résulte d'une interaction complexe entre le niveau de qualité d'habitat visé et la stratégie de pâturage mise en œuvre correspondant à différentes distributions temporelles de l'intensité du pâturage au printemps et en automne.

Conclusion

Les différentes études sur les oiseaux prairiaux suggèrent qu'un pâturage modéré est compatible avec la conservation de ces espèces. Toutefois le nombre d'études ayant examiné ces effets au niveau communauté et sur plusieurs sites sont encore en nombres limités. Les réponses contrastées (positives ou négatives) des différentes espèces suggèrent qu'il n'est pas possible de définir un régime optimal de pâturage pour favoriser toutes les espèces simultanément et qu'une diversité d'intensités de pâturage dans le temps et entre parcelles est nécessaire pour maintenir les communautés d'oiseaux. La figure 1.2-22 présente un schéma synthétisant les différents effets du pâturage sur les oiseaux à l'échelle de la parcelle. Les effets directs liés au piétinement et les effets indirects liés à la structure du couvert végétal suggèrent un compromis complexe. En effet, une certaine intensité de pâturage est nécessaire pour créer les structures d'habitat favorables à la reproduction des oiseaux, ceci est vérifié pour la plupart des prairies successioneelles d'Europe, mais lorsque le pâturage coïncide avec la période d'incubation, les seuils acceptables d'intensité limitant les risques de destruction des nids ou le dérangement sont probablement plus faibles. Ceci permet d'avancer que dans bon nombre de situations ce n'est pas le pâturage en soit mais bien la période à laquelle il a lieu qui est un facteur déterminant. Et ceci d'autant plus qu'un nombre encore limité d'études a révélé des effets différés dans le temps du pâturage et que ce n'est pas uniquement l'intensité de pâturage au moment où les oiseaux sont présents qui est déterminante. Il semble nécessaire d'affiner dans les études observationnelles la description de l'intensité du pâturage qui reste encore assez qualitative, ignorant dans certains cas des facteurs tels que la période et la durée du pâturage.

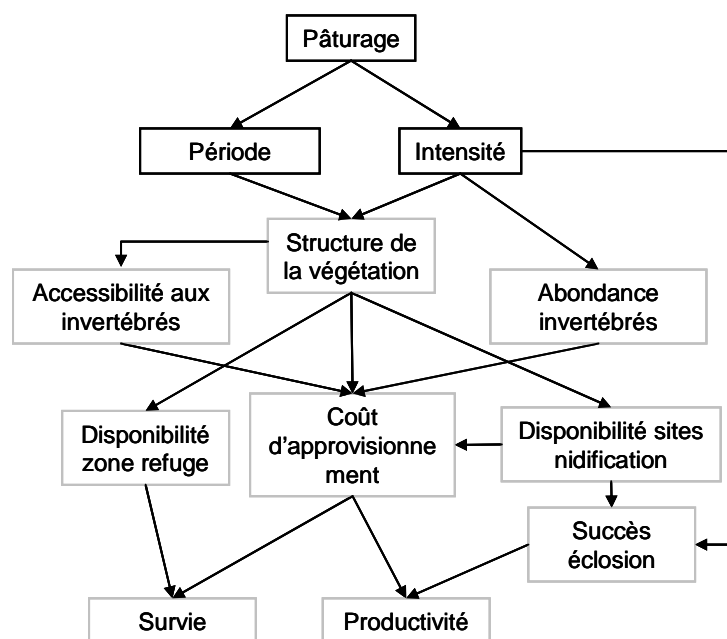


Figure 1.2-22. Effets du pâturage sur les oiseaux à l'échelle de la parcelle (adapté d'après Durant et al., in press).

1.2.2.1.3. Type d'herbivore

a) Plantes

La réponse de la richesse spécifique au pâturage est liée au niveau de productivité de la prairie (dépendante du niveau des ressources) mais également au type d'herbivore (Bakker et al., 2006). L'effet de la race animale semble cependant très faible par rapport au niveau du chargement animal (Scimone et al., 2007) et par rapport à l'espèce (Rook et al., 2004). Les effets des espèces d'herbivores sur la composition des communautés végétales dépendent de plusieurs facteurs : leur comportement alimentaire, leur efficacité digestive et leur comportement spatial en réaction notamment aux facteurs du milieu. Les études menées en Ecosse par Gordon (1989b) sur des mosaïques de végétation très diversifiées ont mis en évidence des différences importantes dans le comportement alimentaire de quatre espèces d'herbivores (cerf, bovins, caprins, poneys), ainsi qu'une saisonnalité marquée dans l'utilisation des différents types de végétations se traduisant par une augmentation de la taille des niches alimentaires au printemps puis une concentration des différents herbivores sur quelques communautés végétales en hiver. Cette saisonnalité du comportement alimentaire résulte de la variation temporelle de la quantité et de la qualité de la biomasse disponible dans les différentes communautés (Gordon, 1989a; Gordon, 1989c). Elle aboutit selon les saisons à des effets additifs ou compensatoires sur les communautés végétales. Le pâturage mixte peut être bénéfique si les espèces d'herbivores diffèrent du point de vue de leur taille, de leur efficacité digestive ou de leur modalité d'utilisation des ressources. D'autres études en Ecosse, synthétisées par Bakker (1998) ont montré une utilisation différenciée des prairies à nard entre bovins, caprins et ovins, les bovins et caprins étant beaucoup plus efficaces que les ovins pour contrôler le développement du nard et maintenir une hétérogénéité de la végétation combinant des patchs de graminées et des touffes de nard. Cette même synthèse rapporte que les effets bénéfiques d'une complémentarité dans l'utilisation de différents faciès de végétation par plusieurs espèces d'herbivores sont limités à forte intensité de pâturage. En France, dans les prairies humides atlantiques, le pâturage mixte bovins/équins montre que l'association de ces deux espèces à faible niveau de chargement génère des communautés plus riches en espèces et des couverts structurellement plus diversifiés combinant des patchs de végétation plus ou moins haute (Loucougaray et al., 2004). Le pâturage mixte favorise le développement des plantes à rosettes et des halophytes dans les communautés méso-hygrophile car ces zones sont utilisées par les deux herbivores, créant ainsi des effets additifs. L'association bovin /équin permet également de limiter le développement des espèces les plus compétitives dans les zones des communautés mésophiles délaissées par les équins (latrines) où elle conduit à un effet compensatoire.

Compte tenu du nombre limité d'études testant les effets de plusieurs espèces sur la richesse des communautés végétales, la question n'est pas totalement résolue de savoir comment et jusqu'où le pâturage mixte peut augmenter la variabilité de structure et la richesse des couverts végétaux, car deux facteurs interagissent : le chevauchement ou pas des niches alimentaires et le niveau de chargement.

b) Oiseaux

Le pâturage bovin est souvent mentionné dans les études sur les limicoles nicheurs (gilde de petits échassiers) comme étant plus favorable que le pâturage ovin (Durant et al., in press). Les différents auteurs défendant cette idée avancent que les bovins créent une plus grande hétérogénéité dans la végétation que les ovins. Buckingham et al. (2006) mentionnent également que les prairies pâturées par des bovins seraient plus favorables que celles pâturées par des ovins ou des équins pour les groupes d'oiseaux s'alimentant sur les invertébrés du sol car les bovins, *via* leur comportement alimentaire et spatial, favorisent la visibilité et l'accessibilité des proies ainsi que la mobilité des oiseaux. Ils évitent les patchs de végétation localisés autour des bouses fraîches puis les consomment ultérieurement rendant ainsi accessibles les invertébrés coprophages et vers de terre, alors que les équins localisent leur déjection dans des zones spécifiques qu'ils ne repâtent pas et dans lesquelles se développe une végétation touffue.

Il existe une seule étude ayant testé de façon expérimentale les effets de deux espèces d'herbivores domestiques dans le même type de milieu, à la même période et au même niveau de chargement, sur l'abondance d'une espèce de passereau, le pipit farlouse (Evans et al., 2006b). Cette étude montre que

les prairies en pâturage mixte (ovin-bovin) et à faible chargement accueillent des densités supérieures de pipit ; à l'inverse, les prairies fortement pâturées avec des ovins ou pas pâturées du tout sont celles sur lesquelles les densités sont les plus faibles. Ces auteurs suggèrent que le pâturage mixte favorise une plus grande hétérogénéité dans le couvert prairial qui, en augmentant l'accessibilité des proies, serait à l'origine d'un effet positif sur l'abondance des oiseaux. Toutefois, compte tenu de la rareté de ce type étude, il n'est pas possible de conclure de façon définitive sur ce sujet.

c) Conclusion

Les impacts de différentes espèces d'herbivores sur la richesse des communautés végétales montrent que des effets positifs peuvent être associés à un pâturage pluri-spécifique lorsque les herbivores ont des régimes alimentaires complémentaires et que la pression de pâturage reste à un niveau modéré. Le nombre limité de types de milieux ayant fait l'objet d'expérimentations ne permet pas de définir jusqu'où le pâturage mixte peut augmenter la variabilité de structure et de composition des couverts végétaux, car peu d'études ont examiné ces questions pour différents niveaux de chargement.

1.2.2.2. Interactions non trophiques entre animaux domestiques et animaux sauvages

La résistance aux antibiotiques semble répandue chez les rongeurs en contact avec l'agriculture, lorsque cette dernière est utilisatrice d'antibiotiques (Osterblad et al., 2001). Les conséquences en sont inconnues. Bien que ne concernant pas directement la France, rappelons le cas très spectaculaire de cet anti-inflammatoire (le diclofenac) largement utilisé pour le traitement du bétail en Inde qui, associé à la pratique traditionnelle consistant à laisser les carcasses aux charognards, a entraîné un déclin de 90% en une décennie des populations de vautours indiens (Oaks et al., 2004).

Pour des raisons évidentes de proximité phylogénétique, les interactions entre les ongulés sauvages et les ongulés domestiques sont délicates. Certaines populations fréquentent les mêmes espaces simultanément ou alternativement, avec un problème majeur : la transmission de pathogènes, qui dépasse largement la concurrence pour la ressource alimentaire. En effet le partage de l'espace (Lena, 2002) au cours de l'année (montée du bétail sur les estives dans les massifs montagneux, par exemple), au cours de la saison (utilisation différentielle des alpages pendant l'été chez le Chamois), voire de la journée (des déplacements quotidiens sont observés chez les isards confrontés à la présence de troupeaux d'ovins ; Pépin et al., 1992), imposé par certains élevages peut être remplacé par une cohabitation dans d'autres situations (cerfs pâturant au milieu des vaches en vallée d'Ouille, Pyrénées ; Verheyden, 2005), au détriment du bétail selon les éleveurs. Les études sur la transmission de maladies sont plus nombreuses (thèses vétérinaires notamment), les ongulés sauvages étant souvent perçus comme le réservoir de pathogènes (Hars & Boué et al., 2004; Rossi & Hars et al., 2006; Böhm & White et al., 2007; Gortázar & Ferroglio et al., 2007). En fait, les ongulés sauvages sont plus souvent victimes des affections portées par le bétail qu'ils contractent par contact avec les mêmes vecteurs ou par l'utilisation successive des mêmes pâturages (Pastoret et al., 1988; Gauthier et al., 1992; Artois et al., 2002; Artois, 2003; Pioz et al., 2007). Les maladies infectieuses seraient moins partagées, du fait d'agents pathogènes spécifiques, que les parasites qui peuvent être communs à plusieurs espèces de Caprini et Ovini sauvages et domestiques (Marchandeau, 1992). La transmission d'agents pathogènes est plus importante si les animaux domestiques ne sont pas parqués ou surveillés par un berger, ne sont pas des animaux laitiers et sont des petits ruminants qui divaguent plus que les bovins dans les zones escarpées (Pilar-Izquierdo & Gibert, 2004).

Le réseau SAGIR (e.g. Lamarque et al., 1999b) centralise les informations sur les mortalités constatées et assure une veille épidémiologique. Les ongulés sauvages peuvent ainsi jouer un rôle de sentinelle épidémiologique, révélant des infections non détectées dans les troupeaux domestiques (Jourdain et al., 2005). L'hybridation entre animaux sauvages et animaux domestiques est rapportée chez le Mouflon méditerranéen avec le mouton (Cugnasse et al., 1998). De tels événements sont toutefois rares, la survie des agneaux est faible et, après expertise, les éleveurs peuvent recevoir une indemnisation. Un cas d'hybridation entre Bouquetin des Alpes et chèvre domestique a été rapporté en Suisse (Giacometti et al., 2004), mais cela reste anecdotique.

1.2.2.3. Effets des traitements sanitaires

L'utilisation la plus répandue de produits pharmaceutiques dans les prairies concerne l'usage généralisé des anthelminthiques (doramectine, ivermectine, eprinomectine, moxidectine). Ces composés semi-synthétiques du groupe des avermectines sont utilisés pour lutter contre les parasites internes et externes des herbivores domestiques (nématodes et arthropodes). Les avermectines ont une faible solubilité dans l'eau, une grande affinité pour se lier aux particules organiques et une demi-vie dans le sol de plusieurs mois. Les avermectines sont excrétées dans les déjections des animaux traités, et peuvent persister dans les déjections pendant de longues périodes avec des effets contrastés sur une série d'invertébrés non visés.

a) Faune du sol

Si Yeates et al. (2007) ont mesuré des réductions de biomasse de vers de terre et densité de nématodes (-26%) 50 jours après le dépôt de déjections de moutons traités à l'ivermectine, ils n'ont mesuré aucun effet sur les autres organismes de la macrofaune (coléoptères et lépidoptères) ou de la microfaune et mésofaune (enchytréides, rotifères, tardigrades et copépodes). Dans cette même expérience, le champignon *Duddingtonia flagrans* utilisé comme anthelminthique sur le bétail n'a eu aucun effet négatif sur la faune du sol. Par ailleurs, d'autres études n'ont pas mis en évidence d'effet délétère de l'ivermectine ou de la moxidectine sur les vers de terre (Svendsen & Sommer et al., 2002a; Svendsen & Baker, 2002b; Svendsen & Gronvold et al., 2003) ou de l'ivermectine sur les nématodes (Yeates & Skipp et al., 2007).

b) Arthropodes

On suspecte ces résidus d'avoir un impact négatif sur les insectes associés aux déjections des herbivores dans les prairies (Hutton & Giller, 2003). Suite à l'utilisation systématique d'anthelminthiques, plusieurs années peuvent être nécessaires pour que les populations de coprophages se reconstituent et jouent à nouveau leur rôle de décomposeurs (Warren & Paul, 2006). Les insectes coprophages ne sont pas repoussés par des déjections de vaches ou de moutons traitées à l'ivermectine ou à l'éprinomectine (Wardhaugh & Mahon, 1991; Lumaret & Errouissi et al., 2005) mais celles-ci ont un effet important sur la mortalité des larves qui s'y développent. Les différents composés utilisables dans les produits vétérinaires n'ont pas tous le même effet. Floate et al. (2002) ont montré des effets négatifs contrastés de différents produits sur le nombre d'espèces d'insectes (doramectine > ivermectine > eprinomectine, >> moxidectine), la moxidectine étant le composé affectant le moins les assemblages d'insectes coprophages. Plusieurs synthèses (Wardhaugh & Ridsdill-Smith, 1998; Lumaret & Errouissi, 2002), portant sur les effets des traitements antiparasitaires internes et externes du bétail sur les insectes coprophages, ont montré qu'ils varient selon la formulation des produits et selon qu'ils contiennent des pyréthrinoïdes ou des organophosphorés. Un seul traitement à base d'ivermectine peut réduire l'abondance et la diversité des populations d'insectes coprophages durant les 2 à 3 mois après traitement, car les capacités de recouvrement des espèces sont limitées puisqu'elles n'ont que 2 à 3 générations par an. Les effets délétères peuvent avoir des conséquences néfastes sur les populations d'invertébrés coprophages et donc sur l'intensité et la qualité d'incorporation au sol des déjections des animaux. Par exemple, dans des bouses traitées à l'ivermectine, l'activité des insectes est réduite sur des durées variant de la semaine à plusieurs mois et le processus de dégradation des déjections est ralenti (Floate, 2006). La durée de l'effet dépend de plusieurs facteurs, notamment l'espèce et le type de produit mais aussi les conditions du milieu et de dégradation des résidus de produits vétérinaires.

c) Chiroptères

De nombreuses espèces de chiroptères exploitent les insectes coprophages (Coléoptères Scarabéidés et Géotrupidés, Diptères Anisopodidés et Scathophagidés pour les principaux) et se trouvent privées d'une ressource par le traitement antiparasitaire du bétail, en particulier avec les avermectines, lorsqu'il est effectué alors que les animaux sont au pâturage. Certaines proies, comme les *Aphodius*, seraient même indispensables à une bonne dynamique des populations de Grand rhinolophe en Angleterre, les jeunes au début de leur émancipation recherchant cette nourriture riche (Ransome, 1996).

d) Conclusion

L'effet de l'ivermectine est globalement négatif pour les coléoptères coprophages et ne semble pas avoir d'effet sur la macrofaune du sol et les vers de terre. Toutefois les impacts sur les populations d'insectes non visés ou encore sur les chiroptères et les oiseaux s'alimentant sur les coprophages n'ont pas fait l'objet d'études très poussées. De nouvelles perspectives concernant l'utilisation de plantes à composés anthelminthiques ou encore de méthodes biologiques telles que le champignon *Duddingtonia flagrans* constituent sans doute une piste d'avenir.

1.2.2.4. Effets de la fauche

Les prairies destinées à la fauche peuvent être considérées comme des prairies non pâturées lors de la phase de développement continu de la végétation (avant leur exploitation). A la différence des prairies non pâturées, la végétation y est plus homogène avant (notamment en cas de fertilisation) et après la fauche. En revanche les prairies destinées à la fauche subissent des changements d'états brusques qui dépendent de la fréquence de fauche, une prairie post fauche pouvant être vue comme résultant d'une défoliation sévère et non sélective appliquée sur une journée.

a) Plantes

Comparées aux parcelles pâturées, les parcelles fauchées présentent généralement une richesse spécifique plus importante (Fischer et al., 2002; Kruess et al, 2002 ; figure 1.2-23). Hanson et al. (2000) placent même la fauche comme le mode d'exploitation à privilégier dans un objectif de maximisation de la diversité spécifique. **L'intensification de la fauche (nombre de coupes et précocité des dates de coupe) a généralement un effet dépressif sur la richesse spécifique des plantes**, comme le montrent par exemple Zechmeister et al. (2003) ou Plantureux (1996), mais des travaux sur les prairies alpines indiquent que seule la diversité spécifique des prairies de fauche intensives est réduite, en comparaison de prairies extensives ou moyennement intensifiées (Dietschi et al, 2005).

Les effets de la fauche ont été plutôt étudiés dans les prairies d'altitude (Jefferson, 2005; Mariott et al., 2004) ou dans les prairies humides (prairies alluviales en particulier). Les résultats sur les prairies de plaine intensifiées sont plus rares, et reportés dans de nombreuses communications à des colloques (cf. notamment les colloques de l'European Grassland Federation) mais très peu dans des articles de revues référencés récents. Il faut noter que beaucoup de travaux s'intéressant à la restauration de la biodiversité étudient l'impact du régime de fauche sur la vitesse et l'ampleur de l'augmentation de la diversité spécifique (cf. Smith et al, 2003; Walker et al., 2004 : Figure 1.2-24).

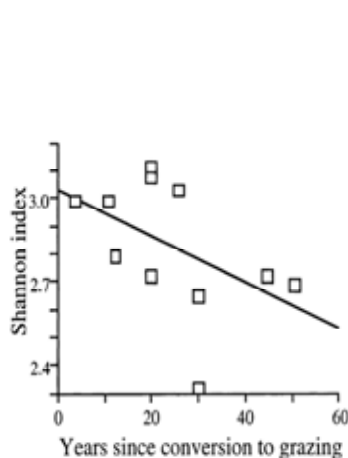


Figure 1.2-23. Relation entre la diversité de la végétation (exprimée par l'indice de Shannon) et le temps depuis la conversion de prairies de fauche traditionnelles subalpines en pâturage à faible charge bovine (tiré de Fischer & Wipf, 2002).

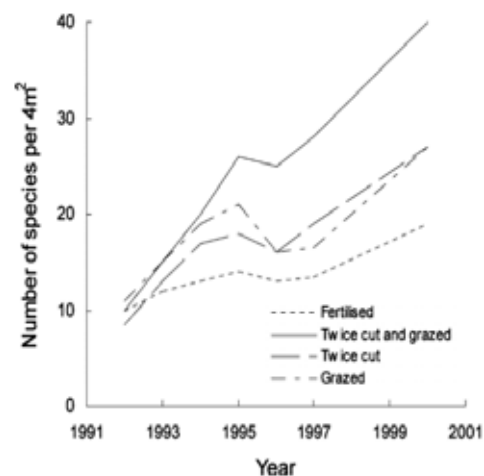


Figure 1.2-24. Changements du nombre d'espèces de plantes après arrêt de la fertilisation dans des prairies améliorées dans l'est du Pays de Galles, soumises à différents types de traitements (tiré de Walker et al., 2004).

La date de fauche constitue un élément important, une coupe trop précoce empêchant la production de semences des espèces non clonales, et une coupe trop tardive se traduisant par un couvert parfois trop fermé pour l'installation de nouvelles plantes issues de la parcelle même ou de son environnement (Smith et al, 2002). Ceci a été observé à la fois dans des conditions de recrutement "naturel" des propagules, mais aussi dans des expérimentations avec un apport artificiel de semences en vue de la restauration de la biodiversité (Bissels et al., 2006). Dans ces opérations de restauration, la fauche précoce peut créer des ouvertures dans la végétation favorables à l'installation de nouvelles espèces (désirées ou invasives) (Selinger-Looten et al, 2001). La diversité spécifique maximale est cependant observée pour des dates de fauche plutôt tardives (mi-juin – mi-juillet dans les zones européennes à climat océanique ou semi-continentale) (Critchley et al., 2007).

La fréquence (ou le nombre de coupes par an) est un facteur important, mais très corrélé aux dates de fauche qui apparaissent comme le facteur le plus déterminant. La fréquence de défoliation (fauche et pâture) peut réduire la diversité génétique des espèces prairiales (Kolliker et al, 1998).

Le passage d'un régime de pâture à un régime de fauche se traduit par des résultats divers, selon le nombre et la date des coupes, l'abandon de la fauche se traduisant toujours par une réduction de la richesse spécifique (Beltman et al., 2003; Gaisler et al, 2004; Ryser et al., 1995).

A une échelle plus large, la reconversion en fauches intégrales d'une partie des parcelles pâturées d'un territoire peut constituer une voie d'amélioration du niveau de biodiversité (Blackstock et al, 1999).

Espèces patrimoniales

Des dates de fauche précoces ont généralement un effet dépressif sur les espèces protégées (Broyer et al, 1996), car une part importante de ces espèces se reproduit par voie sexuée avec des dates de floraison et de fructification tardives.

b) Arthropodes

Plusieurs études comparant prairies fauchées et pâturées montrent des résultats contrastés selon les groupes d'insectes. Aucune différence n'a été mise en évidence entre prairies pâturées et fauchées pour la richesse spécifique, la diversité et l'abondance des lépidoptères (Saarinen & Jantunen, 2005). Cette étude montre cependant que **l'âge de la prairie et les caractéristiques de son environnement immédiat sont des facteurs plus déterminants que la gestion par la fauche ou le pâturage**, notamment parce que les sites pâturés ont moins de plantes à nectar. Ces résultats vont dans le même sens que ceux de Wallis DeVries & Raemakers (2001) montrant qu'il n'y a pas de différence de richesse spécifique pour les lépidoptères dans les prairies fauchées, pâturées ou non pâturées. En revanche, la structure et la composition de la végétation influencent l'abondance des 20 principales espèces de lépidoptères, de sorte que celle-ci est significativement plus élevée dans les prairies faiblement pâturées ou non pâturées que dans les prairies fauchées. Enfin cette étude montre que 4 espèces classées en danger semblent être favorisées par le pâturage. Lorsque les prairies pâturées ne sont pas fertilisées, elles accueillent un plus grand nombre d'individus et d'espèces de coléoptères que les prairies fauchées et fertilisées (Gudleifsson, 2005). En revanche dans les Pré-Alpes suisses, Grandchamp et al. (2005) ont mis en évidence des niveaux significativement plus élevés de richesse spécifique en carabiques dans les prés de fauche comparativement à des pâtures, ainsi que des différences de composition des communautés entre les deux types de gestion. Par ailleurs, cette étude montre une relation positive entre l'intensité du mode de gestion et la richesse spécifique en carabiques. Toutefois étant donné le type de milieu, on notera ici que les niveaux d'intensité mesurés y compris dans leur valeur maximale correspondent à une intensité plutôt faible par rapport à ce qui est pratiqué en Europe de l'ouest.

Conclusion

Si les prairies où la fauche est modérée apparaissent généralement plus riches en espèces végétales que les prairies pâturées, cette tendance ne semble pas être systématique pour les autres groupes d'organismes. Pour les insectes en particulier, un pâturage faible peut être plus favorable à la diversité

qu'un régime de fauche. La date de fauche est également un élément de gestion important : trop précoce, elle empêche la production de graines, trop tardive, elle peut entraîner une fermeture du couvert. Dans ces deux situations, la régénération des espèces est donc perturbée.

1.2.2.5. Effets de la fertilisation

Note : Cette section ne traite pas de la relation entre le niveau de fertilité des sols et la biodiversité, mais des impacts potentiels sur la biodiversité d'une élévation de ce niveau par la fertilisation minérale ou organique pratiquée par les agriculteurs dans les prairies.

La fertilisation des prairies permanentes est en France plus récente que celle des grandes cultures puisqu'elle n'a vraiment démarré que dans les années 70. En 1998, 63% des prairies françaises recevaient une fertilisation azotée minérale et 17% une fertilisation organique, avec des apports annuels moyens respectivement de 64 kg/ha et de 104 kg/ha. Le tableau 1.2-7 présente les caractéristiques générales de la fertilisation azotée dans différents types de prairies.

Tableau 1.2-7. Quatre niveaux d'intensification pour la conduite des prairies (Agreste Cahiers n°4, déc. 2000)

Niveau d'intensification	Parcelles fertilisées en azote en 1998 (%)	Dose moyenne d'azote apportée en 1998 (kg/ha)	Parcelles ne recevant jamais d'azote (%)	Nombre annuel moyen de coupes ou passages d'animaux	Rendement moyen (q/ha)
<i>Prairies temporaires</i>					
Intensif	91	130	5	3,9	91
Semi-intensif	87	97	10	3,3	79
Modéré	78	72	17	3,3	72
Extensif	58	41	32	2,9	76
<i>Prairies permanentes</i>					
Intensif	82	91	14	3,3	69
Semi-intensif	68	75	21	2,6	59
Modéré	61	56	24	2,9	55
Extensif	46	51	44	2,5	50

Source : AGRESTE - Enquête prairies 1998

Les effets les plus étudiés de la fertilisation sur la biodiversité des prairies permanentes concernent la flore (végétaux supérieurs). Comme pour les grandes cultures, c'est la fertilisation minérale azotée dont les impacts sont les mieux connus. Il convient de noter que de nombreux travaux récents (dernière décennie) se sont intéressés aux effets d'une réduction de la fertilisation, dans une perspective de restauration de la biodiversité.

Dans le cas des prairies temporaires, les effets de la fertilisation sur la biodiversité correspondent à une situation intermédiaire entre les cultures annuelles et les prairies permanentes, en fonction de la nature du couvert (prairie monospécifique ou mélange associant jusqu'à 10 ou 15 espèces) et la durée de la prairie temporaire (de quelques mois à 5 ou 6 ans).

a) Plantes

Ensemble des espèces

Des essais historiques, des réponses globales identifiées mais encore peu précises pour la gestion de la fertilisation

Les premiers essais agronomiques conduits sur prairie (mi-XIX^e et XX^e siècle) ont porté sur les effets de la fertilisation sur la composition botanique, la structure de la végétation et la production de biomasse, ce qui permet d'une part de disposer d'un corpus de résultats important (orienté vers la biodiversité depuis seulement les années 90), mais aussi d'évaluer les effets à long terme des pratiques de fertilisation. Dans la grande majorité de ces essais (Berendse et al., 1992; Hecjman et al., 2007;

Hopkins et al., 2006; Schellberg et al., 1999), **l'accroissement des apports de N, P et K s'est traduit par i) une diminution de la richesse spécifique**, avec une régression ou une disparition des espèces non adaptées à des niveaux de disponibilité des ressources élevés, et ii) une augmentation de la biomasse et de la valeur nutritive du fourrage produit. Les effets sur l'équitabilité sont plus variables. Des synthèses récentes ont été réalisées par Crawley et al. (2005) et Silvertown et al. (2006) sur le site expérimental historique de Park Grass suivi depuis 1856 à Rothamsted (UK), qui combine l'effet de plusieurs fertilisants : azote, phosphore, potassium, magnésium, sodium et apports de chaux. Ce travail confirme un effet important de la fertilisation sur la richesse spécifique (Figure 1.2-25), avec des compositions botaniques très différentes selon les niveaux et les types de fertilisation.

Cet essai traduit aussi la tendance générale d'un effet positif de l'intensification de la fertilisation sur la production des prairies, et d'un effet négatif sur leur richesse spécifique d'autre part (Isselstein et al., 2005; Plantureux et al., 2005). Cette conclusion est en opposition apparente avec des travaux conduits dans des expériences de manipulation de la biodiversité (comparaison de peuplements herbacés semés avec des nombres croissants d'espèces) qui concluent à une augmentation de la production avec celle de la biodiversité (Tilman et al., 2001; Hector et al., 2007 ; voir aussi les chapitres 1 et 3). En réalité, deux éléments essentiels doivent être pris en compte pour éviter les interprétations abusives et les contradictions apparentes : 1) la différence importante entre les conditions expérimentales (d'une part expériences contrôlées, espèces semées, peuplements jeunes et d'autre part couverts prairiaux complexes et anciens, forte richesse spécifique), 2) le fait que les comparaisons de richesses de prairies permanentes en conditions naturelles ne se font pas à niveau de fertilité équivalent.

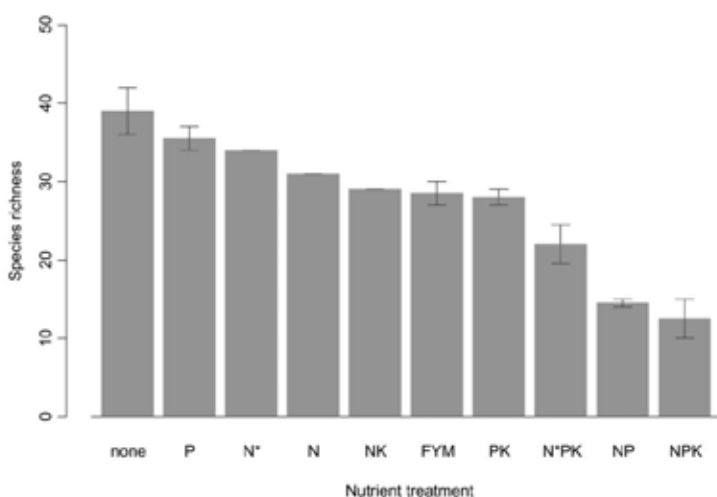


Figure 1.2-25. Nombre d'espèces végétales par parcelle en fonction des apports de fertilisants dans les parcelles de prairies de "Park Grass Experiment", à Rothamsted (Angleterre). Tiré de Crawley *et al.* (2005).

Les traitements sont les suivants : none : pas d'apport d'engrais ; P : apport de phosphore seul ; N* : apport d'azote sous forme de nitrate de sodium ; N : apport d'azote sous forme de sulfate d'ammonium ; NK : apport d'azote (sulfate d'ammonium) et de potassium ; FYM : apport de fumier ; PK : apport de phosphore et de potassium ; N*PK : apport des trois éléments majeurs (azote sous forme de nitrate de sodium) ; NP : apport de sulfate d'ammonium et de phosphore ; NPK : apport des trois éléments majeurs (azote sous forme de sulfate d'ammonium).

Bien que la littérature soit plus rare sur le sujet de la diversité génétique des prairies, il est probable qu'une même relation existe à ce niveau de biodiversité, compte tenu des corrélations entre diversité spécifique et génétique (Vellend et al., 2005).

D'un point de vue général, la question de l'incidence de la fertilisation sur la biodiversité a été traitée dans des dispositifs expérimentaux avec un seul, ou plus rarement, deux ou trois éléments étudiés, souvent sous forme d'apports d'engrais chimiques et dans des essais conduits en rythme de fauche. Ce régime de fauche prolongé induit des évolutions indépendantes de la fertilisation qui relativisent la portée des résultats de ces essais, alors que la grande majorité des prairies permanentes françaises est pâturée (exclusivement ou en mode mixte fauche-pâturage). L'autre source d'informations provient d'enquêtes sur des réseaux de parcelles, avec des estimations moins précises des apports et des interactions fortes avec le milieu et les autres pratiques. Depuis 30 ans, les relations entre la fertilisation et la biodiversité sont aussi étudiées au travers des expériences d'extensification qui évaluent l'impact d'une diminution ou d'un arrêt de fertilisation (ainsi que d'autres facteurs) sur la biodiversité et la production des prairies (Mariott et al., 2004). Ces travaux s'intéressent tout particulièrement à l'évolution de la fertilité du sol qui apparaît comme un élément clé dans la réussite

de la restauration de la biodiversité. Sous réserve de cette diminution de la fertilité du sol (et de la présence d'un potentiel de propagules suffisant), **des accroissements de richesse spécifique ont été observés après arrêt ou forte réduction de la fertilisation** (Jeangros, 2002; Willems et al., 1992). Dans d'autres cas, aucune amélioration de la biodiversité n'est observée (Koch, 1996).

Même si ce point a été encore peu étudié, il est certain que les dépôts atmosphériques (azote, soufre...) peuvent jouer un rôle (Berlin et al., 2000; Bobbink et al., 1998). On observe en effet dans certaines études une influence d'apports d'engrais sur la richesse spécifique pour des quantités de l'ordre de 10 à 20 kg/ha/an, ce qui est de l'ordre de grandeur de dépôts atmosphériques d'azote. Des stratégies de gestion peuvent être mises en place pour "contrecarrer" cet effet négatif des dépôts sur la biodiversité (disparition d'espèces rares), comme l'accroissement du nombre de fauches et donc du prélèvement de biomasse (Wamelink et al., 2005).

Si les tendances générales ont été bien décrites, et désormais étayées par des apports théoriques (traits des espèces et composition fonctionnelle des communautés - voir plus bas), il reste encore très délicat de justifier scientifiquement les seuils que réclament les gestionnaires pour la mise en œuvre de politiques agri-environnementales. **Il apparaît ainsi injustifié sur le plan scientifique d'imposer des seuils maximaux de fertilisation uniformes sans tenir compte des types de végétation et des contextes pédoclimatiques locaux.**

Effets de la fertilisation et mécanismes

La fertilisation modifie de manière variable (en intensité et en temps de réaction) la fertilité des sols prairiaux et la disponibilité des éléments nutritifs pour les espèces végétales. Ceci explique des effets sur la biodiversité extrêmement variés des accroissements ou des arrêts de fertilisation (étudiés notamment dans les essais de restauration de la biodiversité).

La fertilisation tend à amener les communautés végétales vers des états typiques des milieux fertiles, où quelques espèces peu nombreuses et à croissance rapide, compétitives vis-à-vis de la lumière et de l'eau (stratégie de capture des ressources), éliminent les espèces moins compétitives (stratégie de conservation des ressources). Parmi ces espèces se trouvent notamment des graminées à croissance rapide et des espèces rudérales. La compétition est donc considérée comme le moteur de la diminution du nombre d'espèces avec l'accroissement de la fertilisation (Lavorel et al., 2004; Rajaniemi et al., 2002). A l'opposé, des conditions de sol très pauvres sélectionnent un nombre réduit d'espèces adaptées à ces conditions. On observe alors souvent une **richesse maximale dans des situations de fertilité intermédiaire**, confirmant l'hypothèse du "hump-back model" (Al Mufti et al., 1977; Grime, 1979; Gross et al., 2005). Cette relation a été retrouvée dans de nombreuses études (Wheeler et al., 1991; Wilson et al., 1990; Zeichmeister et al., 2003), mais pas systématiquement. Elle permet même de proposer des fertilisations faibles (inférieures à 15 kg/ha K ou P) pour accroître la richesse spécifique de certains types de prairies (Briemle, 2006). De même, un accroissement faible d'éléments tels que le magnésium ou le potassium peut favoriser la biodiversité (Mc Crea et al., 2004).

La plupart des études conduites en situations de prairies moyennement ou très intensives concluent malgré tout à une réduction de la diversité spécifique végétale par l'accroissement de la fertilisation et/ou du niveau de fertilité (Myklestad et al., 2004; Sammul et al., 2003; White et al., 2004 ; Tableau 1.2-8), voire à une réduction de la diversité génétique (Kolliker et al., 1998; Prentice et al., 2000).

La plupart des apports de fertilisants accroissent de manière homogène la fertilité du sol, mais la fertilisation organique et les restitutions animales peuvent créer des hétérogénéités potentiellement favorables à la diversité (théorie de la coexistence). En fait, l'accroissement moyen de la fertilité semble plus important que la création de l'hétérogénéité, réduisant finalement la richesse spécifique (Reynolds et al., 2007), malgré des croissances et développements différenciés (Maestre et al., 2006). Peu d'expériences ont testé l'hypothèse selon laquelle des perturbations régulières, liées aux apports d'engrais et aux fluctuations de fertilité qu'ils provoquent, accroîtraient la biodiversité. Les travaux de Walker et al. (2005) semblent plutôt démontrer l'absence de cet effet.

Types of management investigated

Management type	Artificial fertilizer	Number of species	N	P	K	Age (years)	Area (ha)
A: Traditional meadows (<i>n</i> = 21)	None, small amounts of dung only	37–139	0–7.4	0–5.6	0–21.5	50–>120	0.03–2.74
B: Lightly art. fert. meadows (<i>n</i> = 30)	Little or none	26–107	0–21.9	0–9	0–40	26–120	0.05–2.0
C: Moderately art. fert. meadows (<i>n</i> = 22)	Moderate amounts	32–89	25–109	0–73	0–250	29–100	0.1–1.91
D: Intensively cultivated grasslands (<i>n</i> = 28)	High levels of artificial fertilizer or slurry	8–44	21–332	6–60	19–479	<10 years	0.08–5.1
E: Afforested grasslands (<i>n</i> = 29)	None	34–122	Unknown	Unknown	Unknown	Unknown	0.05–3.81

The number of sites sampled for each management type is given in brackets. Number of species recorded, estimated amounts of fertilizer applied (kg/ha) from artificial fertilizer or dung, age (number of years since last ploughed) and size of the sites sampled.

Art. fert. = artificially fertilized.

Tableau 1.2-8. Effet de différents types et niveaux de fertilisation sur la richesse spécifique de plantes dans 130 prairies situées dans l'ouest de la Norvège. Tiré de Myklestad et Stætersdal (2004).

Les interactions entre éléments minéraux et organiques doivent être pris en compte pour analyser les effets de la fertilité sur la biodiversité. Ceci s'appuie notamment sur la "resource balance hypothesis" qui a été notamment démontrée sur des couples d'éléments comme l'azote et le phosphore (Braakhekke et al., 1999). Ainsi, l'analyse de la Rengen Grassland Experiment conduite depuis 65 ans en Allemagne (Hecjman et al., 2007) montre que les effets de l'azote sur la diminution du nombre d'espèces n'apparaissent qu'en l'absence d'apports de phosphore.

Les effets de l'azote sont les plus étudiés et donc les plus connus. Dans une étude sur 117 prairies allemandes, Klimek et al. (2007) (Figure 1.2-26) considèrent la suppression de la fertilisation azotée comme le plus puissant moyen de recouvrer la biodiversité dans des prairies préalablement gérées de manière intensive, avant les autres pratiques de gestion et les facteurs extra-parcellaires.

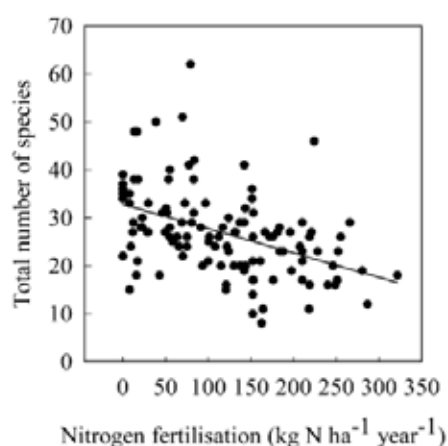


Figure 1.2-26. Relation entre le nombre total d'espèces végétales dans des cercles de 2 m de diamètre et le niveau de fertilisation azotée pour 117 prairies permanentes en Allemagne (tiré de Klimek et al., 2007).

L'impact de l'azote peut être direct en accroissant la fertilité du sol, ce qui sélectionne les seules espèces à haute valeur compétitrice, aboutissant à une moindre richesse spécifique. Ces effets ont été montrés dans de nombreuses études et dans des milieux variés, même pour des niveaux d'apports faibles, de l'ordre de 30 kg N /ha (Broyer et al, 1995; Elisseou et al., 1995; Grynia et al, 2001; Joyce, 2001; Klimes, 2000; Marini et al., 2007; Marrs, 1992; Mountford et al., 1996; Piper et al., 2005; Plantureux et al., 1995; Tallowin et al., 1994; Tallowin et al, 1996). L'azote peut aussi agir indirectement, comme l'ont montré Foster et al. (1998) qui attribuent une réduction de la biodiversité à l'accumulation de litière, elle-même entraînée par l'accroissement de la fertilisation azotée, et qui empêche le recrutement de nouvelles plantes.

L'influence du phosphore ou du potassium est par contre un peu moins étudié, mais plusieurs auteurs (Janssens et al., 1998; Plantureux et al., 1998) ont montré des effets négatifs des teneurs en P et K du sol sur la diversité spécifique, en précisant des seuils critiques. Janssens et al. (1998) ont montré, sur la base d'une analyse de la diversité spécifique et de l'analyse chimique du sol de 281 prairies en Europe, que P et K sont plus déterminants pour la biodiversité que le pH, Ca, et la teneur en matière organique.

Plusieurs travaux convergent pour attribuer au phosphore un rôle prépondérant dans la richesse spécifique des prairies (Hecjman et al., 2007; Marini et al., 2007; Wellstein et al., 2007). La réduction de la fertilité phosphorique par une forte fertilisation NK (Pywell et al., 2007) ou par des chélatants du phosphore a même été testée pour accélérer le retour à une forte diversité spécifique, avec des résultats contradictoires selon les études. Contrairement à la fertilisation azotée dont les effets sur la richesse spécifique sont perçus à court terme, les effets du phosphore (dont la majeure partie est sous forme organique et très liée à la fraction minérale du sol) se manifestent sur des pas de temps très longs (Lorenzo et al., 2007).

Les travaux sur les effets du chaulage sont très peu nombreux, et il est donc difficile de se faire une idée définitive des effets de ces amendements. Des modifications de flore sont constatées, et certains auteurs concluent à un effet négatif sur la biodiversité (Schechtner, 1993). Une grande partie des effets de la chaux peuvent être attribués à l'amélioration de fertilité azotée et phosphorique induite par le chaulage, plus qu'à l'amélioration du pH (Fabre et al., 2006).

La question de l'effet de la fertilisation organique sur la diversité végétale est encore plus aiguë, compte tenu de son usage très courant et de son utilisation exclusive dans le cas des systèmes d'agriculture biologique. Les publications scientifiques dans des revues sont extrêmement rares sur ce sujet, et l'essentiel des résultats provient d'études ponctuelles peu diffusées. Des travaux sur l'effet comparé de fertilisations minérales et organiques sur des bordures de champ (assimilables sur certains points à des prairies) permettent de différencier les effets de ces deux sources d'éléments nutritifs sur la biodiversité (Jones et al., 1997). Ces auteurs montrent que l'apport de fertilisation organique entraîne des richesses spécifiques plus importantes que la fertilisation minérale dans ces conditions, sans toutefois différencier les effets trophiques (apports d'éléments nutritifs) des effets liés à l'apport de semences.

Composition fonctionnelle

La relation entre fertilité des habitats et caractéristiques fonctionnelles des végétaux est l'une des plus étudiées et des mieux documentées : voir les revues de Grime (1979, 2001), Chapin (1980, 1993), Garnier & Aronson (1998), Aerts & Chapin (2000), Poorter & Garnier (2007), et les articles clés de Berendse & Aerts (1987), Reich et al. (1992) et Wright et al. (2004).

Parmi les différences les plus marquées, on retiendra que, comparées aux espèces de milieux fertiles, les espèces de milieux infertiles ont généralement :

- une stature plus modeste (plus faibles hauteur et encombrement latéral) ;
- une allocation à la fonction d'absorption des éléments minéraux plus importante : ceci se traduit soit par une allocation proportionnelle de biomasse plus élevée aux racines, soit par une augmentation de la longueur spécifique des racines (rapport entre longueur et masse), permettant, pour une biomasse donnée, d'augmenter la surface d'échange avec le sol ;
- des associations mycorhiziennes développées, notamment en relation avec l'absorption des ions peu mobiles dans le sol, tels que le phosphore ;
- une vitesse relative de croissance potentielle (mesurée au laboratoire en conditions non limitantes) plus faible ;
- des traits foliaires (et racinaires, beaucoup moins étudiés) leur permettant une meilleure conservation des ressources acquises. Un "syndrome de traits" caractérise cette conservation des ressources efficace : faibles capacités d'acquisition des ressources (vitesse réduite de photosynthèse liée à une faible teneur en éléments minéraux, forte densité des tissus, faible surface spécifique des feuilles), faible respiration, faible turn-over des organes (*i.e.* durée de vie élevée des feuilles et des racines) ; par contre, l'efficacité de la résorption des éléments minéraux au moment de la sénescence des feuilles ne semble pas jouer de rôle important pour ce processus.

Espèces patrimoniales

Les espèces à forte valeur patrimoniale ne font pas partie des espèces fortement compétitives favorisées par la fertilisation, et on note ainsi leur régression ou leur disparition dans les prairies

fertilisées (Grevilliot et al., 1998; Mc Crea et al., 2004; Schnizer et al., 1998), mais également dans certaines conditions édaphiques comme un pH faible (Roem et al., 2000). En calculant un indice moyen de rareté des espèces par prairie, Janssens et al. (1998) montrent un effet très négatif de la teneur en phosphore du sol sur cet indice.

b) Faune du sol

En prairie, la fertilisation induit le plus souvent une diversité végétale réduite ce qui conduit à des résidus organiques moins diversifiés réduisant le nombre de niches pour les espèces d'enchytréides, conduisant à une réduction de la richesse spécifique de ces organismes (Didden et Römke, 2001). De même, sous prairie, et en présence de forte pression de pâturage, la richesse spécifique des microarthropodes tend à diminuer comparativement à une gestion moins intensive et utilisant moins d'intrants (Bardgett et Cook, 1998). La richesse spécifique en microarthropodes du sol (acariens et collemboles) décroît des forêts "anciennes / naturelles" aux prairies à faibles apports d'intrants (50 kg N/ha/an) jusqu'aux prairies à forts apports d'intrants (400 kg N/ha/an) (Siepel, 1996).

L'apport d'un amendement calcique indépendamment ou simultanément à la fertilisation minérale azotée sous prairies est en général favorable aux organismes du sol (Murray et al., 2006; Grieve et al., 2005; Cole et al., 2005). Dans la prairie écossaise de Sourhope, différentes études ont montré que ces amendements affectent la structure des communautés de vers et d'enchytréides ; les effets sur la diversité des microarthropodes (acariens et collemboles) sont plus subtils et difficiles à cerner (Cole et al., 2006).

c) Microorganismes du sol

En ce qui concerne l'impact de la fertilisation en prairie sur la biodiversité microbienne, on retrouve des informations rejoignant les conclusions relatives aux grandes cultures. La fertilisation minérale peut avoir un effet direct plus limité que la fertilisation organique en stimulant la croissance des plantes et donc la production de rhizodépôts et de résidus végétaux favorables aux activités microbiennes, mais elle a aussi un effet délétère en acidifiant le sol (fertilisation azotée notamment) au détriment de certaines populations microbiennes (Bunemann et al., 2006; Fliessbach et al., 2007). A l'inverse, au sein des bactéries du groupe des nitrifiants dont les *Nitrosospora*, certaines populations seraient positivement sensibles à cette fertilisation azotée et leur activité oxydante de l'ammonium serait stimulée (Avrhami & Conrad, 2003) comme cela a pu être constaté en sol cultivé (Chu et al., 2007b). Il apparaît que la biomasse déterminée par la méthode classique de fumigation, de même que l'estimation des biomasses fongique et bactérienne par le biais de l'analyse des PLFA (Phospholipids Fatty Acids), sont plus élevées en prairie non fertilisée qu'en prairie fertilisée. Par ailleurs, le rapport champignons/bactéries est en général plus faible en prairie fertilisée (Bardgett & McAlister, 1999) car la biomasse et la diversité taxonomique des champignons sont significativement réduites en conduite intensive (incluant la fertilisation) des prairies, même si les groupes fonctionnels dont la composition a pu changer sont toujours actifs (Donnison et al., 2000). Il est, là encore, difficile de dissocier et hiérarchiser les facteurs (diversité végétale, intensité du pâturage, fertilisation) affectant la diversité, néanmoins, il apparaît que la diversité fonctionnelle, mesurée d'après le profil physiologique des communautés bactériennes en réponse à des apports d'urine synthétique de moutons, est plus importante en prairie non fertilisée qu'en prairie fertilisée (Williams et al., 2000). Il est à noter que les apports d'urine ne semblent pas avoir affecté la diversité fonctionnelle des levures et des champignons.

Il y a très peu de littérature disponible en ce qui concerne les effets des amendements organiques en prairie sur la diversité microbienne. L'activité microbienne est stimulée, mais la biomasse bactérienne (Smith et al., 2003) ou la biomasse totale (Marhan & Scheu, 2005) sont réduites du fait de l'augmentation de l'activité microbiophage ou compétitrice des vers de terre stimulés par ces amendements. Ces résultats sont à moduler par l'interaction amendements-gestion de la prairie (date des apports organiques, dates de fenaison, intensité du pâturage) (Smith et al., 2003).

d) Vertébrés

Les prairies fertilisées tendent à se développer plus rapidement, elles sont plus denses et moins riches en espèces végétales (voir ci-dessus), elles fournissent donc des ressources trophiques et des sites de nidification très différents de ceux des prairies non fertilisées.

Dans les prairies fertilisées, les changements rapides de hauteur du couvert végétal, notamment au printemps, affectent la disponibilité de sites de reproduction des oiseaux et l'efficacité d'approvisionnement des jeunes et des adultes. Parmi les études menées en Europe, 13 articles ont été recensés par Durant et al. (in press), portant sur la réponse de 5 espèces d'oiseaux limicoles à la hauteur du couvert végétal lors de la nidification. Cette synthèse indique que ces espèces ont des exigences écologiques différentes vis-à-vis du couvert végétal. Les vanneaux nichent préférentiellement dans les prairies où l'herbe est relativement courte (en général <10 cm). De faibles variations de hauteur d'herbe (de l'ordre de 3-4 cm) suffisent à modifier l'attractivité des prairies pour cette espèce, notamment lors de la phase d'élevage des jeunes où les familles peuvent abandonner un site d'herbe trop haute pour gagner des prairies d'herbe rase où leurs déplacements et leur survie sont facilités. Pour ces espèces, les prairies fortement fertilisées sont donc des habitats où l'évolution rapide de la hauteur du couvert est défavorable. D'autres espèces comme le chevalier gambette, la barge à queue noire ou la bécassine des marais nichent dans des couverts plus développés et plus hétérogènes comportant des touffes. Ces espèces misent sur le camouflage du nid pour limiter les risques de prédation et évitent les couverts uniformes et denses tels que ceux des prairies ensilées, également car celles-ci offrent de médiocres conditions pour l'alimentation de poussins. A l'inverse, les espèces qui ont une défense active vis-à-vis des prédateurs ont besoin d'une bonne visibilité et favorisent plutôt les végétations rases (vanneau) : pour ces espèces, les prairies fortement fertilisées destinées à l'ensilage sont donc également peu attractives (Vickery et al., 2001).

La structure du couvert et sa densité sont également des facteurs jouant sur la qualité des sites d'alimentation, mais ils ne dépendent pas seulement de la fertilisation (rôle du mode d'utilisation). Pour les espèces chassant à vue telles que le vanneau, les proies doivent être abondantes : leur taille, disponibilité et diversité sont autant de facteurs déterminants pour la croissance des poussins. Dans les prairies fertilisées, la hauteur importante du couvert et sa densité limitent l'accessibilité des proies. L'efficacité d'approvisionnement est également influencée par la taille des proies. Les poussins s'alimentent de façon plus efficace sur des proies de grande taille ; des modifications dans la structure et la taille des populations d'invertébrés vers de plus petites espèces réduit donc l'efficacité d'approvisionnement (Vickery et al., 2001). Des réductions d'abondance et d'accessibilité des invertébrés (diptères, coléoptères, orthoptères et hémiptères) liées à la fertilisation sont également défavorables aux passereaux. Des espèces telles que l'alouette ou le pipit farlouse tendent à sélectionner des zones de végétation rase pour s'alimenter. La baisse de la diversité végétale des prairies liée à la fertilisation est également susceptible de réduire la disponibilité de graines en été et hiver pour différentes espèces d'oiseaux granivores (Buckingham, Peach et al., 2006). Une utilisation modérée de la fertilisation organique peut être bénéfique pour les oiseaux prairiaux en augmentant l'abondance et l'accessibilité des invertébrés (Vickery et al., 2001).

Comme pour les parcelles cultivées, l'impact de la fertilisation des prairies (qui n'est pas étudié), ne semble pas susceptible d'influencer la dynamique des populations d'ongulés sauvages.

1.2.3. Abandon et jachère

La déprise agricole est un phénomène qui concerne la France depuis plusieurs décennies et qui est liée à différents mécanismes qui peuvent intervenir indépendamment (terres peu exploitables, intensification, exode rural...; voir Mendras, 1984). La forte progression de la surface forestière sur le territoire national (+ 3,9% entre 1993 et 2003 : IFEN, 2006) constitue l'une des manifestations les plus visibles de ce phénomène, très accentué dans certaines régions (cf. Debussche et al., 1999). La politique agricole commune (PAC) a contribué à cette déprise en retirant de la production agricole classique des pourcentages variables de surfaces cultivées.

Par rapport à une friche abandonnée qui traduit un état de non-entretien, les jachères PAC sont soumises à des réglementations strictes (date de semis, de fauche...) qui varient suivant les types de jachère et les aléas économiques (cf. Sébillotte et al., 1993). Ces réglementations visent principalement le choix du type de couvert que l'on peut implanter et la limitation de la production de semences de la flore adventices.

1.2.3.1. Plantes

a) Richesse spécifique

Les effets de l'abandon des pratiques agricoles sur la richesse spécifique des plantes dépendent du type d'utilisation des sols précédant l'abandon, et de la durée depuis abandon :

- les études de successions post-culturelles conduites par Bazzaz (1975), Mellinger & McNaughton (1975), Inouye et al. (1987) dans des environnements tempérés aux Etats-Unis ont toutes montré une **augmentation continue du nombre d'espèces avec l'âge d'abandon après des cultures annuelles ou pérennes herbacées**, quelle que soit la durée considérée (jusqu'à 40, 36 et 60 ans d'abandon, respectivement) ; une étude très complète menée en Europe centrale (Bohème) dans différentes situations d'abandon a montré **une phase initiale d'augmentation de la richesse spécifique plus courte** (environ 5 ans), **suivie d'une décroissance sur le plus long terme** (Osbornová et al., 1990), produisant un patron unimodal de variation en fonction du temps ;
- des études menées en milieu méditerranéen (France, Espagne) ont également montré ce même patron unimodal de variation de la richesse spécifique au cours du temps, après abandon de cultures pérennes (vergers, vignes : Houssard et al., 1980; Bonet & Pausas, 2004; Garnier et al., 2004) (cf. Figure 1.2-27). Dans ces trois études, la transition entre les deux phases a lieu entre 10 et 20 ans après l'abandon ;
- un grand nombre d'études portant sur les systèmes pâturés a au contraire montré une **diminution continue du nombre d'espèces suivant l'arrêt du pâturage** (Poschlod et al., 1998; Bakker & Berendse, 1999; Pykälä et al., 2005; Freléchoux et al., 2007; et voir la revue de Marriott et al., 2004 ; Figure 1.2-28).

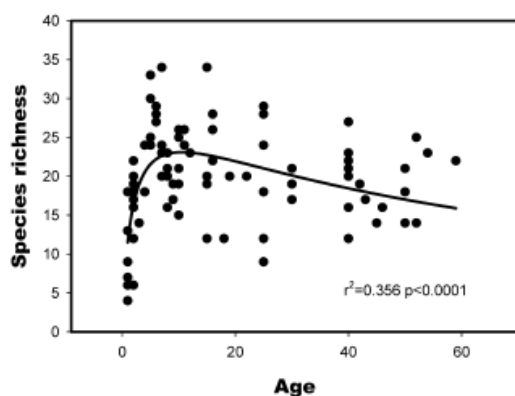


Figure 1.2-27. Relation entre richesse spécifique végétale et temps d'abandon dans le cas de parcelles anciennement en vigne ou en vergers dans le sud-est de l'Espagne. Tiré de Bonet & Pausas, 2004.

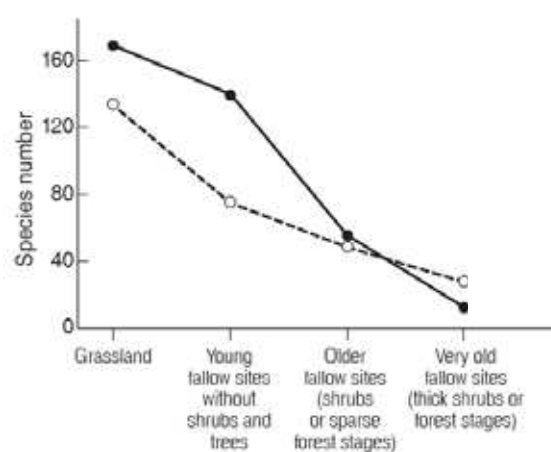


Figure 1.2-28. Relation entre richesse spécifique végétale et temps d'abandon dans le cas de pelouses calcaires anciennement pâturées par des moutons (modifié d'après Bakker & Berendse 1999).

La ligne pleine indique la richesse spécifique de la végétation en place, les tirets la richesse pour la banque de graines.

L'ensemble de ces résultats peut s'interpréter dans le contexte de l'hypothèse de perturbation intermédiaire, qui constitue un cas particulier du modèle général proposé par Huston (1979, 1994 ; cf. section 1.1. du chapitre). Cette hypothèse stipule que peu d'espèces présentent des caractéristiques

fonctionnelles et démographiques leur permettant de se maintenir dans des situations où la fréquence et/ou l'intensité des perturbations sont élevées. A l'autre extrémité du gradient, lorsque les perturbations sont peu fréquentes et/ou peu intenses, le principe d'exclusion compétitive opère, et quelques espèces dominantes éliminent celles qui ont de plus faibles aptitudes compétitives. Les niveaux de diversité maximale sont donc atteints pour des régimes de perturbations intermédiaires.

Les milieux cultivés (grandes cultures annuelles et pérennes) constituent des environnements dans lesquels l'intensité et la fréquence des perturbations ne permettent qu'à un petit nombre d'espèces de se développer ; comme discuté dans la section "grandes cultures", ce sont donc des milieux pauvres en espèces. Conformément au modèle des perturbations intermédiaires, l'arrêt des perturbations induit donc une augmentation du nombre d'espèces (première phase de la courbe de la Figure 1.2-27 de Bonet & Pausas, 2004), jusqu'à un maximum au-delà duquel le principe d'exclusion compétitive opère. Par contre, dans les milieux pâturés et/ou fauchés, on peut considérer que le régime de perturbation est (relativement) moins contraignant, expliquant leur richesse spécifique élevée, comme rapporté plus haut. Un arrêt du pâturage induit alors une baisse de la diversité spécifique, en relation avec l'établissement de quelques espèces à forte capacité compétitive qui deviennent dominantes (deuxième phase de la courbe de la Figure 1.2-28).

Dans le cas particulier des jachères liées aux politiques agricoles (jachères annuelles ou fixes – jachères semées ou de repousses - instaurées par la Politique Agricole Commune de 1992), la flore adventice qui va s'exprimer dans les parcelles correspond aux espèces dont les semences étaient contenues dans le stock de semences du sol (Gasquez, 1994). Ce sont donc les espèces habituellement rencontrées sur la parcelle qui seront observées et qui, en cas de non gestion, peuvent produire de fortes quantités de semences (Jones & Naylor, 1992; Lawson et al., 1992) avec des chiffres d'environ 35000 semences au m² pour une multiplication par dix du stock de semences (Rodriguez & Mamarot, 1994). Toutefois, malgré ces pluies de semences très fortes, du fait du non travail du sol et des caractéristiques biologiques de la majorité de ces espèces (faible dormance, conservation réduite), les espèces annuelles sont rapidement remplacées par des espèces bisannuelles ou pérennes (Rew et al., 1992). Aussi dans un premier temps, aucune biodiversité végétale nouvelle, messicole rare par exemple, n'est à attendre (Gasquez, 1994) de cette mise en jachère conçue dans un rôle économique de réduction de la production. Par contre, les moindres pressions de sélection exercées sur ces parcelles peuvent permettre l'expression d'espèces dont la fréquence trop faible ne permet pas que l'on puisse les observer habituellement. C'est dans cette idée qu'une succession contenant des jachères entretenues de façon extensive peut être utilisée pour la sauvegarde d'espèces rares (cas de *Myosurus minimus* en Alsace <http://www.cdrflorac.fr/Messicoles/wakka.php?wiki=ProtOcoles>). Au contraire, une période de jachère où la gestion de la flore adventice est raisonnée (fauche, désherbage), a été recommandée (De Gournay, 1963) et peut encore constituer une pratique de gestion d'espèces annuelles par diminution du stock de semences (Lechner et al., 1992; Chauvel et al., 1995).

Lorsque les temps d'abandon s'allongent jusqu'à permettre l'établissement d'arbustes et d'arbres, on observe, en plus de l'établissement de hiérarchies compétitives entre espèces herbacées, une relation négative entre la richesse spécifique de la strate herbacée et le pourcentage de couverture ligneuse (e.g. Escarré et al., 1983; Pykälä et al., 2005; Freléchoux et al., 2007), correspondant à la disparition des espèces héliophiles qui étaient présentes dans les milieux ouverts.

Pour résumer, on peut interpréter les différents patrons de variations de richesse spécifique en relation avec l'âge d'abandon décrits ci-dessus comme la réalisation de trajectoires comparables, éventuellement réalisées avec des vitesses de variations différentes, et dont les états initiaux de richesse spécifique diffèrent selon les différents types de milieux mis en valeur par l'agriculture (cultures annuelles, pérennes ligneuses, prairies, etc.).

b) Composition fonctionnelle

Au-delà des variations de richesse spécifique, l'abandon des cultures se traduit par un remplacement très cohérent du type d'espèces rencontré au cours du temps : les espèces annuelles sont progressivement remplacées par des espèces herbacées pérennes, puis par des espèces ligneuses de

taille de plus en plus élevée (*e.g.* Escarré et al., 1983; Inouye et al., 1987; Osbornová et al., 1990; Taton et al., 1994; Prach et al., 1997; Bonet & Pausas, 2004). Dans les parcelles fauchées ou pâturées, où on ne trouve que peu d'espèces annuelles, on peut considérer que la séquence commence avec les espèces herbacées pérennes, avant de se poursuivre de la même façon que dans les situations d'abandon des cultures.

Dans le cas des jachères liées à la PAC, il peut être observé un enrichissement en espèces anémochores (dont des Astéracées telles que des *Sonchus*, *Crepis*, *Erigeron*...) qui profitent de l'ouverture du milieu et de la baisse de pression de sélection liées à l'arrêt du travail du sol et de l'apport d'herbicides pour s'installer (Rew et al., 1992; Gasquez, 1994). L'augmentation des espèces vivaces peut s'expliquer à la fois par une pénétration par les bordures et, dans le cas des jachères, par le mode de gestion par la fauche qui va les favoriser (Lawson et al., 1992; Rew et al., 1992).

Ces remplacements de formes de croissance sont accompagnés par d'autres modifications fonctionnelles, importantes pour les chaînes trophiques et le fonctionnement des écosystèmes :

- la taille moyenne (hauteur, encombrement) des espèces augmente avec l'âge d'abandon, d'abord au sein de la strate herbacée, puis avec l'installation des espèces ligneuses (Huston & Smith, 1987; Prach et al., 1997; Vile et al., 2006a) ;
- la quantité de graines produite par les espèces diminue fortement avec l'âge d'abandon, au moins dans les stades herbacés (Huston & Smith, 1987; Shipley et al., 2006), de même que leur capacité à établir une banque de graines persistante (Prach et al., 1997) ;
- la dissémination des diaspores est plutôt anémochore (dissémination par le vent) dans les stades précoces de succession, alors qu'elle est plutôt barochore (dissémination par gravité) dans les stades avancés (Escarré et al., 1983; Huston & Smith, 1987; Bonet & Pausas, 2004; et voir la revue de Lepart & Escarré, 1983). De même, la proportion d'espèces disséminées par les animaux (zoochorie) tend à augmenter avec l'âge d'abandon, mais la variation du type de zoochorie (ecto- et endo-zoochorie) semble moins cohérente (Escarré et al., 1983; Debussche et al., 1996; Prach et al., 1997; Bonet & Pausas, 2004; et voir la revue de Lepart & Escarré, 1983). Dans les stades forestiers, l'ornithochorie (dissémination par les oiseaux) est le mode de dissémination le plus représenté (Lepart & Escarré, 1983) ;
- la physiologie des espèces est également modifiée : les espèces de début de succession présentent des vitesses d'acquisition des ressources, de respiration et des vitesses relatives de croissance rapides ; elles sont graduellement remplacées par des espèces présentant des caractéristiques opposées (Huston & Smith, 1987; Gleeson & Tilman, 1994; Bazzaz, 1996; Navas et al., 2003; Garnier et al., 2004; Vile et al., 2006b).

Globalement, ces modifications des caractéristiques fonctionnelles des espèces avec l'âge d'abandon sont interprétées comme représentatives de deux "compromis" de fonctionnement : le premier entre colonisation efficace des milieux (plantes de petite stature produisant de nombreuses petites graines disséminées par le vent) et aptitude compétitive (plantes de plus grande taille produisant peu de graines) ; le second entre acquisition rapide des ressources permettant une forte croissance, possible du fait des faibles interactions compétitives dans les stades précoces suivant l'abandon, et conservation efficace de ces ressources dans les milieux où la compétition pour les ressources est forte (Huston & Smith, 1987; Tilman, 1990; Bazzaz, 1996).

1.2.3.2. Arthropodes

a) Abandon et mise en jachère de parcelles en système de grandes cultures

Les premières étapes de la succession écologique, caractéristiques des jachères jeunes et spontanées, sont particulièrement riches en de nombreuses espèces d'arthropodes dont la plupart sont des espèces pionnières (à stratégie *r*) dans les groupes trophiques des phytophages et des zoophages essentiellement (Thomas et al., 1992; Yamazaki et al., 2003). Au bout de quelques années, des espèces mieux adaptées au couvert en place, à stratégie démographique plus lente (stratégie *K*), s'installent (Thomas et al., 1992; Denys & Tscharnke, 2002 ; Figure 1.2-29). Ces espèces sont essentiellement

des prédateurs polyphages (araignées et carabes), aptes à assurer un contrôle biologique des phytophages et ravageurs des cultures (Thomas et al., 1992; Ratschker & Roth, 1997; Denys & Tschamntke, 2002; Bianchi et al., 2006).

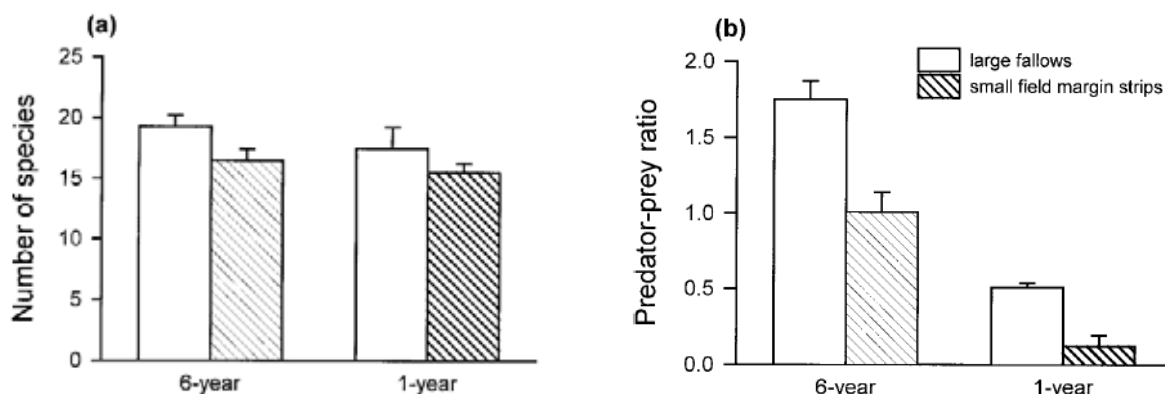


Figure 1.2-29. Comparaison de jachères de grande surface et de bordures de champ étroites d'âges différents, en termes de (a) nombre d'espèces et (b) rapport proie/prédateur chez des arthropodes se développant sur l'armoise (*Artemisa vulgaris*), dans des fermes expérimentales proches de Göttingen (Allemagne). Tiré de Denys & Tschamntke, 2002.

Cette tendance générale ne doit pas masquer l'importance de facteurs stationnels intra-parcellaires ou de voisinage, qui structurent également fortement les communautés d'arthropodes, comme le degré d'humidité du sol, la structure et la composition de la végétation (les couverts denses favorisent les prédateurs polyphages, alors que les plantes à fleurs favorisent les auxiliaires zoophages floricoles et les pollinisateurs ; Lagerlof & Wallin, 1993), la présence de lisières forestières ou d'autres jachères à proximité qui favorisent également nombre d'espèces floricoles parmi les diptères (syrphes) et les hyménoptères aculéates (Kramer, 1996; voir plus loin).

Dans le cadre de la Politique Agricole Commune européenne, la mise en jachère de certaines parcelles agricoles a été rendue obligatoire en 1992 et il demeure encore possible aujourd'hui, de façon facultative, de mettre certaines parcelles en jachère. Dans ce contexte, le semis d'un couvert déterminé est possible, et le broyage des jachères spontanées obligatoire. Ainsi, des "jachères environnement et faune sauvage" (JEFS) peuvent également être implantées, à base de luzerne ou de mélanges plus ou moins complexes de type avoine-chou-sarrasin ou ray-grass-trèfle blanc, ou encore de maïs-sorgho. Il ressort de travaux réalisés par la Chambre d'Agriculture de Picardie, que la richesse faunistique de ces couverts dépend de leur nature mais aussi de leur complexité botanique (Wartelle, 2002).

Plus récemment, des "jachères fleuries", constituées d'espèces en mélange d'intérêt esthétique ou entomologique, peuvent être mises en place. Plus attractives pour l'entomofaune que les précédentes (Rouillois, 2006) et notamment pour les principaux arthropodes floricoles comme l'abeille domestique *Apis mellifera* dont elles peuvent soutenir les populations dans certaines régions (Decourtye, Lecompte et al., 2007), elles font aussi l'objet de plus en plus de critiques de la part de certains spécialistes des insectes pollinisateurs et des naturalistes qui soulignent le caractère artificiel de certaines variétés (ornementales) et espèces de fleurs semées (cosmos, zinnias...), dont ne profiteraient pas toutes les espèces de pollinisateurs (Gadoum et al., 2007), de même que le risque d'invasion représenté par ces génotypes allochtones.

Enfin, des "jachères spontanées" peuvent elles aussi offrir des ressources intéressantes (pollen, nectar floral ou extra-floral, phytophages proies ou hôtes alternatifs pour les auxiliaires zoophages) aux arthropodes, et leur gestion par destruction mécanique ne doit alors pas intervenir au moment de leur plus forte attractivité pour ces derniers (Bernard et al., 2006). En effet, des travaux réalisés en Suisse ont montré que, selon les couverts, de 35 à plus de 60% des butineuses d'abeille domestique peuvent être détruites lors d'un broyage mécanique, soit de 9 000 à 90 000 individus / ha (Frick & Fluri, 2001).

b) Abandon et mise en jachère de parcelles en système de cultures pérennes (vergers)

Les vergers abandonnés se distinguent généralement des vergers en production par une diversité végétale supérieure (Altieri & Schmidt, 1986; Rigamonti & Lozzia, 2002) qui entraîne souvent une richesse et une abondance en arthropodes également supérieures à celles des vergers conventionnels (Altieri & Schmidt, 1986; Rigamonti & Lozzia, 2002) mais pas forcément à des vergers conduits en mode Biologique (Altieri & Schmidt, 1986).

De ce fait, les taux de prédation exercés par les auxiliaires à l'encontre des ravageurs des arbres fruitiers s'avèrent plus importants en vergers abandonnés qu'en vergers en production, notamment conduit en conventionnel (Altieri & Schmidt, 1986). Sur un plan qualitatif, l'abandon d'un verger semble favoriser l'arrivée de certains prédateurs rares ou absents en vergers conventionnels en production, tels l'acarien *Zetzellia mali* (Stigmaeidae) qui s'avère être en compétition avec les prédateurs acarophages dominants que sont les Phytoseiidae, mais qui joue lorsqu'il est présent un rôle sensible sur les populations d'acariens phytophages (Jenser, 2005). Cette recolonisation des vergers abandonnés est plus ou moins rapide selon la richesse en espèces végétales réservoir d'auxiliaires de la végétation les environnant (Tuovinen, 1992), mais aussi selon l'histoire phytosanitaire des vergers. Tuovinen (1992) montre que les vergers n'ayant pas ou peu reçu de traitements insecticides et acaricides lorsqu'ils étaient en production, sont recolonisés plus rapidement que ceux ayant fait l'objet de traitements phytosanitaires plus importants. Outre les nombreux paramètres biologiques qui déterminent en général la plus forte diversité des réseaux trophiques à l'intérieur des parcelles abandonnées ou conduites en mode Biologique, Rigamonti et Lozzia (2002) concluent que l'effet volume de la biomasse végétale, plus important en vergers abandonnés qu'en vergers en production, explique en partie la plus forte diversité d'arthropodes auxiliaires dans les premiers.

c) Fermeture des milieux ouverts à caractère steppique

Une importante étude menée en Roumanie sur les conséquences de la fermeture par suite d'abandon ou de mise en place de plantations de *Pinus*, des milieux ouverts à caractère steppique constitués initialement de prairies pâturées et de vignes, a apporté de nombreux résultats renseignant sur la dynamique d'évolution de plusieurs groupes biologiques et certains processus sous-jacents (Cremene et al., 2005). Concernant les arthropodes étudiés, les lépidoptères diurnes et nocturnes, il est apparu que les premiers montraient une richesse spécifique et une abondance maximales dans les premiers stades après l'abandon, et minimale dans le stade ultime d'abandon, i.e. la forêt, et les plantations de pins. Une corrélation positive a été observée entre la richesse spécifique en papillons de jour et celle des plantes. Les résultats se sont avérés similaires pour les papillons de nuit à ceci près que leur richesse spécifique et leur abondance n'étaient pas aussi négativement affectées dans les forêts, et que seule la richesse spécifique des papillons de nuit menacés était positivement corrélée à celle des plantes également menacées.

Les mêmes auteurs (Cremene et al., 2005) soulignent que le principal facteur explicatif de la structuration des communautés de lépidoptères, comme de tous les organismes étudiés, est le degré de complexité structurale des habitats, les communautés les plus diverses ayant été observées dans les milieux ayant une complexité structurale intermédiaire entre la prairie et la forêt, i.e. dans les anciennes prairies avec des patches de fourrés et taillis.

Il est intéressant de noter que cette constatation à l'échelle des habitats et concernant les divers groupes biologiques étudiés (plantes vasculaires, papillons diurnes et nocturnes, gastéropodes), rejoint celles de Langellotto et Denno (2004) également au niveau des habitats, de Bianchi, Booij et al. (2006) au niveau des paysages et de Finke et Denno (2006) au niveau des microhabitats, pour les arthropodes auxiliaires zoophages.

d) Abandon / mise en jachère et restauration écologique : de nombreuses fonctionnalités en commun

La restauration écologique a comme point commun avec l'abandon et le développement de jachères non semées, de laisser en partie la végétation spontanée évoluer au cours des premières étapes de la

succession écologique normale afin de diversifier les communautés d'arthropodes. Ce processus d'enrichissement en espèces dont certaines prédatrices potentiellement auxiliaires des cultures, est recherché dans certaines opérations de restauration écologique dont le but est en partie fonctionnel pour la protection des cultures : mise en place autour des parcelles de bandes herbacées à composition variable en mono- et dicotylédones, afin de favoriser la biodiversité en arthropodes en général mais aussi en prédateurs généralistes pour une meilleure intensité de lutte biologique dans les parcelles cultivées (Luka et al., 2006).

e) Conclusion

Dans tous les cas, la diminution de la pression anthropique permet un enrichissement biologique des surfaces abandonnées ou volontairement restaurées, enrichissement qui se produit à une vitesse et atteint un niveau de diversité spécifique qui dépend du paysage dans lequel cette surface est insérée, la présence d'une structure paysagère complexe comprenant notamment d'autres jachères jouant un rôle bénéfique vis-à-vis de cet enrichissement (Agricola et al., 1996; Witsack et al., 1997; Bolduc, Buddle et al., 2005).

Ainsi, les parcelles en jachères apparaissent nettement comme étant des éléments du paysage favorables au développement et au maintien d'une biodiversité importante dans les agroécosystèmes, tant pour des espèces banales que rares, et tant pour des espèces neutres vis-à-vis de l'agriculture que des espèces auxiliaires des cultures.

1.2.3.3. Faune du sol

Après l'abandon d'une culture, la succession secondaire qui s'établit induit des effets variables sur la densité et la diversité des organismes du sol qui peut dépendre de différents facteurs : cycles de vie des organismes (temps de génération, taux de reproduction), modifications de la diversité végétale, etc. Ces études sont encore peu nombreuses et aucune synthèse n'a été écrite sur ce thème en ce qui concerne la faune du sol.

En étudiant l'effet de l'arrêt de l'exploitation d'une prairie et d'un pâturage, Seeber et al. (2005) montrent une augmentation de la richesse spécifique de la macrofaune des sols (chilopodes, diplopodes, larves de coléoptères) ainsi que de la biomasse totale de la macrofaune du sol. Toutefois, dans cette même succession, les résultats montrent une diminution de la densité de vers de terre, conduisant à un ralentissement de la vitesse de décomposition de la matière organique.

L'impact sur les communautés de macroinvertébrés édaphiques de la déprise agricole, et plus particulièrement de l'abandon des pratiques pastorales il y a une cinquantaine d'année, a été étudié sur les coteaux calcicoles de la vallée de la Seine normande (Decaëns et al., 1997, 1998). D'une façon générale, **la diversité taxinomique ne varie pas de façon significative le long de la succession végétale secondaire qui caractérise ces milieux une fois le pâturage abandonné**. La biomasse augmente dans les deux premières années post-agricoles, puis diminue progressivement au fur et à mesure que se met en place la végétation ligneuse. **La composition taxinomique et la structure écologique des communautés sont également profondément modifiées**. Les vers de terre endogés et anéciques dominent dans les stades herbacés, alors que l'importance relative des groupes épigés (notamment les arthropodes de la litière) augmente continuellement le long du gradient de succession.

Un dispositif expérimental conduit dans 4 pays européens a permis de suivre l'évolution des populations de vers de terre après l'abandon d'une culture (avec ou non re-semis de différentes espèces végétales, à une faible ou forte richesse spécifique). Trois années après l'abandon, la densité et la biomasse de vers étaient supérieures dans les jachères à celles des parcelles cultivées dans 2 pays sur 4. La richesse spécifique était plus faible dans le système cultivé seulement dans un pays sur les 4 ; ces résultats montrent la **lente reconstitution des communautés de vers de terre** (Gormsen et al., 2004 ; Tableau 1.2-9).

	NL	SE	UK	CZ
HD	1.0	3.4 a	1.0	2.2
LD	1.0	4.0 a	1.5	1.8
NC	1.0	3.8 a	1.7	1.8
CA	0.6	1.8 b	1.0	2.0
target site	1.0	5.0 a	1.0	4.8
Anova	ns	$P < 0.001$	ns	ns

Tableau 1.2-9. Nombre d'espèces de vers de terre par échantillon dans chaque traitement aux Pays-Bas (NL), en Suède (SE), au Royaume-Uni (UK) et en République Tchèque (CZ). Tiré de Gormsen et al., 2004.

Les traitements sont les suivants : HD, diversité élevée, LD, diversité faible, NC, colonisation naturelle, CA, agriculture continue, et un site "cible". Les différentes lettres correspondent à des différences significatives entre traitements au sein d'un site (ANOVA).

Exploitant les mêmes dispositifs expérimentaux – mais en utilisant les résultats issus de 3 des 4 pays – Gormsen et al. (2006) ont montré une augmentation de l'abondance des acariens après l'abandon de la culture sans qu'il n'y ait de modification de la richesse spécifique pour l'un des trois pays ; aucun effet n'a été détecté dans les deux autres pays. L'effet de l'abandon de la culture sur les nématodes s'est traduit par une augmentation de la densité ; cette augmentation est reliée à celle de la biomasse végétale mais pas à la diversité végétale (Gormsen et al., 2006).

Dans une étude incluant des temps de régénération plus long (11 ans, 50 ans), Scheu et Schulz (1996) montrent qu'après arrêt d'une culture de blé et développement de la jachère naturelle, la richesse spécifique des acariens augmente continuellement au cours du temps. Les microarthropodes fongivores et bactériovores mettent des décennies pour se ré-établir dans des parcelles d'où ils avaient disparu (Scheu & Schulz, 1996).

Conclusion

Après abandon de la culture, les structures des communautés changent progressivement. Peu de changements de composition spécifique sont mesurables au cours des 2-3 premières années. On observe cependant une modification de l'abondance relative des différents taxons, avec au cours du temps réapparition de taxons ayant disparu dans les agrosystèmes.

1.2.3.4. Microorganismes du sol

Dans le cas de l'abandon d'un sol cultivé pour le laisser évoluer en jachère ou restaurer une prairie, comme dans celui, à l'inverse, de la reconversion d'une prairie plus ou moins âgée en sol arable et cultivé, des modifications de la structure des communautés microbiennes ont été observées (Elhottova et al., 2002; Hedlund, 2002; Klamer & Hedlund, 2004; McKinley et al., 2005; Plassart et al., 2008; Sall et al., 2006; Smith et al., 2003; Smith et al., 2008; van Elsas et al., 2002). Le passage d'un sol de prairie à un sol cultivé se traduit très rapidement par une perte de la diversité bactérienne (Sall et al., 2006; van Elsas et al., 2002) et par un niveau d'activité catabolique (diversité fonctionnelle) plus faible en sol cultivé qu'en sol de prairie (Sall et al., 2006).

Pour ce qui est de l'abandon ou de la restauration, les auteurs s'accordent sur le fait que le retour à un niveau de biomasse et de diversité équivalent dans une prairie restaurée à celui d'une prairie non perturbée peut prendre des années, voire des décades (McKinley et al., 2005; Smith et al., 2008) ; néanmoins, ce retour est notable dès la deuxième année (Hedlund, 2002) et le niveau de diversité observé notamment chez les champignons augmente avec l'âge du processus de restauration (Plassart et al., 2008). Il semble cependant difficile d'établir une règle générale en ce qui concerne les niveaux de diversité affectés et les facteurs déterminant l'évolution et la restauration de cette diversité. Travaillant sur une situation expérimentale en Suède, Hedlund a comparé la diversité bactérienne et fongique (analyse des PLFA) atteinte dans le sol au cours de la restauration d'une prairie. Certaines sous-parcelles étaient semées avec 1 à 15 espèces différentes, d'autres étaient naturellement colonisées par les plantes. Deux niveaux de diversité (composition des communautés) différente ont été observés selon que le sol avait ou non été semé, mais dans tous les cas la diversité était supérieure à celle observée initialement en sol cultivé. De plus, le semis avait stimulé la croissance des bactéries et le développement saprophyte des champignons, mais pas celui des champignons mycorhizogènes (Hedlund, 2002). Cette expérimentation a été étendue à d'autres situations pédoclimatiques, dans le

cadre d'un programme de recherche concernant des sites distribués dans plusieurs pays européens (projet CLUE, n° ENV4-CT95-0002) ; les auteurs, devant la diversité des résultats, concluent cette fois à un effet idiosyncratique (cas par cas) du rôle de la diversité végétale recolonisant le sol sur la diversité microbienne et animale du sous sol (Hedlund et al., 2003).

Ainsi, si le semis de plantes peut accélérer le processus de restauration (Hedlund, 2002; McKinley et al., 2005), il ne modifie pas, au moins après 5 ans d'observation, le niveau de diversité atteint par la communauté fongique (déterminé par RFLP et séquençage de fragments de l'ITS fongique) d'un sol semé et non semé, alors que l'humidité du sol a un impact beaucoup plus fort sur la composition des communautés fongiques (Klamer & Hedlund, 2004). Ce paramètre est donc à privilégier. Par contre, le semis peut permettre, en outre, d'installer plus rapidement les plantes d'intérêt local et de limiter les invasions par des plantes adventices délétères (Van der Putten et al., 2000).

Certains auteurs continuent de préconiser l'utilisation du rapport biomasse fongique/biomasse bactérienne comme indicateur d'une restauration accomplie d'une prairie ou jachère contrôlée assurant son autorégulation et son fonctionnement naturel (Bardgett & McAlister, 1999).

1.2.3.5. Vertébrés

a) Jachères

Les jachères, lorsqu'elles ne sont pas fauchées (contrairement aux exigences européennes pour l'octroi de primes), présentent pour les ongulés des avantages supérieurs à ceux des parcelles cultivées, avec des ressources alimentaires parfois moins appétentes, mais plus disponibles tout au long de l'année. Comme toutes les parcelles non cultivées (préférées notamment par le Chevreuil : Cibien et al., 1995), leur valeur de refuge est exploitée par les animaux. Elles peuvent permettre de réduire les dégâts aux cultures (Lavoisier et al., 1996).

Elles auraient un effet positif sur l'ensemble des vertébrés, et leur impact serait plus important dans les régions moins intensifiées (Buskirk & Willi, 2004).

b) Déprise agricole

. Mammifères

Comme les ongulés sauvages, à l'exception du Bouquetin des Alpes, affectionnent les milieux fermés, sinon forestiers, au moins à titre de refuge, et ne dépendent pas des parcelles cultivées et des prairies pour leur alimentation, la déprise agricole a sans doute contribué à leur dynamique récente. En présence de facteurs confondants (gestion de la chasse, repeuplements...), il est difficile d'évaluer l'influence de l'abandon de terrains agricoles, mais il est certain que les nouveaux milieux, jachères, accrus forestiers, offrent des ressources végétales facilement accessibles et un abri pendant toute l'année (Grossi et al., 1995). Seules les vieilles plantations de résineux perdent une partie de ces atouts. Les jeunes plantations de ligneux sont en revanche très attractives et des dégâts peuvent être occasionnés par le Sanglier, mais aussi le Chevreuil, le Cerf... (e.g. Moutier, 2006).

Dans un premier temps, les terrains délaissés par l'agriculture deviendraient plus favorables aux Chiroptères car plus productifs en insectes que les parcelles cultivées et les prairies fauchées. Par la suite, la fermeture du milieu les rend moins favorables tant en ressource trophique qu'en accessibilité. Les plantations de résineux sont généralement les habitats les moins fréquentés (Russo & Jones, 2003), et leur utilisation pour le reboisement a donc un effet négatif dans ce contexte (Russo et al., 2002).

. Oiseaux

Lorsqu'elle aboutit à une extension des forêts, la déprise agricole induit un déclin des oiseaux spécialistes des milieux agricoles, avec par ailleurs une augmentation de la densité totale des communautés d'oiseaux (Moss et al., 1979; Pithon et al., 2005 : études réalisées en Europe du Nord).

Afin de caractériser plus précisément les effets de la déprise agricole, des études comparatives ont été menées à l'échelle de l'Europe (Blondel & Farré, 1988; Pavoine et al., 2007), en comparant d'une part des régions méditerranéennes (Languedoc, Corse, Algérie), et d'autre part des régions tempérées (Bourgogne, Pologne). Les auteurs mènent des comparaisons entre ces différentes régions, en rangeant les communautés d'oiseaux selon le stade de la succession végétale. Six stades différents sont caractérisés.

Les résultats majeurs sont les suivants :

- on observe, le long de ces successions végétales, une augmentation des densités d'oiseaux et de la richesse spécifique.
La variation lors de la succession est moindre en Pologne, ce qui serait dû au fait que les derniers stades sont un mélange de formations végétales, dont certaines correspondent aux débuts de la succession (Pavoine et al., 2007) ;
- surtout, on observe une convergence progressive, le long des successions, vers un état climacique identique quel que soit le biome et la région européenne. Dans cette communauté climacique se rencontrent la mésange bleue, le bouvreuil, le rouge gorge... Cette convergence serait un effet des dernières glaciations, avec un effet refuge en région méditerranéenne qui aurait conduit à une convergence forcée de l'ensemble des communautés d'oiseaux afin de s'adapter à ces zones refuges (Pavoine et al., 2007) ;
- à l'inverse, les communautés sont très différentes lors des premiers stades de la succession (Pavoine et al., 2007), avec des différences inter-biomes plus importantes ;
- enfin les auteurs constatent qu'il existe deux trajectoires différentes lors de la succession, selon les premiers stades et selon les derniers stades de la succession, ce qui révélerait deux sous-gradients dans une succession. Les facteurs structurant ces deux sous-gradients restent à déterminer.

1.3. Impacts à l'échelle du paysage

La biodiversité dans un espace agricole peut être décomposée en (i) diversité alpha, qui est la richesse en espèces au sein d'un agro-écosystème local (une parcelle par exemple), (ii) diversité bêta, qui reflète la modification de la diversité alpha entre habitats/écosystèmes, et (iii) diversité gamma, qui correspond à la richesse en espèces à l'échelle d'analyse : paysage, région ou pays par exemple.

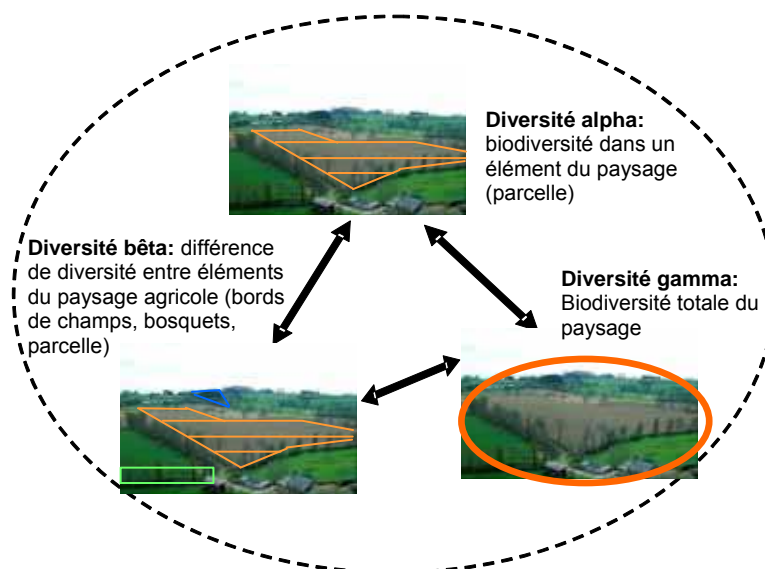


Figure 1.3-1. Schématisation des composantes α , β et γ de la biodiversité dans un paysage agricole

Au-delà de son influence sur la diversité alpha à l'échelle de la parcelle, dont les sections précédentes du Chapitre 1 font état, l'agriculture joue souvent un rôle majeur en modifiant, créant et entretenant des niveaux de diversité d'occupation du sol (qui est en tant que telle une des composantes de la biodiversité, la diversité écosystémique) à différentes échelles ; ceci peut très fortement influencer au final la diversité gamma aux échelles plus larges. Cette section évalue les liens qui existent entre types d'agriculture et diversité d'habitats / diversité écosystémique, ainsi que l'impact sur la biodiversité que peut avoir le niveau d'hétérogénéité/homogénéité d'habitats généré par l'agriculture.

1.3.1. L'agriculture comme facteur influençant le niveau de diversité des habitats

Le changement d'utilisation des terres et la modification des pratiques agricoles vers une plus forte intensification, depuis les années cinquante en Europe, ont entraîné une forte modification de la structuration des paysages qui peut affecter la biodiversité (Baessler & Klotz, 2006; Pacha & Petit, 2008). Cette modification de structure se traduit principalement par une augmentation de la fragmentation et une diminution de connectivité entre habitats, évolution accentuée par les orientations successives des politiques agricoles (Reidsma et al., 2006). D'un autre côté, l'abandon ou la déprise agricole dans les zones marginales conduisent à une homogénéisation des couverts qui entraîne aussi des modifications de la biodiversité.

L'hétérogénéité ou la complexité du paysage est une notion souvent mal définie. Peu de travaux explicitent clairement en quoi elle consiste précisément. En général, elle intègre une quantité plus ou moins importante d'éléments semi-naturels (Schweiger et al., 2005) ; la taille moyenne du parcellaire et la diversité des productions sont sous entendues mais rarement explicitées. Dans une revue récente

sur l'effet de la complexité du paysage agricole sur les communautés animales, Bennett et al. (2006) montrent que la quantité d'habitat favorable a la plupart du temps un effet déterminant sur la présence d'une espèce cible ou d'une communauté d'espèces spécialistes de cet habitat (par exemple : papillons et couvert herbacé). La structure du paysage se mesure sur des éléments définis *a priori* et souvent dépendants des communautés étudiées, elle s'appuie sur un certain nombre d'indices qui permettent de la quantifier et de comparer les paysages entre eux. Il existe un lien souvent fort mais pas total entre la structure du paysage et des paramètres d'intensification de l'agriculture (Herzog et al., 2006 ; Figure 1.3-2). Les indices les plus communément utilisés sont des indicateurs de couvertures (Oppermann et al., 2005), d'hétérogénéité pour caractériser la structure du paysage, composition et arrangement spatial (Fischer & Lindenmayer, 2007), et des indices de diversité calculés tels que ceux de Shannon, Simpson, etc. (Kumar et al., 2006). L'échelle de l'exploitation agricole est également très étudiée en lien avec le degré d'intensification des pratiques agricoles (Oppermann et al., 2005) et la nature du système de production (conventionnel *versus* biologique).

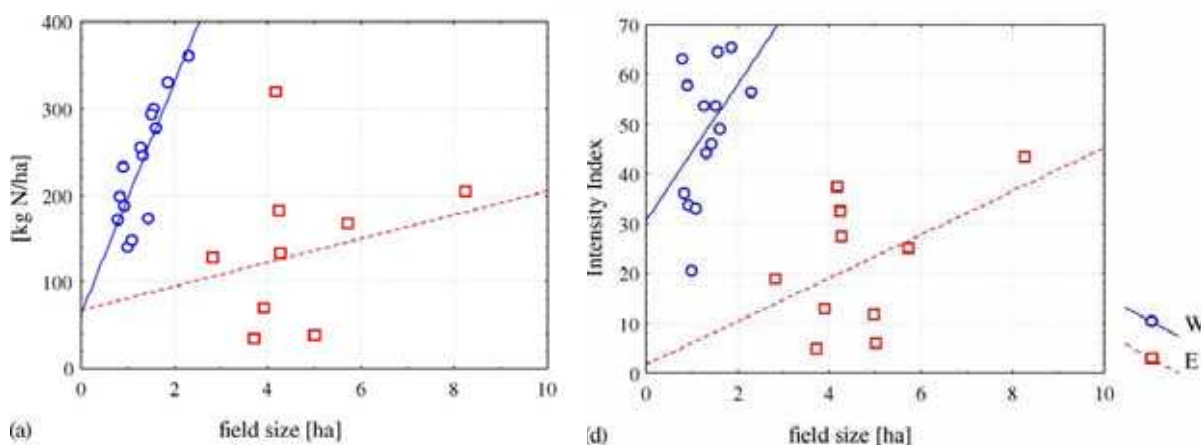


Figure 1.3-2. Relation entre la structure du paysage (taille des parcelles) et l'intensification des pratiques (d'après Herzog et al., 2006). La taille des parcelles est corrélée positivement à la quantité de nitrates utilisée tant dans les pays de l'ouest de l'Europe (ronds bleus) que dans ceux de l'ex-Europe de l'Est (carrés rouges). Par contre, les mesures synthétiques de l'intensification de l'agriculture ne sont pas significativement corrélées à la taille des parcelles.

L'intensification des pratiques et des systèmes de production a aussi un impact sur la qualité des éléments du paysage (Le Coeur et al., 2002). De nombreuses études associent donc complexité du paysage et systèmes de production : conventionnel, biologique, intégré... ou complexité du paysage et intensification de l'agriculture (Billeter et al., 2008). Au final, la complexité du paysage intègre un grand nombre de paramètres liés à l'organisation du paysage et aux activités agricoles qui sont caractérisés par des échelles spatio-temporelles différentes. Les espèces répondent à des échelles qui correspondent à leur échelle de perception du paysage. Les recherches se basent donc pour la plupart sur une analyse multi-échelle pour détecter les échelles de réponse de la biodiversité.

1.3.2. Rôle du niveau de diversité d'habitats lié à l'agriculture pour la biodiversité

1.3.2.1. Rôle pour la richesse spécifique et la diversité génétique

D'une façon générale, il existe une relation positive entre la diversité spécifique, potentiellement reliée à la longueur des chaînes trophiques, et l'hétérogénéité des habitats, mesurée à des échelles locales ou paysagères, voire régionales (Weibull & Ostman, 2003; Weibull et al., 2003; Benton et al., 2003; Eggleton et al., 2005; Purtauf et al., 2005; Bennett et al., 2006; Herzog & O'Hara, 2007). L'hétérogénéité du paysage modifie les chaînes trophiques parce qu'elle induit une hétérogénéité de la distribution spatiale des ressources, que ce soit par la croissance des plantes et la composition chimique des

tissus végétaux, par la présence de refuges et dans l'émission de signaux, qui génèrent de l'hétérogénéité dans le comportement et le mouvement des animaux (Pastor et al., 1997). La composition de la mosaïque basée sur la proportion des différents éléments influence donc fortement la composition des communautés (Aviron et al., 2005). L'hétérogénéité ou la diversité des éléments est souvent reliée positivement à la richesse des communautés. L'effet de la complexité est mesuré en comparant la diversité des communautés, à plusieurs niveaux, dans des unités paysagères plus ou moins complexes. Les comparaisons sont faites à différentes échelles spatiales afin d'identifier des échelles de réponses, différentes selon les groupes taxonomiques. Dans les études qui hiérarchisent les effets des paramètres spatiaux, la configuration spatiale a souvent un pouvoir explicatif moins fort que la composition.

Hétérogénéité de la mosaïque paysagère

La complexité et la diversité des habitats au sein du paysage permettent d'augmenter la richesse spécifique (Freemark et al., 2002). La place des prairies et du pourcentage de leur surface au sein d'une matrice paysagère permet le maintien d'une richesse spécifique élevée (Eriksson et al., 2002; Cousins et al., 2003; Gibon, 2005). En effet, les systèmes prairiaux, et en particulier ceux qui sont peu productifs, sont les plus riches en espèces (voir section 1.2.2.). Ces systèmes peu productifs, traditionnellement localisés dans des régions où l'intensification agricole est peu marquée (Bakker & Berendse, 1999; Hodgson et al., 2005; Poschold et al., 2005) sont en décroissance importante en Europe, soit par intensification, soit à l'inverse par abandon (Bakker & Berendse, 1999; Strijker, 2005 ; la Figure 1.3-3 montre l'exemple des pelouses calcaires en Allemagne). Ce type de prairies (*semi-natural grasslands*), à forte valeur patrimoniale, est donc l'objet d'importantes mesures (et d'études) de conservation et de restauration.

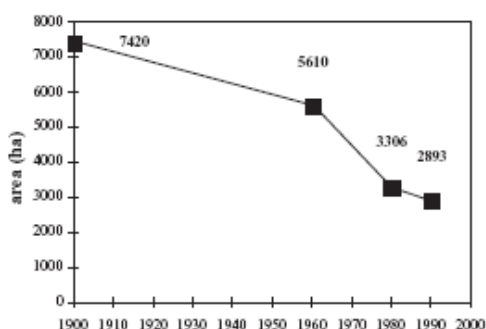


Figure 1.3-3. Diminution des surfaces de prairies calcaires entre 1900 et 2000, dans la région administrative de Bade-Wurtemberg en Allemagne (d'après Poschold et al., 2005).

Lavelle et al. (soumis) ont montré que pour des organismes peu mobiles tels que les vers de terre l'hétérogénéité de la matrice agricole a un effet sur la densité des populations (Figure 1.3-4). Les paramètres de structure et de qualité de la mosaïque paysagère qui influent sur cette densité varient selon les caractéristiques écologiques des espèces : c'est soit l'abondance des prairies permanentes fauchées ou non, soit la densité des lisières, soit la diversité des occupations du sol, soit la taille des agrégats pour les parcelles cultivées.

A l'échelle du paysage, Andrén (1994) a montré par une approche théorique que la structure et la composition de la matrice paysagère influencent la dynamique des populations. En particulier, la diversité des habitats, au niveau du contexte paysager, influence la structure des communautés, ce résultat varie en fonction de l'échelle et du groupe taxonomique considéré (Clergeau et al., 2001). La persistance de nombreuses espèces d'oiseaux dans les paysages agricoles dépend de la présence d'habitats favorables au sein de la matrice paysagère. En particulier, la disponibilité en sites de nidification peut être un facteur clé pour expliquer la structure des communautés (Söderström et al., 2003). En règle générale, la diversité de la végétation des éléments semi-naturels favorise la biodiversité (Woodhouse et al., 2005). Une analyse des données de l'observatoire français des oiseaux communs en zone rurale pour la période 2001-2005 montre que l'instabilité temporelle des populations dans les paysages homogènes d'agriculture intensive pourrait être limitée par la présence d'habitats diversifiés adjacents aux parcelles (Devictor & Jiguet, 2007).

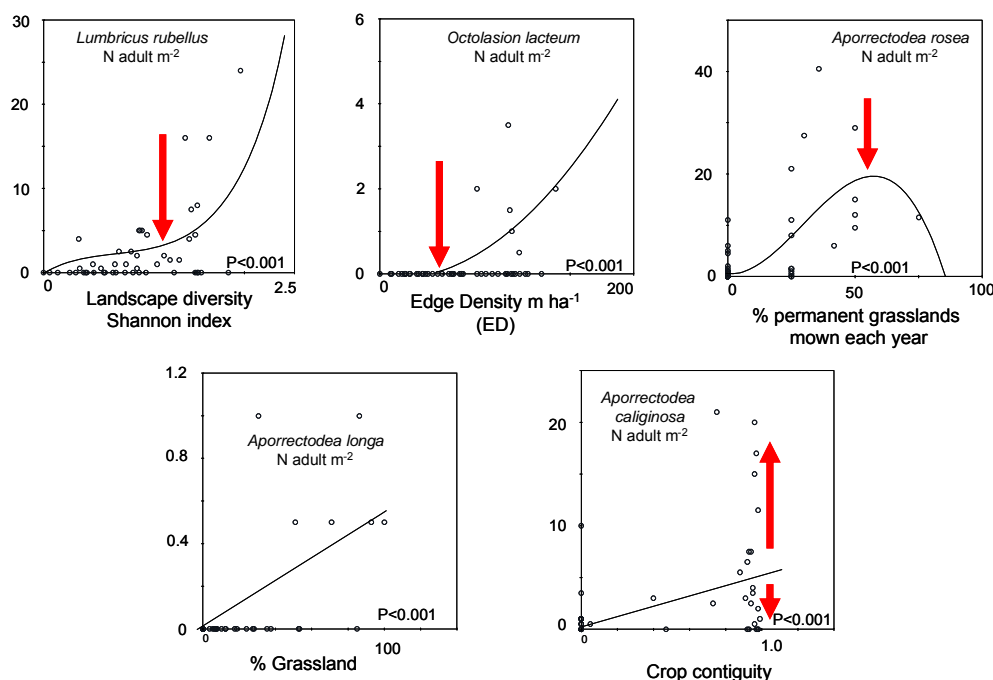


Figure 1.3-4. Réponses linéaires et non linéaires des densités de vers de terre européens à la composition du paysage (d'après Lavelle et al., soumis).

La densité des populations de *Lumbricus rubellus* augmente avec la diversité des usages des sols >1,25 ; *O. lacteum* n'est présent que quand la densité de lisière est >50 m/ha ; *A. rosea* disparaît si le taux de prairies de fauche dépasse 75% ; la densité d'*A. longa* augmente avec la distance à la prairie la plus proche ; la densité de *A. caliginosa* montre une grande variabilité quand la contiguïté des cultures est >1,1. La densité des population est alors déterminée par la qualité du milieu.

L'hétérogénéité du paysage est également un facteur essentiel dans l'occupation de l'espace des ongulés sauvages ; c'est même le principal facteur explicatif de la variabilité de surface des domaines vitaux du Cerf-mulet (Kie et al., 2002). Les haies, couplées avec des parcelles de superficie réduite, constituent des éléments refuges pour les ongulés sauvages et des corridors de déplacement (e.g. Coulon et al., 2004, 2006). Couplées à des jachères fixes "environnement et faune sauvage", elles favorisent l'accueil des Chevreuils par exemple (Havet, 2002). La présence de bosquets disséminés dans la matrice agricole favorise les espèces forestières, comme certaines populations de Chevreuil (Hewison et al., 2001).

Une première cause de baisse de diversité spécifique à l'échelle paysage/territoire/région est donc le changement d'utilisation des terres qui peut substituer des espaces à communautés pauvres en espèces à des espaces à communautés plus riches (soit par intensification, soit par abandon, cf. ci-dessous). De plus, dans le cas d'une intensification de l'agriculture (fertilisation importante à base d'engrais de synthèse, drainage profond, fauche intensive [plusieurs coupes par an], fauche précoce dans l'année), l'hétérogénéité spatiale tend à diminuer à toutes les échelles, de la parcelle aux régions en passant par le paysage (Benton et al., 2003), conduisant à une baisse de diversité à l'échelle de ce dernier.

La diminution des espèces rares et spécialistes de certains habitats et une prédominance des espèces les plus communes à caractère généraliste (Millan et al., 2003) sont observées. De la même façon, les travaux de Krauss et ses collaborateurs (2004) n'ont pas montré de corrélation positive entre la diversité du paysage et le nombre total d'espèces végétales à l'échelle de 250 m, mais seulement une corrélation positive pour les espèces spécialistes. A une échelle plus grossière, de quelques dizaines de km², les conclusions sont dépendantes de la durée des suivis. En effet, **plus le suivi est long, plus l'effet de l'extensification des pratiques est visible et positif sur la diversité végétale** ; des suivis sur des temps courts après extensification ne permettant pas de mettre en évidence des effets discernables aisément.

Par ailleurs, la fragmentation des réseaux de haies et la disparition des prairies réduisent fortement les disponibilités de zones de repos, d'alimentation et de reproduction à l'échelle des paysages, ce qui a des implications importantes sur l'architecture des réseaux trophiques et affecte considérablement les populations de prédateurs (mammifères carnivores, rapaces). Le déclin du Lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) serait dû à la perte de diversité des habitats au sein des agrosystèmes et plus particulièrement à l'augmentation des charges de pâturage et de l'ensilage de l'herbe dans les systèmes à dominante herbagère (Hutchings & Harris, 1996). La plupart des espèces de Chauve-souris ont souffert de la disparition des sites de reproduction (vieux arbres), des sites de chasse (haies, bois, prairies), et de la réduction des populations d'insectes en raison de la destruction de ces habitats permanents et de l'usage des pesticides (Walsh & Harris, 1996; Mitchell-Jones, 1998). Les chauve-souris sont en effet très exigeantes en terme de paysage car de nombreuses espèces répugnent à traverser de vastes espaces découverts. Leurs routes de vol suivent généralement les éléments linéaires du paysage : haies, lisières de bosquet, cours d'eau... où elles s'abritent du vent et peut-être des prédateurs, tout en collectant des proies pour certaines espèces (Limpens & Kapteyn, 1991; Verboom & Huitema, 1997; Verboom & Spoelstra, 1999; Serra-Cobo et al., 2000; Downs & Racey, 2006). Les communautés de petits mammifères (rongeurs et insectivores) tendent à se banaliser avec l'intensification de l'agriculture. Les habitats linéaires plantés abritent des communautés de petits mammifères plus abondantes que les talus herbeux (Butet et al., 2006). De même, les habitats permanents (haies, bois, friches, prairies permanentes) hébergent des communautés plus abondantes et plus diversifiées que les parcelles de culture où le travail du sol affecte fortement la diversité des espèces et l'abondance des populations en place (Heroldova et al., 2007). Les petits rongeurs et insectivores sont plus ou moins affectés par la raréfaction des graines et des insectes (Tew et al., 1992). Par exemple, le Rat des moissons (*Micromys minutus*) a été particulièrement affecté par la perte des prairies et l'augmentation des céréales d'hiver (Perrow & Jowitt, 1995). De même les populations de Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) ont fortement décliné en Europe avec une disparition des épisodes de pullulations dans les secteurs où une forte proportion des prairies a été convertie en cultures céréalières (Butet & Leroux, 2001; Gorman & Reynolds, 1993). Cette évolution a de fortes implications pour la conservation des populations de rapaces spécialistes prédateurs de campagnols nichant dans ces paysages agricoles ouverts à dominante prairiale (Salamolard et al., 2000; Gorman & Reynolds, 1993).

Plusieurs études sur des modèles différents ont montré que la réponse de la biodiversité à la fragmentation n'est pas linéaire et qu'il existe des seuils entraînant l'extinction des populations (Fahrig, 2003). Des études théoriques suggèrent que l'effet de la fragmentation n'est apparente que si l'habitat favorable est peu présent dans le paysage, c'est-à-dire inférieur à un seuil de 20-30% (Fahrig 1998, Flather & Bevers 2002). Quelques travaux basés sur des données empiriques ont confirmé cette valeur autour de 30% (Andrén, 1994; Andrén, Delin et al. 1997). Il apparaît qu'en deçà de ce seuil une augmentation de la connectivité peut pallier les effets négatifs de la fragmentation sur la biodiversité (Fahrig and Merriam, 1985).

Le rôle de l'historique des changements de complexité paysagère explique également la présence et la résistance des espèces aux modifications de structure du paysage (Ernault et al., 2006). En effet, le changement d'utilisation des terres et la modification des pratiques agricoles vers une plus forte intensification, depuis les années 50 en Europe, ont entraîné la diminution de la diversité végétale étant donnée la modification de la structuration des paysages (Baessler & Klotz, 2006; Pacha & Petit, 2008). Ainsi l'historique de la gestion agricole du paysage agit sur la dynamique de la diversité végétale. En effet, la pérennité des pratiques agricoles, sur des séquences temporelles de l'ordre du siècle, favorisent la richesse spécifique et la présence des espèces spécialistes au sein des prairies (Gustavsson et al., 2007) en comparaison à de séquences courtes caractérisées par une alternance régulière des pratiques agricoles (par exemple alternance régulière du pâturage et de la fauche).

Les groupes taxonomiques ont des échelles de réponses variables à l'hétérogénéité du paysage, notamment en fonction de leur capacité de déplacement et de leur besoin en types de milieux différents. En règle générale, l'hétérogénéité du paysage est un facteur important pour expliquer la richesse en espèces pour les groupes "mobiles", l'effet étant plus fort dans les parcelles cultivées que dans les prairies permanentes.

Cette variabilité des réponses observées peut en partie être comprise en utilisant une classification des espèces en fonction de leur place dans les chaînes trophiques et de leur degré de spécialisation. Les plantes répondent principalement à des changements à échelle fine de l'ordre du mètre à quelques dizaines de mètres, les herbivores en majorité à des modifications opérant à échelle intermédiaire de l'ordre de la centaine de mètres par exemple pour les insectes herbivores, et les prédateurs à des échelles variables selon leur degré de spécialisation. Parmi ces derniers, les espèces spécialistes sont plus sensibles aux échelles fines, en relation avec la distribution spatio-temporelle de leur ressource, et les généralistes aux échelles larges pouvant aller jusqu'à plusieurs kilomètres pour les rapaces par exemple.

Cette distinction par niveau trophique est intéressante pour raisonner la gestion des composantes de la biodiversité dans les systèmes agricoles : les organismes participant à la production sont soit des plantes, soit des herbivores et peuvent donc être gérés principalement à des échelles fines ou intermédiaires ; les prédateurs qui répondent aux modifications du paysage sur toute une gamme d'échelles différentes, ne sont qu'indirectement liés à la production agricole, en tant qu'auxiliaires ou déprédateurs.

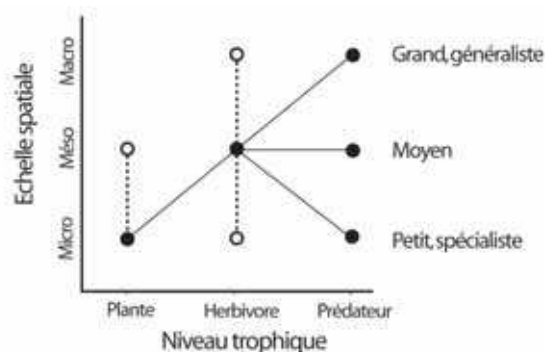


Figure 1.3. Echelles spatiales de réponse caractéristiques des organismes de différents groupes trophiques en fonction de leur degré de spécialisation (d'après Tschardt et al., 2005). Les cercles pleins représentent des réponses très fortement probables, les cercles vides des réponses possibles mais peu fréquentes.

Conclusions

La littérature montre qu'il existe une relation positive entre la diversité spécifique et l'hétérogénéité des habitats, mesurée à des échelles locales, paysagères, voire régionales. Au niveau du paysage, les éléments peu représentés et les zones non agricoles jouent un rôle prédominant de refuge et d'habitat et permettent ainsi l'augmentation de la biodiversité. L'importance des couverts prairiaux et notamment des prairies peu productives dans la composition du paysage est un facteur favorable à la biodiversité.

Les transformations récentes des paysages dans les régions d'agriculture intensive, en favorisant les espaces ouverts aux dépens des éléments semi-naturels plus ou moins boisés, ont entraîné une baisse de la biodiversité. L'homogénéisation du paysage conduit à une banalisation des communautés par diminution des espèces rares et augmentation des espèces communes. Cette dynamique dépend de l'histoire du paysage et en particulier de la vitesse des changements.

Hétérogénéité des habitats : le rôle des éléments non productifs dans et autour de la parcelle

La confusion/synonymie de terminologie existant entre *field margins*, *field boundaries* et *fields trips* a été levée par (Marshall & Smith, 1987 ; Figure 1.3-5).

De nombreuses études (Mineau & McLaughlin, 1996; Cousins & Eriksson, 2001; Sullivan & Sullivan, 2006; Smart et al., 2006) soulignent le rôle important pour la biodiversité d'habitats peu représentés et des éléments non productifs comme refuges (bords de routes, îlots de végétation au milieu des parcelles...). Les effets des bords de champs sur la diversité végétale et animale sont dépendants de l'interaction entre plusieurs facteurs qui ne sont pas toujours étudiés séparément dans la littérature. Les principaux facteurs interagissant sont la gestion de la bordure, l'utilisation agricole des parcelles cultivées, le type de système de production et la structuration du paysage (Le Cœur et al., 2002). Les pratiques culturales réalisées à l'intérieur même des parcelles cultivées exercent des actions de répression indirectes (dérive d'herbicides, flux de nitrate) sur la diversité des espèces de la bordure des champs (De Snoo, 1999). Les bords de champ au sens large incluent les haies, talus, fossés, bords herbeux, bords de cours d'eau, chemins ruraux, bermes de routes... Ils participent à l'hétérogénéité au

niveau du paysage à la fois par la diversité de leur forme, de leur composition floristique et de leur gestion associée aux activités agricoles (Le Coeur et al., 2002).

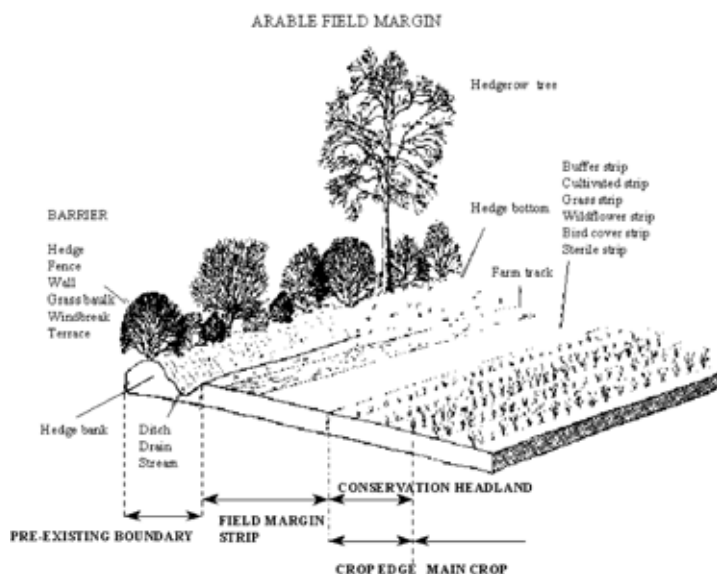


Figure 1.3-5. Définition des bords de champ (Marshall & Smith, 1987).

Néanmoins, un consensus transparait sur le **rôle refuge joué par les bords de champs pour favoriser la diversité végétale** (Le Coeur et al., 2002; Marshall & Moonen, 2002; Marshall, 2005; Cousins, 2006) et augmenter la diversité des arthropodes auxiliaires, carabiques, syrphes et araignées (Marshall, 2004).

Ils sont nécessaires pour les orthoptères en zone de grande culture. Les chemins creux augmentent la richesse des espèces forestières au niveau du paysage (Deckers et al., 2005) et les chemins enherbés celle des insectes floricoles (Dover et al., 2000). Les bordures de champs peuvent être gérées afin d'avoir un rôle conservatoire pour des espèces végétales menacées (Marshall & Moonen, 2002). Ce rôle refuge est plus ou moins efficace selon la nature des espèces végétales en fonction de leur caractère généraliste ou spécialiste ainsi que de leur pouvoir compétitif (Krauss et al., 2004; Cousins, 2006). Les bords de champ favorisent une augmentation de la richesse spécifique et de l'abondance des espèces végétales car elles sont considérées comme source de propagules pour les habitats et parcelles cultivées contigus (Marshall et al., 2006). Il s'agit là d'un exemple de fonctionnement des populations en système source-puits entre deux éléments du paysage (Lepš, 2005). En particulier, la diversité des communautés d'adventices à l'intérieur même des parcelles cultivées est aussi influencée par la structure paysagère. Gabriel et al. (2006), en comparant des paysages plus ou moins marqués par l'activité agricole, montrent que le nombre d'espèces (en particulier les espèces dicotylédones) est très relié à la complexité du paysage, et ces auteurs avancent l'hypothèse d'une contribution des plantes des bordures au maintien de la diversité spécifique.

Même en absence de phytocides comme dans le cas de parcelles conduites **en agriculture biologique, le morcellement du paysage (réduction de la taille des parcelles, présence de haie) semble indispensable à un maintien d'une forte diversité biologique** (van Elsen, 2000).

Contrairement aux espèces végétales et aux arthropodes épigés, **le rôle des bords de champ comme zone refuge pour les organismes du sol a été peu étudié, de même que l'effet de la fragmentation du milieu** (Rantalainen, 2005). Cependant, les bords de champ, les haies peuvent constituer des refuges pour les organismes du sol comme cela a été montré pour les collemboles (Frampton, 2002) et les vers de terre (Brown, 1999). Par exemple, Werff et al. (1998) ont mesuré la vitesse de recolonisation d'un champ par les vers de terre à partir d'un champ contigu : cette vitesse est de 2 m /an pendant 4 ans puis de 11 m /an les années suivantes ; l'apport d'amendement organique (fumier) ne permet pas d'accélérer la recolonisation, alors que la culture en place ainsi que la direction des rangs ont une influence significative. Toutefois, le plus fréquemment, la recolonisation d'un champ par des effectifs importants de vers de terre est liée au développement des populations résiduelles à

l'intérieur de ce champ plus qu'à une recolonisation de l'extérieur par les bordures de ce champ. Ceci est sans doute lié aux plus faibles capacités de dispersion active de ces organismes qui ne peuvent pas rapidement coloniser un milieu d'où ils sont absents même s'il sont présents et abondants dans des parcelles voisines (Hedlund et al., 2004). De plus, l'importance des modes de dissémination passifs (par exemple par la terre transportée sous les roues des tracteurs ou les sabots du bétail) a également été soulignée par Marinissen (1992b) dans des sols de polders hollandais. Il a été également montré pour les vers de terre que les champs en culture continue peuvent être plus favorables que le milieu constitué par les bords de champs (Lagerlöf et al., 2002). Les espèces de vers endogés telles que *Aporectodea caliginosa* et *Alollobophora chlorotica* établissent de fortes densités en milieu agricole dans la mesure où le travail du sol est modéré et des apports organiques (résidus de culture ou fumier) sont réalisés. Alors que les espèces épigées *Lumbricus rubellus* et *L. castaneus* sont plus dépendantes des zones non cultivées (Lagerlöf et al., 2002).

Les effets cités précédemment sont fonction de l'intensité et de la nature des pratiques agricoles subies (Poschlod & Bonn, 1998; Mineau & McLaughlin, 1996; Juttersonke & Arlt, 2002), de la nature des cultures contiguës (Hovd & Skogen, 2005) et de la composition floristique de la bordure et/ou des habitats en connexion (Le Cœur et al., 2002). La diversité végétale des bordures de champs est plus élevée dans des territoires diversifiés en termes de système de production (Tarmi et al., 2002) et plus faible lorsque les pratiques sont intensives (Smart et al., 2002). Une gestion intensive (fauche fréquente et apport fréquent d'herbicides) sur les bords de champs diminue la diversité des lépidoptères, des hétéroptères. **La gestion qui favorise le plus la diversité des carabes et celle des insectes floricoles (papillons, apoïdés...) est la non intervention ou la fauche tardive, après floraison.** Cependant, une gestion "allégée" des bordures dans un but de préservation de la biodiversité peut être ressentie comme une pratique à risque suivant le type de culture par les agriculteurs (cf. Chapitre 3).

Conclusions. Les éléments non productifs inclus dans, ou jouxtant, les parcelles jouent un rôle clé pour la biodiversité dans les paysages agricoles en tant qu'habitat, corridor pour les mouvements ou refuge saisonnier pour de nombreuses espèces. Ils augmentent la diversité végétale et la diversité des insectes auxiliaires. Leur rôle a été moins étudié pour la faune du sol, mais il semblerait qu'ils soient des refuges pour certaines espèces comme des collembolés et des vers de terre. Leur impact sur la biodiversité dépend de leur nature, qui peut aller d'une simple bande enherbée à un ensemble complexe haie-fossé-talus, de la gestion de ces éléments non productifs, de la gestion et des pratiques agricoles dans la parcelle adjacente, mais aussi de la structure du paysage.

Importance de la fragmentation et de la connectivité dans les paysages agricoles

Les fragments interviennent par leur taille, leur forme, leur qualité d'habitat et le contexte paysager dans lequel ils se trouvent. Le contexte paysager détermine comment la taille et la forme des fragments contrôlent les processus de colonisation et les risques d'extinction à long terme. La configuration spatiale des fragments est d'autant plus importante que la disponibilité de l'habitat au niveau du paysage est faible et des petits fragments peuvent être aussi importants pour certains insectes dont des parasitoïdes que des grands (Tscharntke et al., 2002).

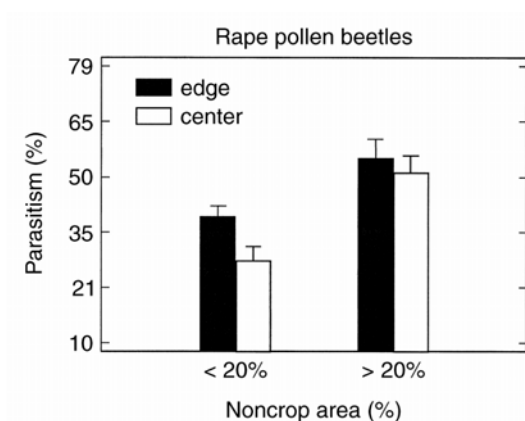


Figure 1.3-6. Parasitisme de la mélégèthe en fonction du pourcentage d'éléments non cultivés dans le paysage (d'après Tscharntke et al., 2002).

Le taux de parasitisme par *Phradis interstitialis* et *P. morionellus* dans les champs de colza, décroît de la bordure vers le centre des parcelles dans les paysages avec <20% de surface non cultivée, alors qu'il ne décroît pas dans les paysages ayant plus de 20% de surface non cultivée. Ceci s'explique par le fait que dans les paysages dominés par les cultures les parasitoïdes sont limités à la bordure des champs, alors que lorsque les éléments semi-naturels sont plus nombreux la densité est forte sur l'ensemble du paysage.

De nombreuses espèces d'insectes réagissent à des valeurs de fragmentation des habitats, en cessant de se déplacer de taches en taches au-delà d'une valeur seuil de distance entre ces dernières. Ces valeurs seuils sont difficiles à établir dans l'absolu, mais des mesures relatives permettent de classer les espèces les unes par rapport aux autres comme l'ont fait With et al. (2002) pour une espèce de coccinelle native et une autre exotique et invasive (*Harmonia axyridis*), cette dernière présentant assez logiquement une plus grande tolérance à la fragmentation que la première. Même si les études traitant de ce sujet pour la faune du sol ne sont pas fréquentes, certains auteurs ont démontré que la fragmentation des habitats naturels et la structure du paysage ont un impact sur la densité et la diversité des communautés d'invertébrés édaphiques. Chust et al. (2003a, 2003b) ont par exemple démontré que la structure du paysage influence la richesse et la composition spécifique des communautés de collemboles dans les Pyrénées françaises. Haskell (2000) a mis en évidence l'impact d'une route sur les communautés de macroinvertébrés édaphiques d'une forêt des Appalaches : il constate que l'abondance de ces macroinvertébrés est diminuée sur 100 m de part et d'autre de la route, et que la richesse spécifique est affectée dans le même sens sur une distance d'environ 20 m.

Le lien entre la fragmentation du paysage, la richesse spécifique et l'abondance des espèces végétales est parfois controversé dans la littérature (Burel et al., 1998; Adraens et al., 2006; Debinski & Holt, 1999). Cependant un consensus semble apparaître sur une **diminution de la diversité végétale à l'échelle spécifique** (Luoto et al., 2003) **et génétique** (Joshi et al., 2006) **lorsque la fragmentation augmente**. En effet, le changement d'utilisation des terres et la modification des pratiques agricoles vers une plus forte intensification, depuis les années cinquante en Europe, ont entraîné la diminution de la diversité végétale étant donné la modification de la structuration des paysages (Baessler & Klotz, 2006; Pacha & Petit, 2008).

La variation des effets de la fragmentation provient de la qualité des fragments (Dauber et al., 2006), de la densité de fragments dans la matrice paysagère (Jules & Shahani, 2003), de la surface de ces fragments (Krauss et al., 2004; Joshi et al., 2005) et des connexions entre eux (Van Buskirk & Willi, 2004). Dauber et al. (2006) ont étudié la richesse spécifique et la composition des communautés de fourmis dans les prairies semi-naturelles de Suède centrale. Dans cette étude, la taille des parcelles de prairies résiduelles n'a pas d'influence sur la richesse spécifique ; les auteurs mettent en évidence que, plus que la fragmentation de ce type de prairies, l'abandon du mode d'usage traditionnel des prairies est à l'origine de modifications de la composition spécifique de la communauté.

Une connectivité élevée a un effet positif sur la diversité végétale à l'échelle spécifique (Lindborg & Eriksson, 2004) et génétique (Honnay et al., 2007; Prentice et al., 2006) par la création de corridors (Deckers et al., 2004). Cette fragmentation influence fortement les processus de migration et donc d'extinction/colonisation au sein des populations à l'origine de la théorie des métapopulations (Mildèn et al., 2006). En effet, **les phases de colonisation sont plus souvent observées dans des fragments d'habitats de surface étendue et régulièrement connectés** (Dupré & Ehrlén, 2002). Ainsi, la diminution de la taille des fragments possédant les caractéristiques écologiques propices à l'installation des populations végétales conduit à la diminution de la taille des populations et à une augmentation de leur isolement (Jelinski, 1997). Quinn et Robinson (1987) ont montré, en conditions expérimentales, que l'augmentation de la subdivision de parcelles expérimentales, favorisant ainsi la densité d'habitats différents, augmentait le nombre de familles et d'espèces végétales. L'augmentation du nombre et de la longueur des bordures de carrés expérimentaux favorise l'installation des espèces à croissance lente et à émergence tardive en bordures, alors que les espèces compétitives colonisent les centres des carrés expérimentaux.

L'effet de la fragmentation du milieu, de l'existence de corridors pour les organismes de la mésofaune du sol a été étudié expérimentalement par Rantalainen et al. (2005, 2006) dans des systèmes de dimension réduite (petites zones 25 cm x 25 cm et grandes zones 236 cm x 236 cm) mais correspondant à la dimension des organismes considérés. Ces auteurs ont montré que la fragmentation de l'habitat induit une diminution de la densité des microarthropodes. La richesse spécifique des microarthropodes augmente avec la taille des fragments.

Conclusion. La fragmentation des habitats semi-naturels, incluant les prairies permanentes, a en général un effet négatif sur la diversité végétale à l'échelle spécifique et génétique. La connectivité du paysage, assurée par la perméabilité de la mosaïque ou par des corridors, peut pallier pour certains groupes les effets négatifs de la fragmentation. Cette continuité des éléments semi-naturels participe à la création d'une trame verte au sein des paysages agricoles. Il faut cependant noter que **l'interaction avec les pratiques agricoles est très importante pour définir la qualité des habitats et que la pérennité des pratiques extensives doit être assurée pour avoir une action positive sur la biodiversité.**

1.3.2.2. Rôle pour les espèces patrimoniales (dont messicoles)

La régression de la flore messicole est un phénomène qui a commencé dès le début du 20^e siècle. La possibilité de mettre en valeur des terres à faible potentiel et l'homogénéisation du paysage (disparition des pelouses, remembrement) ont contribué de façon importante à la disparition de ces espèces très liées à des milieux particuliers (Meerts, 1993). Aussi, la conservation de zones en périphérie des parcelles où les stocks de semences seraient encore potentiellement importants (bords de champs, haies, anciens chemins) semble être un outil indispensable à un maintien en général de la biodiversité de la flore adventice (Moonen & Marshall, 2001) mais aussi à la conservation des espèces aujourd'hui devenues rares (Wilson, 1989).

Les agro-écosystèmes abritent la moitié des 500 espèces d'oiseaux qui se reproduisent sur le continent européen. C'est parmi cette communauté que l'on trouve la proportion d'espèces menacées la plus importante (environ 125 espèces), loin devant les zones humides. Les agro-écosystèmes sont ainsi des milieux à forts enjeux pour la conservation de nombreuses espèces d'oiseaux. L'analyse des raisons du déclin de l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax*, (environ 90% des effectifs ont disparu au cours des 18 dernières années) montre que la disparition progressive des systèmes de polyculture-élevage dans cette région, mais aussi le fauchage précoce (en particulier des luzernes) qui détruit une partie des pontes, et le labour des prairies qui raréfie les disponibilités alimentaires (criquets) pour les poussins de l'outarde en sont à l'origine (Bretagnolle & Inchausti, 2005; Bretagnolle, 2006).

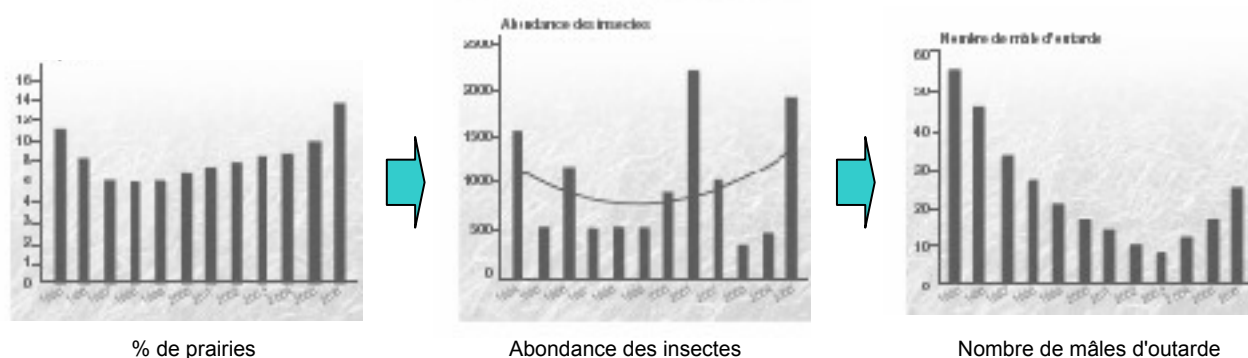


Figure 1.3-7. Dans une zone de culture céréalière intensive de 500 km² au sud des Deux-Sèvres, la réduction jusqu'en 1998 de la fraction des milieux prairiaux, milieux refuges pour de nombreuses populations d'insectes et micromammifères, a induit une forte réduction de la population d'outardes ; l'augmentation de la fraction des milieux prairiaux depuis 1998 a permis une augmentation de la population d'outardes enregistrée depuis 2002 (d'après Bretagnolle et al., 2001).

1.3.2.3. Rôle pour la diversité ou la composition fonctionnelles

Comme pour l'impact des pratiques agricoles au niveau parcelle, très peu de travaux analysent l'impact de l'agriculture sur la composante fonctionnelle de la biodiversité via la structuration d'ensembles d'habitats aux échelles supérieures à la parcelle. Ces travaux se résument presque

toujours à des études portant là encore sur des groupes taxonomiques, mais où le fort lien qui existe entre ces groupes et une ou des fonction(s) permet malgré tout de raisonner en terme de diversité fonctionnelle.

En particulier, une synthèse des travaux publiés traitant des effets de la structure du paysage sur l'intensité du service écologique de contrôle des insectes ravageurs des cultures (comparaison entre paysages complexes et hétérogènes ayant une forte proportion d'habitats non cultivés, et paysages peu complexes et relativement homogènes comportant peu d'éléments non cultivés) a montré que **dans 74% des cas les populations d'auxiliaires étaient plus nombreuses dans les paysages complexes, et dans 45% des cas les ravageurs étaient moins nombreux dans ces mêmes paysages complexes** (Bianchi et al., 2006). La même synthèse établit que **l'activité plus forte des auxiliaires dans les paysages complexes est liée dans 80% des cas à des habitats herbacés (jachères, bords de champs), dans 71% des cas à des habitats boisés et dans 70% des cas à des paysages en mosaïque à habitats en taches**. Ces paramètres structuraux sont donc importants pour favoriser les auxiliaires ; de ce fait les paysages diversifiés et complexes sont plus aptes à préserver la biodiversité fonctionnelle et par conséquent à supporter le service écologique de contrôle des bioagresseurs (Bianchi et al., 2006). La structure d'un paysage et notamment la répartition des divers milieux semi-naturels affectent ainsi indirectement le niveau d'expression du service écologique de contrôle des bioagresseurs. Ainsi, les espèces mobiles répondent à la proportion d'espaces non cultivés à l'échelle du paysage : les araignées Lynphiidés se déplacent sur plusieurs kilomètres en faisant du "balloning" (déplacement aérien passif grâce à un amas très lâche de fils de soie enchevêtrés faisant office de "voile") (Schmidt & Tscharntke, 2005), les micro-hyménoptères se déplacent quant à eux sur quelques centaines de mètres à deux ou trois kilomètres (Kruess & Tscharntke, 1994; Thies et al., 2005; Roschewitz et al., 2005b).

Des publications non prises en compte dans cette revue bibliographique soulignent la même importance de la complexité structurale des paysages pour une expression accrue du service écologique de contrôle naturel des bioagresseurs. Ainsi, Volkl et Stechmann (1998) rapportent que le parasitisme du puceron noir de la fève *Aphis fabae*, sur plusieurs plantes hôtes (fève, betterave fourragère, adventices), a augmenté avec le degré de complexité du paysage. Shrewsbury et Raupp (2006) le mentionnent même au sujet de paysages urbains aux Etats-Unis, dont la complexité structurale favorise l'action d'araignées prédatrices d'insectes phytophages pour le bénéfice de plantes ornementales.

De façon similaire, (Ricketts et al., 2008) ont synthétisé les résultats de 23 études - représentant 16 cultures sur cinq continents - pour estimer l'importance du service de **pollinisation** en fonction de la distance aux habitats naturels ou semi-naturels. Ils ont trouvé un fort déclin exponentiel tant pour la richesse des pollinisateurs que pour le taux de visite des fleurs. Ce dernier diminue très rapidement jusqu'à atteindre 50% de sa valeur maximale à 0,6 km d'un habitat naturel, alors que la richesse n'atteint ce taux de perte qu'à 1,5 km (Figure 1.3-8).

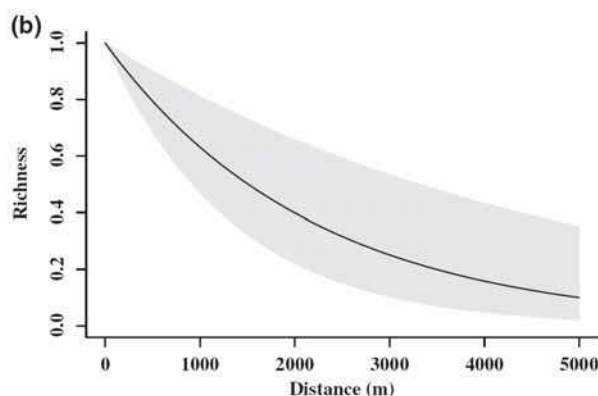


Figure 1.3-8. Relation entre la richesse en pollinisateurs et l'isolement par rapport aux habitats semi-naturels. La courbe de décroissance de la richesse est basée sur le déclin global et intervalle de confiance de 90%. La distance à laquelle la richesse tombe à 50% du maximum est égale à 1507 m (d'après Ricketts et al., 2008).

Conclusion

La structure du paysage et notamment la répartition des divers milieux semi-naturels, leur connectivité, leur répartition par rapport aux cultures, affectent indirectement la présence/diversité

d'espèces importantes pour des services écologiques tels que le contrôle des bioagresseurs ou la pollinisation. En particulier, l'abondance des éléments semi-naturels adjacents aux cultures est favorable à la présence d'organismes assurant le contrôle des ennemis des cultures ou la pollinisation.

1.3.3. Importance relative des pratiques agricoles, systèmes de production et structuration du paysage

Structure du paysage et modes de production agissent simultanément sur la biodiversité, parfois en synergie, parfois en opposition l'effet de l'un limitant les effets potentiels de l'autre. La question se pose alors d'évaluer la part de l'un et des autres sur l'état et la dynamique de la biodiversité.

1.3.3.1. Structure du paysage et intensification de l'agriculture conventionnelle

En Europe, les facteurs opérant à l'échelle du paysage et en premier l'intensité d'usage des systèmes de production, puis la structure du paysage et plus spécifiquement la connectivité, ont plus d'importance pour expliquer l'état de la biodiversité que les facteurs locaux (Schweiger et al., 2005). Par exemple, alors que les terrains cultivés et les prairies artificielles sont délaissés par les chauves-souris, les bosquets, les points d'eau, les prairies et les haies sont très attractifs à condition que ces éléments du paysage restent connectés (Walsh & Harris, 1996). En effet, les haies sont des terrains de chasse particulièrement fréquentés par plusieurs espèces qui trouvent à l'abri de la végétation une nourriture abondante (Walsh & Harris, 1996; Goïti et al., 2003; Russ et al., 2003). Pour le Petit rhinolophe, la présence d'une haie à proximité immédiate du gîte est déterminante pour son occupation (Motte & Libois, 2002). Pour les oiseaux inféodés aux prairies, une certaine hétérogénéité des pratiques agricoles à l'échelle du paysage semble favorable (Benton et al., 2003).

En évaluant la part relative de l'intensification de l'agriculture et de l'hétérogénéité du paysage induite par les éléments semi-naturels ou trame verte, dans 25 paysages européens, Billeter et al. (2008) ont montré que, **au niveau du paysage, la richesse spécifique de tous les groupes taxonomiques considérés (plantes vasculaires, oiseaux et cinq groupes d'arthropodes) augmente avec la proportion d'éléments semi-naturels dans les paysages. Les effets de l'intensification sont variables selon les groupes** et il a pu être montré que la richesse des oiseaux et des plantes vasculaires diminue avec l'augmentation de l'utilisation des engrais (Figure 1.2-9).

La forte intensité d'utilisation des terres s'ajoute à la diminution des éléments semi-naturels pour provoquer une baisse de biodiversité gamma chez les arthropodes et notamment chez les abeilles sauvages (Hendrickx et al., 2007). A un niveau hiérarchique inférieur, la baisse de biodiversité s'explique aussi par une baisse de la diversité bêta et par celle de la diversité alpha pour laquelle chaque groupe manifeste une diminution du nombre d'espèces avec l'augmentation de l'intensité d'utilisation des terres. Pour les plantes, la richesse des espèces natives, pérennes, clonales et de grande valeur patrimoniale est particulièrement favorisée par la présence d'habitats semi-naturels et un mode de production peu intensif (Liira et al., 2008). A l'échelle de l'exploitation, une augmentation de l'intensité des pratiques agricoles tend à diminuer la diversité végétale (Van Buskirk & Willi, 2004).

Conclusion

Globalement, l'intensification de l'agriculture conventionnelle a des effets variables selon les groupes taxonomiques considérés et les pratiques incluses dans les modes de production. A contrario l'hétérogénéité du paysage et en particulier l'importance des éléments semi-naturels ont un effet positif sur de nombreux groupes taxonomiques.

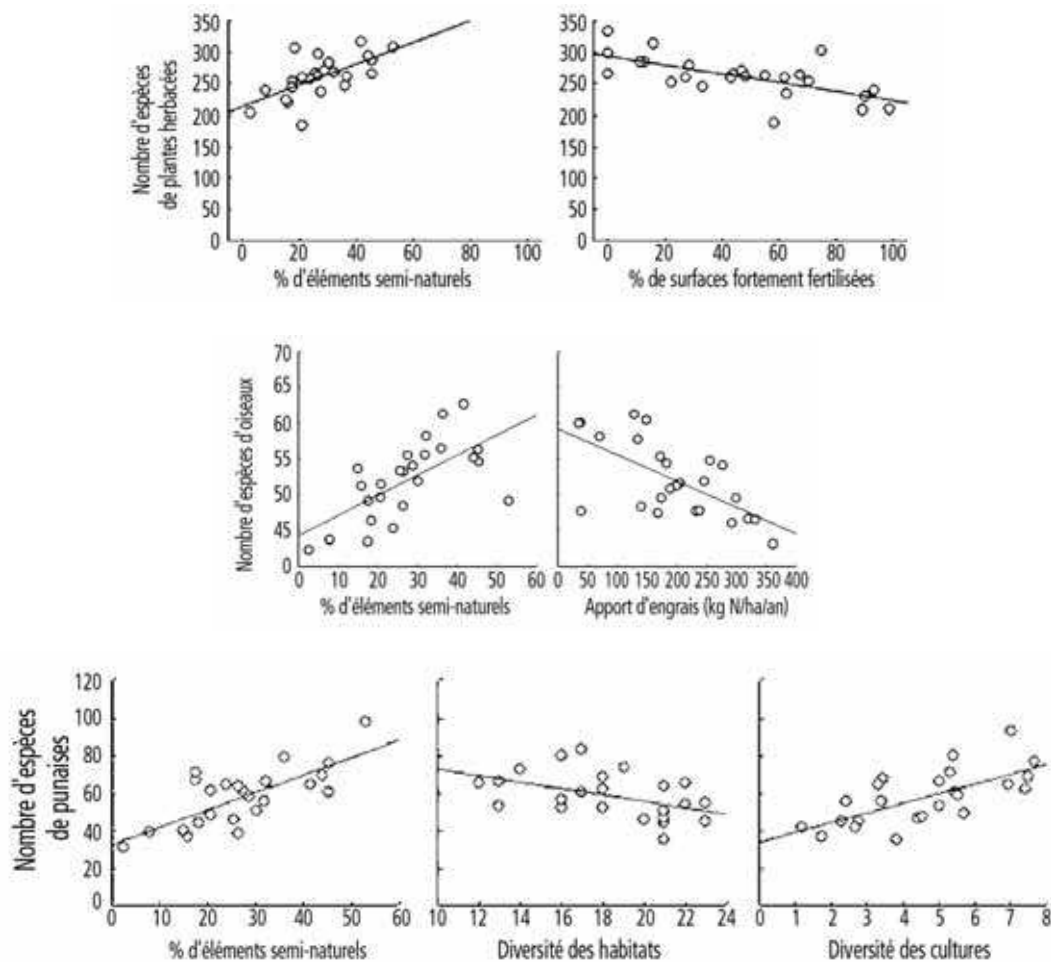


Figure 1.2-9. Relations, au sein de 25 paysages européens, entre la richesse spécifique des plantes herbacées, des oiseaux ou des punaises et divers paramètres : l'hétérogénéité du paysage exprimée par le pourcentage d'éléments semi-naturels, la diversité des habitats ou des cultures, et l'intensification de l'utilisation des terres (apports d'engrais). D'après Billeter et al. (2008).

Synthèse des résultats obtenus dans 25 paysages de 16 km² localisés dans 7 pays européens : France, Belgique, Hollande, Allemagne, Suisse, République Tchèque et Estonie.

1.3.3.2. Structure du paysage et agriculture biologique

Un certain nombre de projets de recherche ont évalué les effets respectifs de la structure/complexité du paysage et des modes de production agricole en comparant l'impact de l'agriculture biologique avec celui de l'agriculture conventionnelle dans des paysages plus ou moins complexes.

Les groupes taxonomiques ont des échelles de réponses variables à l'hétérogénéité ou la complexité du paysage. En règle générale, **l'hétérogénéité du paysage est un facteur important pour expliquer la richesse en espèces pour les groupes "mobiles"**, l'effet étant plus fort dans les parcelles cultivées que dans les prairies permanentes. Ainsi, pour les papillons et les coléoptères carabiques, l'effet du paysage est très fort et masque l'effet du mode de production. La richesse spécifique des carabiques dans une parcelle de blé est tout d'abord dépendante de la structure du paysage et augmente avec le taux de zones enherbées (zones d'hibernation des reproducteurs de printemps), quel que soit le système de production (biologique ou conventionnel) (Purtauf et al., 2005). Pour les papillons qui ne dépendent pas trop des cultures, l'hétérogénéité du paysage augmente la diversité spécifique et a un effet à toutes les échelles sur la composition des communautés. Cet effet est supérieur à celui des systèmes de production (Weibull et al., 2000).

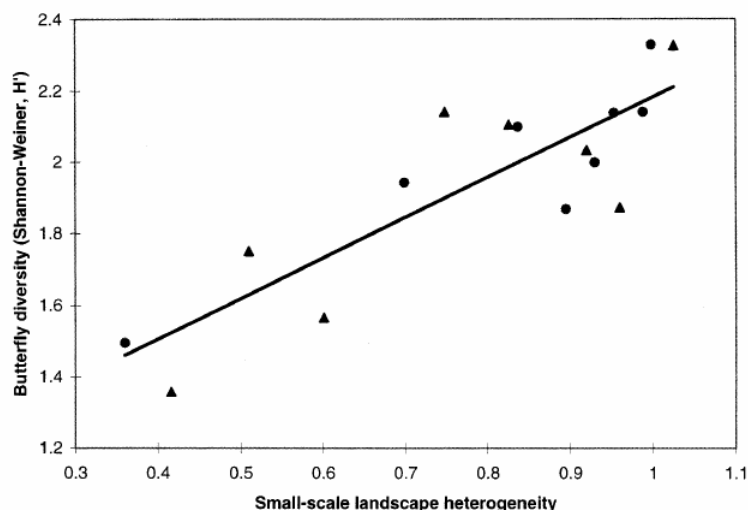


Figure 1.3-10. Les effets de l'hétérogénéité du paysage à échelle fine sur la diversité spécifique des papillons, dans des exploitations biologiques (représentées par des cercles) et des exploitations conventionnelles (triangles). D'après Weibull et al., 2000.

La production biologique et l'hétérogénéité du paysage augmentent la diversité spécifique des abeilles (Holzschuh et al., 2007). Pour les communautés d'araignées, la structure du paysage agit sur la richesse spécifique alors que les modes de production vont avoir un impact sur l'abondance, l'agriculture biologique ayant l'impact le plus favorable en particulier sur les araignées prédatrices et favorisant ainsi le contrôle des ennemis des cultures (Schmidt et al., 2005). Pour les plantes, un compromis a pu être mis en évidence entre la structure du paysage et l'intensification de l'agriculture avec la présence d'un seuil de complexité du paysage au-delà duquel l'effet des pratiques a peu d'importance sur la biodiversité (c'est le cas pour les références ci-dessus) et en deçà duquel la mise en place de systèmes de production peu intensifs a un effet positif sur la biodiversité (Roschewitz et al., 2005a).

Pour la faune du sol, l'effet bénéfique de l'agriculture biologique s'exprime non seulement sur la parcelle cultivée mais aussi sur les bordures et les haies voisines (Petersen et al., 2006). Toutefois, il est constaté que dans le cas des espèces rares, la restauration de ces espèces n'est pas systématiquement favorisée par les pratiques liées à l'agriculture biologique (Albrecht & Mattheis, 1998 ; Hyvönen, 2007).

Un accompagnement des pratiques non chimiques par une structuration du paysage (création de haies, de zones réservoirs) apparaît indispensable à une restauration d'espèces à valeur patrimoniale (van Elsen, 2000).

Pour les vergers, environnements local et paysager, pratiques culturales et aménagements (ou structure) du verger interfèrent largement. Seules quelques études récentes (Debras et al., 2006; Agerberg, 2007) ont quantifié l'importance de chacun de ces facteurs. Agerberg (2007) a ainsi montré que l'environnement local des vergers de pommiers du sud-est de la France et les traitements phytosanitaires avaient un pouvoir explicatif de la composition des communautés d'oiseaux comparable (environ 25%), et supérieur pour ce même paramètre à celui de l'environnement paysager (environ 15%).

Conclusion. Pour quelques groupes taxonomiques, il a été montré que l'hétérogénéité du paysage a un effet prépondérant sur la richesse spécifique par rapport aux modes production. Il s'agit d'espèces mobiles, ayant une échelle de déplacement intermédiaire (échelle du paysage). Pour les plantes il semble exister un compromis entre structure du paysage et mode de production pour déterminer les facteurs principaux favorisant la biodiversité. Pour la faune du sol les effets bénéfiques de l'agriculture biologique se limitent à la parcelle et son environnement immédiat.

1.3.3.3. Prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des organismes pour prédire les effets de l'intensification des pratiques agricoles et de l'hétérogénéité du paysage

La majorité des études a analysé les effets de l'agriculture par grands groupes taxonomiques, en se focalisant sur leur richesse spécifique ou leur composition en espèces. Les perceptions de l'hétérogénéité du paysage et l'inféodation aux parcelles cultivées des organismes diffèrent selon les espèces, une vision plus fonctionnelle de la biodiversité, considérant notamment la mobilité et le degré de spécialisation trophique, peut être adoptée pour comprendre les effets relatifs de l'intensification des pratiques agricoles et de l'hétérogénéité du paysage.

Pour les espèces sessiles ou peu mobiles, la biodiversité est logiquement déterminée essentiellement par les conditions de milieu dépendant des pratiques au niveau parcellaire. La diversité de ces espèces sera faible en cas d'intensification pour les systèmes de culture annuelle ou pérenne, surtout dans les paysages simplifiés. Elle pourra être favorisée par des modes de production biologique ou intégrée, et sera plus élevée pour les systèmes extensifs d'élevage à base d'herbe, et intermédiaire pour les systèmes de polyculture-élevage. On peut tout de même poser l'hypothèse qu'une augmentation de la connectivité au niveau des paysages agricoles, pourrait favoriser certaines espèces en augmentant la taille de leur habitat.

Pour les espèces mobiles, la structure du paysage joue un rôle majeur qui peut compenser en quasi-totalité ou pour partie les effets négatifs de certaines pratiques. Cet effet est surtout marqué pour les systèmes à base de cultures annuelles ou pérennes. Certains travaux suggèrent qu'il existe un seuil de composition (rapport entre éléments semi-naturels et parcelles cultivées) et de connectivité du paysage en deçà duquel l'influence des pratiques sur la diversité spécifique est dominante, alors qu'au-delà le rôle de compensation du niveau paysage s'exprime. Pour les systèmes d'élevage à base d'herbe, il apparaît que même pour les espèces mobiles la gestion de la fauche et du pâturage est un élément clé de la réponse de la biodiversité.

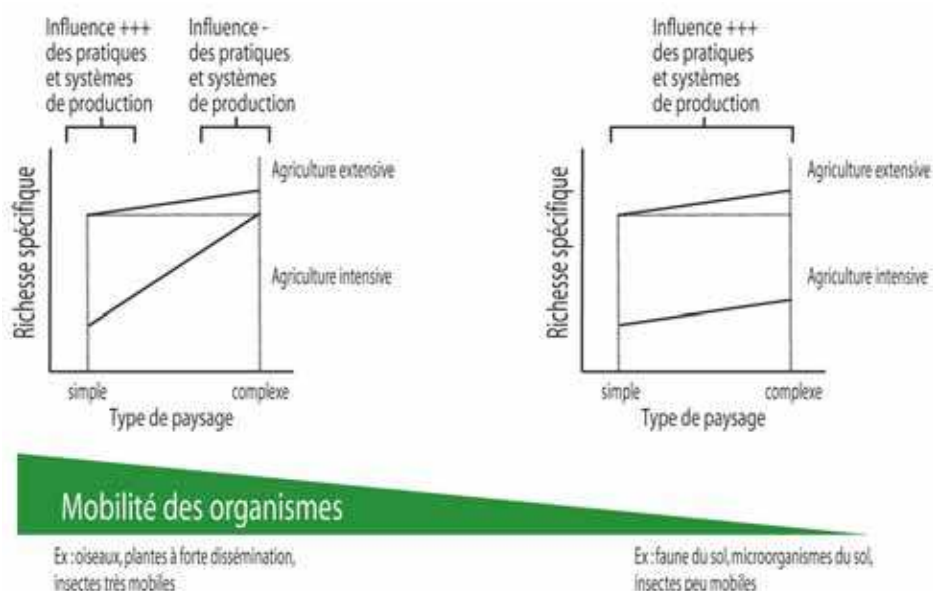


Figure 1.3-11. Schématisation des effets de la complexité du paysage et du niveau d'intensification de l'agriculture sur la richesse spécifique à l'échelle du paysage, en fonction de la mobilité effective des organismes (modifié d'après Roschewitz et al. 2005).

Les espèces les plus affectées par les modifications d'hétérogénéité du paysage sont donc les espèces mobiles, spécialistes et celles dont l'échelle de perception est voisine de celle du grain du paysage (par exemple, organisme dont le rayon d'action est de l'ordre de grandeur de la taille du parcellaire). Pour ces espèces mobiles, la structure du paysage peut compenser en partie les effets négatifs des pratiques

alors que pour des espèces peu mobiles telles que les plantes, il existe un seuil d'hétérogénéité du paysage en deçà duquel les modifications de système de production sont nécessaires pour favoriser la biodiversité.

Au final, la richesse spécifique apparaît donc comme un paramètre intéressant mais très partiel pour évaluer l'effet de l'agriculture sur la biodiversité. Ces effets se traduisent en effet avant tout par des modifications de composition des communautés, avec remplacement d'espèces en fonction de leurs traits fonctionnels. Ainsi, les espèces d'oiseaux spécialistes répondent négativement aux traitements pesticides, et sont alors remplacées par des espèces généralistes, qui donc répondent positivement aux traitements pesticides !

1.4. Indicateurs et biodiversité

1.4.1. Indicateurs : concepts et méthodologie

. Qu'est-ce qu'un indicateur ?

Dans sa définition la plus générale, un indicateur est une information (qualitative ou quantitative) utilisée pour évaluer l'état ou l'évolution d'un système généralement complexe, et que l'on peut difficilement appréhender de manière directe. L'autre finalité des indicateurs est d'aider à prendre des décisions, *a priori*, en cours de fonctionnement du système ou *a posteriori*. Les indicateurs sont utilisés dans des domaines extrêmement variés et parfois depuis assez longtemps, comme par exemple dans le domaine démographique (taux de natalité, par exemple), économique et financier (CAC40), scientifique (facteur d'impact des revues).

Toute variable calculée ne peut être considérée comme un indicateur, à l'instar de la teneur en nitrates de l'eau qui ne devient outil d'évaluation et de décision qu'à partir du moment où on l'associe à une norme (50 mg/l défini comme seuil de potabilité). Au même titre, une richesse spécifique ou l'abondance d'une espèce ne deviennent significatives (évaluation de l'état de la biodiversité ou aide à la prise de décision), que lorsqu'elles sont associées à des éléments tels que les seuils minimaux pour éviter la disparition d'une espèce, le degré de rareté ou l'intérêt écologique d'une espèce, la richesse spécifique maximale ou souhaitable d'un écosystème.

Selon Gras et al. (1989), "Les indicateurs sont des variables [...] qui fournissent des renseignements sur d'autres variables plus difficiles d'accès [...]. Les indicateurs servent aussi de repère pour prendre une décision...". Mitchell et al. (1995) proposent la vision suivante des indicateurs : "Ils fournissent des informations au sujet d'un système complexe en vue de faciliter sa compréhension [...] aux utilisateurs de sorte qu'ils puissent prendre des décisions appropriées qui mènent à la réalisation des objectifs". Une confusion naît parfois du caractère très polysémique du terme "indicateur". A l'intérieur de la communauté scientifique, les indicateurs recouvrent en effet des notions très différentes, de la simple variable qui mesure l'état d'un système (ex : un niveau de population d'une espèce), à des indicateurs calculés et agrégeant une information plus complexe. Il est donc essentiel de bien préciser à quel type d'indicateur l'on se réfère.

Sur le plan scientifique, les indicateurs sont des outils relativement récents, mais qui font l'objet d'une littérature abondante, et possèdent désormais leurs revues spécialisées (Ex : *Ecological indicators*). Pas moins de 6 000 références bibliographiques peuvent être identifiées pour l'année 2006 dans la base de données *Web of Science* (Figure 1.4-1) sur le thème des indicateurs. Ces références couvrent globalement le champ de l'évaluation environnementale, mais aussi de variables mesurant l'état de systèmes, et considérées comme "indicateurs".

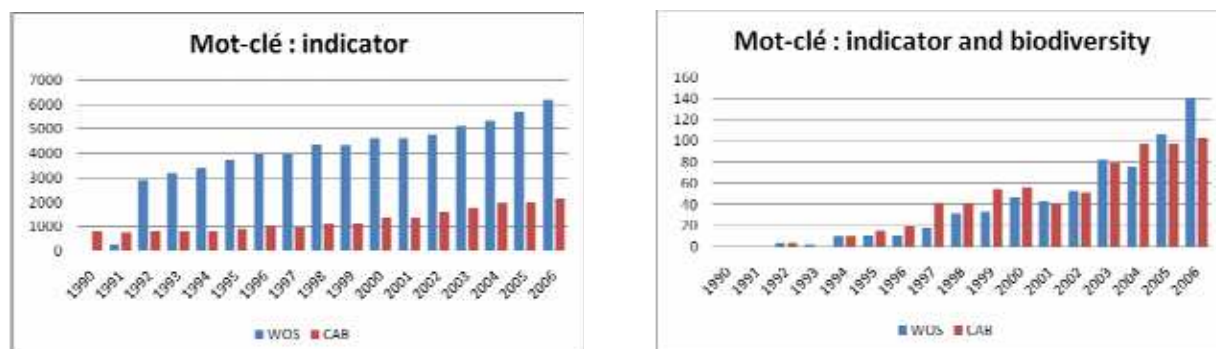


Figure 1.4-1. Références (nombre pour tous types de support) identifiées avec les mots-clés "Indicateur" ou "Indicator and biodiversity" dans les bases de données Web of Science et CAB Abstracts (mots-clés présents dans le titre, résumé...).

On constate un décollage net de cette thématique au début des années 90, avec une progression constante du nombre de publications sur le sujet. Le nombre d'articles, d'ouvrages ou de communications qui associent les termes "indicateur" et "biodiversité" est par contre plus faible (moins de 5%), mais cela représente malgré tout actuellement plus de 100 références par an.

. Méthodologie

Des recherches sur la méthodologie des indicateurs sont aussi publiées. Des auteurs ont notamment focalisé leur attention sur des questions telles que la sélection des indicateurs (Mitchell et al., 1995), leur agrégation (Nardo et al., 2005; Jollands, 2006), leur validation (Bockstaller & Girardin, 2003; Cloquell-Ballester et al., 2006). Girardin et al. (1999) identifient cinq étapes dans le développement d'un indicateur : 1) la définition préalable des objectifs et l'identification des utilisateurs finaux, 2) la construction des indicateurs, 3) la sélection des seuils de référence, 4) l'analyse de sensibilité des indicateurs et 5) la validation des indicateurs.

La question de la validation est importante, et un indicateur ne peut être évalué comme la sortie d'un modèle. Trois types de validation peuvent être proposées (Bockstaller et al., 2003) : 1) la "design validation" qui consiste à faire évaluer la construction de l'indicateur par des experts, par exemple par la publication dans des revues scientifiques, 2), l'"output validation" où les valeurs de l'indicateur sont confrontées à des données réelles, en prenant garde qu'elles soient de même nature (ex : l'indicateur peut évaluer un risque de pollution et la donnée réelle mesure l'état réel de la pollution), et 3) la "end-use validation" qui évalue l'intérêt de l'indicateur pour l'utilisateur final et la faisabilité de sa mise en œuvre (notamment l'accès facile aux informations nécessaires au calcul de l'indicateur).

1.4.2. Indicateurs, environnement et agriculture

La montée en puissance des préoccupations environnementales s'est traduite depuis les années 80 par une véritable explosion des indicateurs (Riley, 2001). Cette explosion a principalement concerné les questions de pollution diffuse de l'eau, de l'air et des sols, ainsi que le thème de l'énergie, et dans une moindre mesure les questions de biodiversité (Rigby et al., 2001; Rosnoblet et al., 2006). Elle peut s'expliquer par l'impérieuse nécessité de prendre des décisions en matière d'environnement, associée à la complexité des systèmes naturels et humains et la difficulté d'accès à certaines informations (contraintes techniques, coût d'acquisition en temps ou en argent). En 1994, Harper et al. (1994) soulignent l'importance des indicateurs pour évaluer le niveau de biodiversité des territoires. Les indicateurs doivent répondre à des critères, et plusieurs auteurs et institutions ont proposé des listes de critères, à l'instar de l'UNEP (Encadré 1.4-1).

Une revue des principales méthodes utilisées pour évaluer les impacts environnementaux des systèmes d'exploitation et des systèmes de culture a récemment été proposée par Bockstaller et al. (2008). Certains éléments du présent texte reprennent cette analyse. Les méthodes à base d'indicateurs sont de nature extrêmement variées, même lorsque l'on restreint l'analyse aux indicateurs relatifs aux relations entre agriculture et environnement : nature des objectifs (évaluation, aide à la décision, problématiques scientifiques, politiques, économiques, organisationnelles...), nature des cibles (groupes sociaux, institutions...), mode de construction (dont le niveau de complexité et d'agrégation), échelle de pertinence, etc. Le terme générique d'indicateur correspond donc à un ensemble d'outils, ce qui nécessite toujours une clarification (Riley, 2001).

Des indicateurs ont été développés aux niveaux national et international, (ex : Union Européenne, Delbaere & Serradilla, 2004) mais aussi régional (Payraudeau & van der Werf, 2005), de l'exploitation agricole (Eckert et al., 2000; van der Werf & Petit, 2002; Hülsbergen, 2003; Meyer-Aurich, 2005), du champ et du système de culture (Bockstaller et al., 1997; López-Ridaura et al., 2005).

Encadré 1.x-1. Critères de qualité des indicateurs de biodiversité (UNEP, 2003)

On individual indicators:

- 1. Policy relevant and meaningful.** Indicators should send a clear message and provide information at a level appropriate for policy and management decision making by assessing changes in the status of biodiversity (or pressures, responses, use or capacity), related to baselines and agreed policy targets if possible.
- 2. Biodiversity relevant.** Indicators should address key properties of biodiversity or related issues as state, pressures, responses, use or capacity.
- 3. Scientifically sound.** Indicators must be based on clearly defined, verifiable and scientifically acceptable data, which are collected using standard methods with known accuracy and precision, or based on traditional knowledge that has been validated in an appropriate way.
- 4. Broad acceptance.** The power of an indicator depends on its broad acceptance. Involvement of the policy makers, and major stakeholders and experts in the development of an indicator is crucial.
- 5. Affordable monitoring.** Indicators should be measurable in an accurate and affordable way and part of a sustainable monitoring system, using determinable baselines and targets for the assessment of improvements and declines.
- 6. Affordable modelling.** Information on cause-effect relationships should be achievable and quantifiable, in order to link pressures, state and response indicators. These relation models enable scenario analyses and are the basis of the ecosystem approach.
- 7. Sensitive.** Indicators should be sensitive to show trends and, where possible, permit distinction between human-induced and natural changes. Indicators should thus be able to detect changes in systems in time frames and on the scales that are relevant to the decisions, but also be robust so that measuring errors do not affect the interpretation. It is important to detect changes before it is too late to correct the problems being detected.

On the set of indicators:

- 8. Representative.** The set of indicators provides a representative picture of the pressures, biodiversity state, responses, uses and capacity (coverage).
- 9. Small number.** The smaller the total number of indicators, the more communicable they are to policy makers and the public and the lower the cost.
- 10. Aggregation and flexibility.** Indicators should be designed in a manner that facilitates aggregation at a range of scales for different purposes. Aggregation of indicators at the level of ecosystem types (thematic areas) or the national or international levels requires the use of coherent indicators sets (see criteria 8) and consistent baselines. This also applies for pressure, response, use and capacity indicators.

Les indicateurs agri-environnementaux peuvent aussi concerner des thèmes comme la gestion des minéraux (ten Berge et al., 2002; Goodlass et al., 2003) ou des pesticides (Maud et al., 2001; Reus et al., 2002; Devillers et al., 2005).

Maurizi & Verrel (2002) présentent une série de définitions de la notion d'indicateur en environnement. Ces définitions sont étroitement liées à l'expérience et aux disciplines des auteurs. Les auteurs qui travaillent sur l'évaluation de l'état de santé de l'écosystème ou de la biodiversité se réfèrent souvent à des caractéristiques physico-chimiques du sol, ou à la présence ou l'abondance d'espèces ou de taxons (Carignan & Villard, 2002; Clergué et al., 2005). D'autres auteurs qui travaillent en agronomie ou en économie (appliquée à l'environnement ou à l'agriculture) basent leurs indicateurs sur des sorties de modèles (Meyer-Aurich, 2005) tandis que pour d'autres agronomes, l'utilisation d'indicateurs peut se justifier par l'impossibilité d'utiliser pour certaines applications des mesures directes au champ (coût en temps et en argent, fluctuations dans le temps et l'espace) ou des modèles (absence de modèle, modèles non validés, trop imprécis ou nécessitant des données difficiles à acquérir (Bockstaller et al., 1997).

L'Analyse de Cycle de Vie (ACV) ou "Life Cycle Assessment" (LCA) est une des méthodes les plus courantes en évaluation environnementale. Elle vise à évaluer l'impact environnemental d'un produit et d'un service, et s'applique aux activités agricoles. Elle fait l'objet d'une norme (ISO 14040). Cette

méthode s'intéresse aux impacts environnementaux mesurables par des flux de matière ou d'énergie, mais ne prend pas en compte directement les impacts sur la biodiversité. Milai-Canals et al. (2007) soulignent l'importance d'associer des indicateurs de biodiversité à ce type d'analyse. Cette question de la prise en compte dans l'ACV des effets sur l'écosystème n'est pas récente (Blonk et al., 1997). Les propositions concrètes d'intégration de la biodiversité dans l'ACV sont cependant rares, et la question est généralement abordée par l'impact sur l'utilisation du territoire (Canals et al., 2006 et 2007).

1.4.3. Indicateurs de biodiversité

Les organismes vivants sont sensibles au milieu dans lequel ils vivent, et leur présence et leur abondance peuvent donc varier selon l'état de ce milieu. Une espèce ou un taxon peut être un bon indicateur de la teneur en métal dans l'environnement, sans que cela renseigne sur la biodiversité. Cet organisme sera alors considéré comme un indicateur ou un bio-indicateur de contamination ou encore un indicateur environnemental, mais pas un indicateur de biodiversité (McGeoch, 1998). DeGroot et al. (1995) proposent une série de bio-indicateurs pour évaluer les changements climatiques. Cette distinction est importante à faire pour ne pas considérer comme indicateur de biodiversité tout indicateur mettant en jeu un organisme vivant. Duelli et al. (2003) distinguent à ce propos la notion d'"Indicator FOR or FROM biodiversity".

. Sources d'information

La présente analyse s'appuie notamment sur la consultation d'un corpus de 1039 publications (WOS - Web of Science et CAB) traitant des indicateurs de biodiversité dans le contexte agricole et des systèmes naturels agricoles, ainsi que de l'analyse de quatre rapports mentionnés ci-dessous. Il est à noter qu'un grand nombre de références du WOS+CAB traitent des indicateurs forestiers et aquatiques (rivières et océans), qui constituent un domaine où de très nombreux indicateurs ont été proposés.

Deux rapports publiés en 2007 font le point sur les indicateurs de biodiversité, l'un émanant de l'Institut français de la biodiversité (IFB), intitulé "Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité ?" (Levrel, 2007), et l'autre de l'Agence européenne de l'environnement (EEA), dans le cadre du projet SEBI2010, intitulé "Halting the loss of biodiversity by 2010 : proposal for a set of indicators to monitor progress in Europe" (2007). Trois autres rapports plus anciens ont complété cette analyse : i) un rapport de l'EEA datant de 2002 : "An inventory of biodiversity indicators in Europe", ii) un rapport publié en 2005 par l'EEA intitulé "Agriculture et Environment in EU 15 - The IRENA indicator report" et iii) le compte rendu de la réunion d'experts de l'OCDE réunis en 2001 à Zurich (Suisse) et qui a porté sur les indicateurs de biodiversité agricole.

Ces deux types de source d'information sont assez peu redondantes, dans la mesure où les publications et communications scientifiques portent dans leur très grande majorité sur l'identification d'espèces ou de groupes d'espèces sensibles à un ou plusieurs élément(s) de l'environnement, dans un contexte souvent réduit à un type d'écosystème ou à un facteur de variation (un élément de la gestion ou une caractéristique du milieu). L'intérêt de ces indicateurs réside dans leur validité scientifique, et dans leur pertinence pour la gestion dans le contexte où ils ont été élaborés. Ils sont parfois difficilement accessibles pour un gestionnaire non spécialiste, et rarement généralisable à l'échelle de régions, de pays ou de continents. Les rapports (notamment OCDE et EEA) identifient et fournissent des listes d'indicateurs qui sont le résultat de compromis politiques et scientifiques, et sont principalement à l'usage des décideurs politiques. Ces indicateurs concernent des échelles très globales (régionales, nationales et internationales) et ne sont donc pas destinés à l'aide à la gestion au niveau de la parcelle ou de l'exploitation agricole. Ils présentent l'inconvénient de ne pas être validés scientifiquement, ce qui n'est sans doute pas possible pour bon nombre d'entre eux, mais il faut noter que leur construction implique des scientifiques.

. Les grands types d'indicateurs de biodiversité

Plusieurs classifications des indicateurs de biodiversité ont été proposées (Levrel, 2007; Waldhardt et al., 2003), ce qui s'explique par les critères variés pour qualifier les indicateurs. Nous proposons ici de classer les indicateurs de biodiversité en deux grandes familles :

- les **indicateurs "directs"** qui se basent sur le dénombrement direct ou l'estimation de l'abondance de variétés, de races, d'espèces, de taxons, d'écosystèmes, qui cherchent donc à évaluer directement la biodiversité. Ces indicateurs peuvent être simples (ex : une espèce) ou composites (intégrant un calcul comme l'indice de Shannon). Ils sont d'abord importants pour l'évaluation et la compréhension, et peuvent pour certains être employés comme outils d'aide à la décision ;

- les **indicateurs "indirects"** qui appréhendent la biodiversité en s'intéressant notamment aux facteurs qui constituent un risque ou une opportunité pour la biodiversité, aux conséquences de l'état de la biodiversité et aux réponses des écosystèmes des systèmes humains (sur le plan social, économique et politique) à l'état de la biodiversité. Ces indicateurs sont avant tout orientés vers la prise de décision, et l'évaluation des moyens mis en œuvre pour favoriser la biodiversité (ex : changements de pratiques des agriculteurs, succès des politiques agri-environnementales en faveur de la biodiversité, évolution du paysage).

Les deux types d'indicateurs peuvent renseigner sur la biodiversité en elle-même, mais aussi sur les fonctions qui lui sont associées (Clergué et al., 2005). Dans son analyse des indicateurs de biodiversité, Levrel (2007) retrace l'historique de l'élaboration des indicateurs (indicateurs orientés vers l'aide à la décision politique) en soulignant le paradoxe suivant : "Un rapport réalisé (par l'ONU) dans le cadre de la Convention sur la Diversité Biologique (CBD) identifie 236 indicateurs en 2001 [...] L'AAE recense, quant à elle, 382 indicateurs potentiels de biodiversité en 2002, parmi lesquels 280 sont classés comme utilisés. [...] Le Ministère de l'écologie et du développement durable déclare qu'il ne peut compter que sur 1 ou 2 indicateurs de biodiversité pour réaliser des suivis de biodiversité en France". Ce paradoxe s'explique par le foisonnement d'indicateurs qui sont d'origines très variées, avec des objectifs également très divers, et une pertinence plus ou moins bonne, limitant leur application généralisée sur un territoire comme le territoire national.

Les décideurs européens se sont ainsi trouvés confrontés à une batterie impressionnante d'indicateurs de biodiversité en provenance de la Commission européenne et de ses DG, de l'EEA, de l'OCDE, d'EUROSTAT, de l'UNEP, des états-membres. Face à ce foisonnement, un travail d'harmonisation des indicateurs proposés par la CBD et par l'EEA a été entamé en 2004 dans le projet SEBI2010 "Streamlining European 2010 Biodiversity Indicators", et a donné lieu à la proposition de 26 indicateurs en janvier 2007 (Tableau 1.4-1). Les indicateurs identifiés dans ce tableau renvoient aux grandes catégories identifiées soit par l'Union Européenne (EU), soit par les 56 pays européens impliqués dans la "Pan-European Biological and Landscape Diversity Strategy" (PEBDLS). Il s'agit à la fois d'indicateurs directs, comme l'abondance et la distribution de certaines espèces, et d'indicateurs indirects, comme la surface de zones protégées ou les dépôts d'azote. L'ensemble de ces indicateurs a principalement comme objectif l'aide à la décision de responsables au niveau européen ou national. La nature des indicateurs ne permet pas d'évaluer de manière précise l'impact sur la biodiversité de pratiques ou de systèmes de production agricole.

Il a été décidé au niveau national que les indicateurs proposés en France dans le cadre de la Stratégie nationale de la biodiversité devront se fondre dans ce cadre international.

La classification des indicateurs (directs ou indirects) selon le modèle DPSIR "Driving force-Pressure-State-Impact-Response" de l'EEA, dérivé du modèle PER "Pressure-State-Impact" de l'OCDE offre un cadre intéressant d'analyse du positionnement des indicateurs indirects (Figure 1.4-2). On peut cependant critiquer le caractère linéaire et normatif des modèles DPSIR : 1) la linéarité de la chaîne de cause à effet est en effet parfois éloignée de la réalité où les interactions entre tous les niveaux (D, P, S, I et R) sont multiples ; 2) les réponses identifiées par les "experts" peuvent avoir un caractère normatif, vis-à-vis de la variété des réponses attendues ou souhaitées par la société. En outre, la classification d'un indicateur dans une catégorie s'avère parfois délicate : une densité en haies d'un

territoire peut aussi bien être considérée comme un état de la biodiversité, que comme une pression (la haie étant niche écologique d'organismes favorables ou défavorables aux cultures).

Tableau 1.4-1. Liste des 26 indicateurs SEBI2010 ("Streamlining European 2010 Biodiversity Indicators")

Focal aera	EU and PEBDLs headline	Proposed indicators
Status and trends of the components of biological diversity	Trends in the abundance and distribution of selected species	Abundance and distribution of selected species
	Change in status of threatened and/or protected species	Red list index for European species
		Species of European Interest
	Trends in extent of selected biomes, ecosystems and habitats	Ecosystem coverage
		Habitats of European interest
	Coverage of protected areas	Livestock genetic diversity
National designated protected areas		
	Sites designated under the EU habitats and Birds directives	
Threats to biodiversity	Nitrogen deposition	Critical load exceedance for nitrogen
	Trends in invasive alien species	Invasive alien species in Europe
	Impact of climate change on biodiversity	Occurrence of temperature-sensitive species
Ecosystem integrity and ecosystems goods and services	Marine trophic index	Marine trophic index of European seas
	Connectivity / fragmentation of ecosystems	Fragmentation of natural and seminatural areas
		Fragmentation of river systems
	Water quality in aquatic systems	Nutrient in transitional, coastal and marine waters
Freshwater quality		
Sustainable use	Area of forest, agriculture, fishery and aquaculture ecosystems under sustainable management	Forest growing stock, increment and feelings
		Forest : deadwood
		Agriculture : nitrogen balance
		Agriculture : area under management practices potentially supporting biodiversity
		Fisheries : European commercial fish stocks
		Aquaculture : effluent water quality from finfish farms
	Ecological footprint of European countries	Ecological footprint of European countries
Status of access and benefits sharing	Percentage of European patent applications for inventions based on genetic resources	Patent applications based on genetic resources
Status of resource transfers and use	Funding to biodiversity	Financing biodiversity management
Public opinion	Public awareness and participation	Public awareness



Figure 1.4-2. Modèle DPSIR
"Driving force-Pressure-State-
Impact-Response" de l'EEA.

D'une manière un peu schématique, car souffrant un certain nombre d'exceptions, on peut considérer que les indicateurs directs sont principalement des indicateurs d'état de la biodiversité, tandis que les indicateurs indirects se rangent principalement dans des indicateurs de pression, et en nombre plus réduit parmi les indicateurs de driving force, d'impact et de réponse. Les indicateurs recensés par l'EEA en 2002, qui concernent à la fois des indicateurs directs et indirects, sont classés selon cette typologie (Tableau 1.4-2).

Catégorie	D	P	S	I	R	Ensemble
Protection de la nature						387
Forêt						78
Energie						1
Loisirs et tourisme						4
Changement climatique						12
Développement urbain						4
Eau						43
Infrastructures et transport						11
Commerce						22
Agriculture	1	24	51	7	10	93

Tableau 1.4-2. Répartition des indicateurs de biodiversité ("biodiversity related") identifiés par l'EEA en 2002 selon le modèle DPSIR et les thèmes concernés par les indicateurs

Indicateurs directs de biodiversité

Les trois "types" de biodiversité (génétique, spécifique, écosystémique) ont donné lieu à trois types **d'indicateurs à paramètre unique** (c'est-à-dire utilisant une seule unité de mesure comme l'abondance ou la présence), relatifs respectivement à la variabilité génétique, à la diversité spécifique, et à la diversité d'un écosystème (Levrel, 2007).

La diversité spécifique est sans nul doute l'indicateur le plus utilisé, mais il a plusieurs limites. Compte tenu du faible nombre d'espèces connues dans certains groupes (notamment insectes et micro-organismes), les diversités observées représentent une partie de la réalité. La valeur de toutes les espèces y est considérée comme équivalente, ce qui n'a pas de sens, ni sur le plan écologique, ni sur le plan agronomique. En outre, les disparitions et apparitions d'espèces ont fréquemment des dynamiques plus longues que les évolutions de l'environnement et surtout que les pratiques de gestion (agricoles en particulier). Il est souvent "trop tard" pour modifier la pratique quand une espèce disparaît ou est en voie de disparition.

L'abondance est un critère beaucoup plus intéressant de ce point de vue, car beaucoup plus rapidement sensible aux modifications de l'environnement (exemple de la diminution de l'abondance des espèces d'oiseaux d'habitats forestiers et agricoles en France ; voir Encadré 1.4-2).

Moreno et al. (2007) considèrent que les inventaires exhaustifs de biodiversité ne sont pas les moyens les plus efficaces pour évaluer l'état de cette biodiversité. Différencier les espèces selon leurs caractéristiques (fonctionnelles) et/ou leur rôle constitue un progrès par rapport à la valeur indicatrice de la richesse spécifique, d'autant plus que l'on s'intéresse à leur abondance. Il s'agira par exemple de s'intéresser à une espèce ingénieur, parapluie, clé de voûte ou indicatrice. De nombreux travaux ont été conduits pour évaluer la pertinence de la prise en compte d'une espèce pour rendre compte d'autres espèces, dans une démarche de recherche des "surrogates species" (Fleishman et al., 2005). Il apparaît cependant peu utile d'utiliser des indicateurs basés sur un nombre très réduit d'espèces ou de taxons (Mac Nally et al., 2002; Slotow et al., 2000). Des méthodes existent pour évaluer la pertinence de l'utilisation d'un taxon comme indicateur de biodiversité (Pearson, 1994).

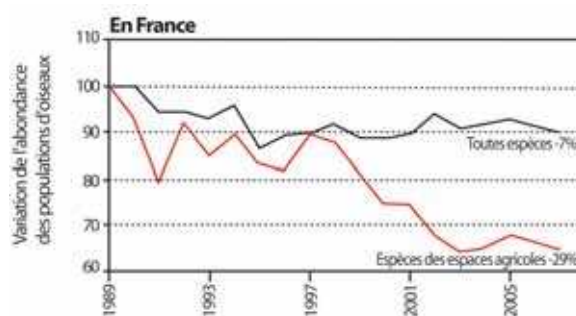
L'utilisation des indicateurs directs nécessite de se poser les "bonnes questions" sur les hypothèses de base liées à leur choix, sur le niveau d'échantillonnage, la fréquence des observations, les interactions entre indicateurs (éventuellement leur neutralisation), les évaluations en double, etc. (Buchs, 2003).

Encadré 1.4-2. L'exemple de l'indicateur européen "Oiseaux communs"

Cet indicateur, qui est l'un des douze indicateurs de développement durable de l'Union européenne, examine les variations d'abondances des oiseaux nichant dans les écosystèmes terrestres. Il est renseigné par des observatoires nationaux, qui réalisent un suivi annuel 'multi-espèces / multi-sites' de l'abondance des oiseaux nicheurs (10 000 points en France). En s'intéressant aux espèces spécialistes des habitats, cet indicateur évalue les variations de la diversité spécifique, de la variabilité génétique de ces espèces (en considérant qu'elle est fonction des effectifs), et de la diversité des écosystèmes, en estimant les différences de composition spécifique entre habitats différents. C'est un bon indicateur patrimonial - il permet d'avoir une idée de la variation du patrimoine 'oiseaux' - et aussi un indicateur de fonctionnement des écosystèmes, car ce groupe est au sommet d'un réseau trophique et dépend donc du bon fonctionnement de l'ensemble du réseau.



Variation des populations d'oiseaux de différents habitats en Europe de 1980 à 2002. On constate un déclin important pour les espèces agricoles. (Royal Soc. for the protection of birds – European bird census council – Bird Life International).



Variation des populations d'oiseaux en France de 1989 à 2006 pour l'ensemble des espèces et les espèces agricoles. On constate là aussi un déclin important pour les espèces agricoles.

Ces données montrent, en Europe comme en France, un déclin des populations dans les espaces agricoles plus important que dans les autres habitats, de l'ordre de -29% en France pour la période 1970-2000 (sur la période 1989-2006, le même chiffre de -29% est obtenu, montrant que le déclin a continué récemment). Lorsque l'on compare les pays européens, le déclin calculé entre 1975 et 2000 apparaît d'autant plus important que la productivité agricole, évaluée par les rendements céréaliers en 1993, est élevée. Le Danemark constituerait une exception, avec une hausse des rendements agricoles et le maintien des populations d'oiseaux, grâce à une politique de réduction des intrants, pesticides et fertilisants.

Ce type d'indicateurs suggère très fortement que l'intensification de l'agriculture durant les dernières décennies en France, et plus généralement en Europe, s'est traduite par une régression progressive des habitats pour les oiseaux dans les espaces agricoles et/ou une dégradation notable de la qualité de ces habitats, avec une réduction de la disponibilité en ressources en général pour ces oiseaux. Dans le premier cas, il peut s'agir par exemple du retournement de prairies permanentes ou de la diminution des haies. Dans le deuxième cas, on peut en particulier mettre en avant les pratiques agricoles se traduisant par une diminution des proies (micro-mammifères, insectes...). L'interprétation de ces évolutions aux échelles temporelles fines (sur quelques années) est plus difficile, notamment du fait du manque de données pouvant permettre d'analyser ces évolutions (données sur les populations d'insectes, les adventices...) ainsi que des délais de réponse pouvant exister.

Au Royaume-Uni, des analyses ont été réalisées sur les 20 espèces des milieux agricoles qui servent d'indicateurs de qualité environnementale pour le gouvernement. Ces analyses ont exploré les relations entre ces espèces et un grand nombre de paramètres environnementaux, dans le cadre du *Countryside survey* qui suit l'évolution des paysages et des espèces tous les dix ans depuis près de quarante ans. Les espèces qui n'ont pas diminué depuis 1970 sont celles qui sont associées aux prairies intensifiées ou aux paysages comportant beaucoup de bois et/ou de zones bâties. Les espèces qui ont décliné très fortement sont souvent celles qui sont associées aux paysages dominés par la culture.

De tels indicateurs permettent donc de mettre en lumière des tendances 'lourdes' de modification de biodiversité jusqu'à l'échelle nationale. Ils nécessitent des systèmes d'observation de la biodiversité ainsi que des déterminants clés de cette biodiversité, qu'il est important de développer.

Des indicateurs composites peuvent être calculés en associant plusieurs unités de mesure pour former un indicateur unique (Levrel, 2007). L'indice de Shannon et celui de Simpson, qui combinent le nombre d'espèces et l'abondance de chacune d'entre elles, sont un exemple parmi d'autres de ces indices composites basés sur des mesures directes de la biodiversité. Les indicateurs composites posent deux types de questions (Couvret, in Levrel, 2007) : 1) le mode de regroupement des populations ou des espèces et les critères d'évaluation de ces groupes, et 2) les modalités de pondération de l'importance des espèces ou des groupes. Selon Balmford et al. (2005), les regroupements taxonomiques doivent permettre d'évaluer la taille des populations et leurs risques d'extinction, l'évolution des habitats, les services écosystémiques fournis à l'homme, les forces qui sont à l'origine de l'érosion de la biodiversité, et l'efficacité des mesures de conservation.

Les indicateurs composites posent, comme les indicateurs simples, un certain nombre de problèmes, comme les éventuelles compensations liées au calcul de l'indicateur, ce qui amène Buckland et al. (2005) à conseiller de leur associer systématiquement des indicateurs simples comme la richesse spécifique. Par ailleurs, la pondération des espèces renvoie à un débat scientifique et politique sur l'importance accordée à chacune des espèces.

Les listes rouges de l'Union Internationale sur la Conservation de la Nature (UICN) constituent un des indicateurs direct et simple le plus connu. Un indicateur composite comme l'indicateur liste rouge (ILR) a été proposé, en mesurant l'évolution du statut des espèces (non menacée, en danger, vulnérable, rare) dans le temps. Keith et al. (2004) précisent ce que ces évolutions de listes rouges disent sur le statut de la biodiversité.

La littérature sur les indicateurs directs est relativement abondante, les indicateurs pouvant se baser sur :

- des espèces individuelles (Chase et al., 2000 ; Landsberg et al., 2004 ; Maes et al., 2005 ; Slotow et al, 2000; Thomson et al., 2007),
- les communautés végétales (Alard et al., 1994; Buchs, 2003; Feodoroff et al., 2005; Redzic, 2007),
- les espèces végétales des prairies ou des zones cultivées (Albrecht, 2003; Baumgartner et al., 2001; Braband et al., 2006; Dollacker, 2006; Firbank et al., 2003; Hofer et al, 2002; Niemela et al., 1998; Noe et al., 2005; Spahillari et al., 1999),
- la banque de semences du sol (Angeler et al., 2005),
- la structure de la végétation (Orth et al., 2004; Schwab et al., 2002; Thomson et al., 2007),
- les hybridations entre plantes sauvages et invasives (Bleeker et al., 2007),
- les espèces endémiques ou non endémiques (Bonn et al, 2002; Dierssen, 2006),
- les lichens (Britton et al., 2007; Bultmann, 2005; Castello et al., 2005),
- les micro-organismes (Anderson, 2003; Arias et al., 2005; Bardgett et al., 1999),
- les invertébrés (Andersen et al., 2002; Andersen et al., 2004; Baldi et al, 1997; Bauernfeind et al., 2000; Blair, 1999; Brin et al., 2006; Brooks et al, 2005; Chabert et al, 2005; Danks, 1997; Davis et al, 2004; Di Giulio et al., 2001; Dolphin et al., 2001; Doring et al, 2003; Firbank et al., 2003; Garcin et al, 2004; Gardi et al., 2002; Gayubo et al, 2005; Jeanneret et al., 2000; Korthals et al., 2001; Mc Geoch et al., 1998; Niemela et al., 1998; Oertli et al., 2005; Oxbrough et al., 2007; Pearson et al., 1992; Pfiffner et al., 2000; Sepp et al., 2005; Thomas, 2005),
- les amphibiens (Beebee et al, 2005 ; Moore et al., 2003),
- les oiseaux (Bibby, 1999 ; Blair, 1999 ; Boatman et al, 2000 ; Butchart et al, 2004 ; Gregory et al., 2005 ; Hofer et al, 2002 ; Mac Nally et al., 2004 ; Moore et al., 2003 ; Tratalos et al., 2007),
- les mammifères (Avenant, 2000 ; Ceballos et al, 2002 ; Moore et al., 2003),
- des espèces parapluie ou drapeau (Andelman et al., 2000 ; Caro et al., 1999 ; Favreau et al., 2006 ; Hager et al., 2006 ; Simberloff, 1998),
- des taxons (Balmford et al, 1996 ; Buchs, 2003 ; Halffter, 1998 ; Kerr et al., 2000 ; Manne et al., 2005 ; Moreno et al., 2007 ; Sauberer et al., 2004),
- des indices calculés tels que la richesse spécifique ou l'indice de Shannon (Anand et al., 2005).

Biala et al. (2005) et Peeters et al. (2004) proposent des indicateurs pour évaluer l'état de la biodiversité gérée ou non gérée par l'agriculture.

Indicateurs indirects de biodiversité

Ce type d'indicateur s'appuie sur des mesures ou des observations d'informations autres que la biodiversité en elle-même, mais qui lui sont directement liées. Dans cette liaison de cause à effet, la biodiversité peut être soit l'effet (ex : pression des pesticides sur la biodiversité) soit la cause (ex : perte de valeur écologique ou économique en raison d'une réduction de la biodiversité). Les indicateurs indirects de biodiversité sont essentiellement des indicateurs composites, la prise en compte d'une seule information (par exemple, en agriculture : la quantité de fertilisation minérale) étant généralement très insuffisante pour expliquer l'état de biodiversité et pour en tirer des conclusions utiles pour l'aide à la décision, le premier objectif des indicateurs indirects.

Parmi les indicateurs de biodiversité relatifs à l'agriculture recensés par l'EEA en 2002, on peut citer des indicateurs :

- de forces directrices : intensité de l'agriculture, politique agricole commune,
- de pression : utilisation de pesticides, changement de l'utilisation des terres,
- d'état : nombre de variétés (plantes cultivées) inscrites au catalogue, ratio entre le nombre d'espèces généralistes et spécialistes dans un territoire, longueur de haies, richesse spécifique (oiseaux, plantes, insectes...),
- d'impact : nombre d'espèces en danger, fragmentation des habitats, niveau de dégradation des sols...
- de réponse : contrats agri-environnementaux, surfaces converties en agriculture biologique, filières économiques valorisant des modes de production traditionnels...

Les indicateurs de "pression" sont particulièrement intéressants vis-à-vis de la gestion des milieux agricoles en vue de préserver la biodiversité (Bastian et al., 2003; Oppermann et al., 2003; Plantureux et al., 2005). Ils donnent en effet aux gestionnaires (agriculteurs, gestionnaires environnementaux) des outils pour évaluer simplement l'impact des pratiques agricoles et de l'organisation du paysage. Branband et al. (2003) soulignent cependant, sur la base de la comparaison de 7 méthodes développées en Europe (Ecopoints Lower Austria, Solagro, Halberg, Nature Balance Scheme, KUL, Friebe, Biodiversity Yardstick), qu'il y a encore un manque important de méthodes satisfaisantes pour la gestion de la biodiversité à l'échelle de la ferme.

Des indicateurs de pression ont ainsi été développés en se basant par exemple sur :

- le paysage : caractéristiques générales (Hobbs et al., 2005; Hoffmann-Kroll et al., 2003; Langanke et al., 2005), densité d'éléments du paysage (haies, cours d'eau...), hétérogénéité (Haberl et al., 2005), connectivité (Aznar et al., 2003; Barr et al., 2000), dynamique d'évolution (Bar et al., 2007),
- des seuils d'utilisation du territoire par des pratiques favorables à la biodiversité (Herrmann et al., 2003; Hietala-Koivu et al., 2004; Roschewitz et al., 2005),
- l'intensification des prairies (Britschgi et al., 2006),
- la qualité du milieu physique (Bensusan, 2000),
- la gestion des écosystèmes ou l'impact humain (Brody et al., 2003; Fairbanks, 2004).

Parmi les indicateurs de "réponse", on peut noter ceux qui s'intéressent à la surface de zones protégées, comme indicateurs de réponse de nos sociétés à la perte de biodiversité (Chape et al., 2005).

Les indicateurs indirects de biodiversité peuvent concerner le domaine de la gouvernance à l'instar d'indicateurs :

- destinés à créer une interface entre gouvernants et scientifiques (Donnelly et al., 2006),
- mesurant le degré de corruption des états (Barrett et al., 2006),
- utilisés pour évaluer la performance des programmes de conservation (Reyers et al., 1998).

Tous les indicateurs d'état ne sont pas des indicateurs directs, comme par exemple la mesure de spectres radiatifs proposée par Carter et al. (2005) pour évaluer la richesse spécifique de prairies, ou par Bass et al. (1998), Duro et al. (2007), Lassau et al. (2005) ou Oindo (2002) pour évaluer la biodiversité d'un écosystème entier. La valeur monétaire de la biodiversité peut également être considérée comme un indicateur indirect simple (Brauer, 2003).

Pour une vision plus exhaustive des indicateurs indirects, les rapports produits par l'EEA, l'OCDE et l'UNEP constituent des sources d'informations relativement complètes.

1.4.4. Conclusion

Les indicateurs sont devenus depuis deux décennies des outils majeurs pour l'évaluation de la biodiversité, des actions mises en œuvre pour sa protection, et des conséquences qu'entraînent les modifications de biodiversité sur les écosystèmes et pour l'homme. Ces indicateurs sont de nature extrêmement variée, sur le plan de leurs objectifs, de leur mode de calcul, des échelles spatio-temporelles considérées, de la facilité de leur mise en œuvre et de leur pertinence scientifique et pour les utilisateurs finaux (scientifiques, gestionnaires, grand public). Le foisonnement d'indicateurs révèle une activité importante du domaine, mais est de nature à rendre difficile la tâche du décideur : quel(s) indicateur(s) choisir ? Avec quels objectifs ? Quelle est la validité des indicateurs ? Un indicateur unique de biodiversité n'est pas envisageable : des batteries d'indicateurs sont nécessaires pour prendre en compte la complexité de la biodiversité (Myers et al., 2006; Soberon et al., 2000), notamment les différentes échelles spatiales (Weber et al., 2004).

Malgré les réserves méthodologiques qui peuvent être portées sur les indicateurs directs (et notamment sur les indicateurs à paramètre unique), il n'en reste pas moins essentiel de disposer de ce type d'indicateurs pour décrire les changements de biodiversité, afin de reconsidérer les stratégies de leur gestion (Chevassus-Au-Louis, 2007).

Les indicateurs indirects sont très complémentaires des indicateurs directs, et ils constituent des outils essentiels pour l'aide à la décision dans le domaine des relations entre agriculture et biodiversité.

Si la plupart des indicateurs scientifiques ont été obtenus dans le cadre d'une démarche scientifique rigoureuse, les indicateurs indirects sont majoritairement issus d'expertises non validées sur le plan expérimental. Ceci peut être attribué à deux éléments : 1) le manque de connaissances scientifiques suffisamment précises et généralisables sur les relations entre l'état de la biodiversité, ses fonctions et l'effet des modes de gestion, et 2) la nature même des indicateurs indirects qui ne sont pas toujours validables. Les scientifiques doivent cependant poursuivre ces efforts pour progresser dans la pertinence scientifique de ce type d'indicateurs.

1.5. Bilan du chapitre

1.5.1. Traitement des effets de l'agriculture sur la biodiversité dans la littérature scientifique

Les différentes composantes de la biodiversité sont très inégalement prises en compte dans les études analysant les effets de l'agriculture sur cette biodiversité.

1.5.1.1. *Espèces, parcelles, paysages*

Dans la majorité des études, les entités biologiques considérées sont les espèces. De nombreux travaux s'intéressent ainsi aux effets de l'agriculture sur de grands groupes taxonomiques ou trophiques (plantes, coléoptères, chauve souris, vers de terre...), caractérisés par un nombre d'espèces (richesse spécifique), des abondances relatives d'espèces, et/ou une composition en espèces (identités des espèces présentes). Si le choix des groupes étudiés fait implicitement l'hypothèse qu'il s'agit de groupes importants dans le contexte des relations agriculture-biodiversité, d'autres considérations interviennent : les compétences propres des équipes de recherche impliquées, les difficultés pratiques à étudier une large gamme d'espèces, des enjeux de conservation biologique (espèces à caractère patrimonial)...

L'agriculture joue sur ces différentes composantes de la biodiversité par un réseau complexe de mécanismes intégrant à la fois (i) l'incidence qu'a l'ensemble des pratiques agricoles sur les variables environnementales que les organismes vont rencontrer à l'échelle de la parcelle, et (ii) l'incidence qu'a l'agriculture sur l'hétérogénéité des habitats en termes de diversité des éléments de l'agro-écosystème (surface cultivée, bords de champs, bosquets, fossés...) et de diversité des agro-écosystèmes et des écosystèmes naturels à l'échelle du paysage. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité ont donc été évalués localement sur la surface cultivée ou l'agro-écosystème (diversité α), et à l'échelle plus large du paysage (diversité γ) (voir Figure. 1.3-1.)

L'idéal serait de disposer d'études étudiant simultanément les effets de l'agriculture sur les composantes α et γ de la biodiversité, et analysant conjointement l'ensemble des facteurs sous-tendant ces effets et les hiérarchisant. Cependant, ce type d'étude existe relativement peu dans la littérature et n'a été conduite que dans quelques projets de recherche et situations tant paysagères qu'agricoles en Europe. C'est pourquoi dans le cadre de cette expertise, nous avons fait l'état des connaissances disponibles sur l'effet de l'agriculture sur la biodiversité à deux échelles spatiales (correspondant à des corpus d'études largement disjoints) : celle de la parcelle (diversité α) et celle du paysage (diversité γ), correspondant à des facteurs de contrôle de natures différentes.

Finalement, très peu d'études s'intéressent à la diversité des écosystèmes à l'échelle paysage ; les questions portent alors principalement sur les relations pouvant exister entre la diversité de certains organismes et la diversité (et la qualité) des écosystèmes, vus comme des habitats fournissant des ressources et/ou des corridors ou obstacles aux déplacements.

1.5.1.2. *Les composantes fonctionnelles et génétiques de la biodiversité*

Au-delà de ces aspects traitant de la richesse taxinomique, les composantes fonctionnelles de la diversité ont également été prises en compte lorsque l'information était disponible. Ceci correspond à une fraction non négligeable mais bien moindre des études, portant le plus souvent sur les plantes. L'enjeu est alors davantage explicité, en lien avec :

(i) la réponse des organismes à des contraintes induites par l'agriculture qui s'expliquerait par certains traits biologiques des organismes. En effet, comme toute autre pression de sélection agissant sur les organismes, les pratiques agricoles (fertilisation, labour, traitements phytosanitaires...) sélectionnent les espèces non pas sur la base de leur identité taxinomique, mais sur celle de leurs traits (voir section 1.1, Figure 1.1-3). Selon cette approche, qui s'est développée en écologie des communautés au cours

des 25 dernières années (Weiher & Keddy, 1999), chaque pratique est considérée comme un filtre spécifique qui agit sur certains traits appelés "traits de réponse". La composition des communautés doit pouvoir être prédite à partir des informations sur la nature et la force des filtres d'une part, et sur la nature et la valeur des traits de réponse filtrés d'autre part. Cette démarche fondée sur les traits a été récemment présentée comme une base de reconstruction de l'écologie des communautés (McGill, 2006) permettant, entre autres, d'améliorer l'explication et la prédiction des patrons de diversité.

(ii) plus rarement, le niveau de fonctionnement d'un agro-écosystème qui serait aussi dépendant de caractéristiques des organismes importantes d'un point de vue fonctionnel (Chapitre 2).

Finalement, très peu de travaux s'intéressent à la diversité génétique des espèces ou des communautés. Une exception notable concerne l'étude de la diversité des microorganismes, où le niveau "espèce" n'est pas forcément le plus pertinent ni le plus facilement identifiable. Dans ce cas, la diversité est souvent évaluée par le nombre et la distribution de différents types de séquences d'ADN, même si les travaux actuels tendent à caractériser la diversité des communautés microbiennes par une approche fonctionnelle.

1.5.1.3. Les limites

Les entités biologiques considérées, les métriques utilisées pour quantifier la biodiversité, et les questions scientifiques et enjeux associés, apparaissent donc très variables selon les études. Or les différents groupes d'organismes ou composantes de la biodiversité (richesse spécifique, abondance, types fonctionnels d'espèces...) peuvent réagir de façon sensiblement différente à un même facteur agricole. Cette situation limite grandement la capacité de ce champ de recherche à dégager des réponses génériques simples à des questions telles que : "quelle est l'influence de tel ou tel type d'agriculture sur la biodiversité ?" ou "de quelles marges de manœuvre dispose-t-on dans le cadre de tel système de production pour favoriser la biodiversité ?".

De plus, le fait que de nombreuses études mettent l'accent sur la richesse spécifique ou la composition de groupes biologiques plus que sur l'abondance, la biomasse totale ou les caractéristiques fonctionnelles des organismes de ces groupes rend plus difficile le lien avec les travaux évaluant le rôle fonctionnel de la biodiversité (Chapitre 2) : les fonctions écologiques et les services agro-écosystémiques sont en effet souvent plus liés à l'abondance des organismes et à leurs propriétés fonctionnelles qu'à leur diversité spécifique.

Enfin, rappelons ici que les effets de l'agriculture sur les espèces à valeur patrimoniale n'ont délibérément pas été traités de façon systématique. Cette expertise n'avait en effet pas vocation à établir un travail de type "monographie" pour chaque espèce d'intérêt.

1.5.2. Les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle des parcelles

1.5.2.1. Les effets des pratiques agricoles dans les parcelles cultivées

. Le travail du sol

Le labour utilisé de façon répétée a un effet négatif sur la richesse spécifique ou l'abondance de nombreux organismes. Outil de réduction de la densité des mauvaises herbes, il sélectionne les espèces adventices en fonction de la capacité de survie des semences dans le sol. L'abondance des organismes de la macrofaune du sol, et en particulier des vers de terre, est fortement réduite par les pratiques de labour profond ; elle l'est moins par des pratiques plus superficielles. L'abondance relative des différentes espèces et des différents groupes fonctionnels de vers de terre est également modifiée par le labour (conservation des endogés ; réduction des anéciques). En cas de labours répétés et de conditions défavorables (ressources organiques faibles, conditions microclimatiques contraignantes), la richesse spécifique des communautés de macrofaune peut également être réduite. Si l'abondance des organismes de la microfaune et de la mésofaune est moins réduite que celle de la macrofaune par les différentes techniques de travail de sol, on observe toutefois une modification de la structure des

communautés, en relation avec les profondes modifications des conditions trophiques et micro-climatiques induites par les techniques de travail du sol.

. Les pesticides

Globalement, **les produits phytosanitaires de synthèse sont considérés comme l'un des facteurs majeurs responsables du sévère déclin de la biodiversité dans les agro-écosystèmes** des pays industriels.

Ils ont en très grande majorité des effets délétères sur les arthropodes, notamment et très logiquement les insecticides, avec parfois une baisse significative à l'échelle de la parcelle de l'intensité du service écologique de contrôle des ravageurs par les auxiliaires, quel que soit le système de production. L'élimination des prédateurs responsables du contrôle biologique naturel des phytophages ravageurs, ainsi que la sélection au cours du temps d'individus résistants aux molécules actives des pesticides parmi les espèces cibles, permettent dans bien des cas aux populations de ces dernières de se maintenir ou d'augmenter là où les pesticides sont appliqués de façon irraisonnée.

En règle générale, les effets des produits phytosanitaires sur les arthropodes, et particulièrement les auxiliaires et les ravageurs des cultures, dépendent des traits de vie, des paramètres démographiques et du stade de développement au moment de l'application : plus le produit est appliqué sur un stade jeune et plus l'insecte a un développement de type K (e.g. *Coccinella septempunctata*), plus l'insecte est vulnérable et sa population susceptible de disparaître. Les insecticides peu ou pas toxiques pour certains auxiliaires sont très peu nombreux dans les faits et hormis les régulateurs de croissance d'insectes, les exemples sont rares. Les autres pesticides ont un effet moins global sur les communautés d'arthropodes, mais peuvent avoir un effet ciblé sur quelques groupes taxonomiques ou fonctionnels, comme par exemple les molluscicides sur les carabes prédateurs de mollusques. L'ensemble des effets directs et indirects des produits phytosanitaires sur les arthropodes peut être indirectement apprécié par le résultat d'un arrêt de leur utilisation sur tout ou partie des parcelles agricoles, voire des exploitations.

Les insecticides peuvent être plus toxiques que les herbicides pour la faune du sol et particulièrement les vers de terre et arthropodes du sol. La présentation sous forme de granulés est plus ciblée et donc généralement moins toxique car elle permet une recolonisation à partir de zones non contaminées. **Les fongicides sont encore plus toxiques.** L'impact des herbicides sur les réseaux trophiques du sol est généralement de nature indirecte (réduction de la végétation et de la matière organique au sol). Certains ont cependant des effets directs sur la mésofaune et les vers de terre. L'application de différents pesticides a un effet négatif sur les organismes de la faune des sols pourtant non-cible de ces pratiques. L'impact des fumigations sur les micro-organismes du sol a eu des effets particulièrement néfastes, mais ces pratiques sont interdites depuis 2003, sauf dans des situations extrêmes.

Les effets sur les vertébrés sont surtout connus pour les oiseaux et les amphibiens. Ils peuvent être directs, en relation avec une utilisation importante de produits, ou indirects et ce, parfois suite à l'utilisation de doses faibles.

L'usage des herbicides a induit une réduction importante du nombre d'espèces de plantes non seulement dans les parcelles cultivées mais aussi sur les bordures, avec une diminution du nombre d'espèces et de la biomasse des plantes. L'utilisation systématique des mêmes molécules herbicides a provoqué d'une part la quasi-disparition d'un certain nombre d'espèces strictement messicoles, et d'autre part le **développement de fortes populations résistantes aux herbicides pour quelques espèces**. Une partie de cette diversité végétale peut être retrouvée dans le cadre d'une gestion intégrée des populations de mauvaises herbes (Integrated Weed Management).

. Les organismes génétiquement modifiés

Les effets des variétés cultivées transgéniques (OGM) sur la biodiversité sont spécifiques aux variétés cultivées et aux gènes introduits. Elles sont représentées essentiellement par des variétés résistantes à un herbicide non sélectif, ou rendues tolérantes à un insecte ravageur. **Dans le cas de la**

résistance à un herbicide, les effets indirects constatés résultent d'un désherbage plus complet, pouvant également toucher les espaces de bordure. Il peut induire la diminution des populations dépendant des adventices comme ressources trophiques et la sélection de populations d'adventices résistant à la molécule utilisée. D'autres effets liés à la modification des pratiques culturales rendues possibles par les variétés transgéniques (semis direct, simplification des rotations) devraient être pris en compte pour une évaluation complète de leur impact. Le cas des **variétés productrices de toxines Bt** leur conférant la tolérance à certains insectes ravageurs a fait l'objet de nombreuses études d'écotoxicologie. Leur interprétation reste un objet de controverse. Enfin, **les possibilités de transfert de gènes** vers d'autres espèces dépendent de l'espèce transgénique utilisée et de sa capacité d'hybridation avec des espèces sauvages.

. La lutte biologique

La lutte biologique par importation contre des bioagresseurs des cultures, lorsqu'elle est correctement réalisée et non accompagnée d'effets non intentionnels majeurs, corrige les méfaits des introductions involontaires d'espèces. Les deux autres formes de lutte biologique, par augmentation et par conservation, font appel, sauf exception, à des espèces d'auxiliaires déjà présentes dans l'environnement des parcelles concernées. Ainsi, les communautés d'arthropodes (zoophages essentiellement, mais aussi granivores pour la seconde forme) retrouvent à court ou moyen terme leur structure préexistante puisque les effectifs d'auxiliaires finissent par diminuer après le contrôle des populations de ravageurs, à quoi s'ajoute avec le temps une diminution de l'attractivité et de l'utilité (vis-à-vis de l'alimentation et la reproduction essentiellement) pour les auxiliaires, des aménagements réalisés dans le cadre de la lutte biologique par conservation.

. La fertilisation

L'accroissement du niveau de disponibilité des ressources qui résulte de **la fertilisation se traduit par des effets généralement positifs sur l'abondance et la croissance des organismes vivants dans le sol et dans la végétation des parcelles cultivées**, à condition d'une part qu'ils soient adaptés aux conditions de milieu où les disponibilités en éléments minéraux sont fortes, et d'autre part de ne pas atteindre des seuils de toxicité. Les **effets sur la richesse spécifique et la diversité sont par contre plus contrastés**. L'accroissement des apports de fertilisants se traduit principalement à deux niveaux : i) sur la biodiversité des **organismes du sol**, directement concernés par l'évolution physico-chimique de l'environnement édaphique, très affecté par la fertilisation, ii) sur la biodiversité des **organismes liés au statut nutritionnel des plantes**, avec une modification des chaînes trophiques.

La fertilisation croissante des parcelles cultivées a eu pour conséquence une homogénéisation des milieux qui a entraîné la disparition des espèces adaptées aux milieux pauvres en nutriments. **La fertilisation azotée est donc considérée comme un des principaux facteurs responsables de la baisse de la richesse spécifique dans les parcelles, mais aussi dans les bordures adjacentes**. Ces effets sont particulièrement marqués dans le cas d'une fertilisation minérale ; la fertilisation organique semble avoir des effets plus nuancés.

A côté de ces impacts à l'échelle de la parcelle agricole, d'autres effets peuvent être constatés dans les écosystèmes aquatiques (rivières et milieux marins) en raison du lessivage des minéraux et de l'eutrophisation qui en découle (N et P en particulier), et dans l'ensemble des écosystèmes terrestres et aquatiques en raison de la volatilisation (N en particulier) qui accroît les dépôts atmosphériques de minéraux.

. Les rotations

S'il est couramment suggéré que les rotations culturales induisent de plus fortes densités et diversités d'organismes du sol que les cultures continues, les expériences le démontrent rarement ; l'effet contraire est plutôt obtenu. Toutefois, les rotations, en perturbant le cycle de développement de ravageurs, de pathogènes et des adventices spécifiques à certaines cultures, sont plus favorables au contrôle de ces bioagresseurs de cultures particulières ; elles peuvent ainsi permettre une utilisation plus réduite des pesticides.

L'intégration de cultures pérennes dans une rotation augmente la richesse spécifique et l'abondance des invertébrés. Il en est de même lorsque des périodes de jachère sont intégrées dans les rotations, sans pour autant que les ravageurs soient favorisés. La rotation des cultures *per se*, indépendamment de l'introduction de jachères, peut avoir des effets dépressifs marqués sur la dynamique de certains insectes ravageurs et au contraire des effets bénéfiques sur certains auxiliaires.

. La maîtrise de l'eau

La maîtrise de l'eau au niveau parcellaire par drainage ou irrigation a des effets variables sur la biodiversité. Le drainage a un effet négatif sur les groupes inféodés aux zones humides dont la forte régression est un problème majeur pour la conservation de la biodiversité. L'irrigation est globalement favorable à la faune du sol, mais conduit à une diminution de la diversité végétale.

Au final, **l'ensemble de ces pratiques agricoles conduit globalement à des niveaux de diversité à l'échelle de la parcelle cultivée (diversité α) faibles**, ce qui est cohérent avec la démarche de forte pression anthropique visant à favoriser l'espèce cultivée.

1.5.2.2. Les effets des pratiques agricoles dans les prairies

. Pâturage : intensité et type d'herbivore

D'une façon générale, une forte intensité de pâturage tend à avoir un effet négatif marqué sur la richesse spécifique des différents types d'organismes : végétaux, arthropodes, petits mammifères et faune du sol. Toutefois, la richesse en oiseaux tend à être plus élevée dans les prairies les plus pâturées, même si l'abondance de chaque espèce est plus faible. Des niveaux modérés conduisent à une augmentation de la richesse spécifique des plantes et de l'abondance de certains organismes du sol. Pour les plantes, la richesse spécifique tend à diminuer lorsque la pression de pâturage est faible, notamment dans des situations de productivité élevée des prairies (plus de 2 t/ha). Il est à noter que le nombre et la diversité fonctionnelle de certains organismes de la faune du sol (vers de terre, certains nématodes, amibes) augmentent lorsque la richesse spécifique des végétaux augmente. Cet effet est donc potentiellement marqué pour des niveaux intermédiaires de pression de pâturage.

Les impacts de différentes espèces d'herbivores sur la richesse des communautés végétales montrent que des effets positifs peuvent être associés à un pâturage pluri-spécifique lorsque les herbivores ont des régimes alimentaires complémentaires et que la pression de pâturage reste à un niveau modéré. Le nombre limité de types de milieux ayant fait l'objet d'expérimentations ne permet pas de définir jusqu'où le pâturage mixte peut augmenter la variabilité de structure et de composition des couverts végétaux.

En termes fonctionnels, une augmentation de la pression de pâturage sélectionne des plantes à durée de vie relativement courte, de petite stature, et qui présentent des capacités d'acquisition des ressources (photosynthèse, absorption des éléments minéraux) élevées. Les modifications de structure du couvert végétal induisent des changements de type d'espèces d'oiseaux qui utilisent les prairies. Enfin, la diversité fonctionnelle de la microfaune du sol tend à diminuer dans les conditions de fort pâturage.

. Fertilisation et fauche

Les effets de la fertilisation apparaissent comparables pour les différents types d'organismes : hormis dans les situations de très faible disponibilité en éléments minéraux, une augmentation de la fertilité, si elle conduit à une production de biomasse et une abondance des organismes plus élevée, tend à diminuer la richesse spécifique de nombreux groupes : plantes, microarthropodes, bactéries du sol. D'une façon générale, les prairies de fauche sont plus riches en espèces végétales que les prairies pâturées, ce qui a probablement pour conséquence une richesse plus élevée d'autres organismes (cf. ci-dessus).

La composition fonctionnelle des communautés est également fortement modifiée : chez les plantes, la taille (aérienne et souterraine) est généralement augmentée, la qualité des tissus produits est modifiée

(augmentation des teneurs en éléments minéraux en particulier), menant à des modifications de capacité d'acquisition du carbone et des éléments minéraux. Au niveau du sol, le rapport bactéries / champignons croît avec le niveau de fertilisation minérale. Les changements de hauteur du couvert végétal affectent en particulier la disponibilité des sites de reproduction des oiseaux et l'efficacité d'approvisionnement des jeunes et des adultes, induisant là encore des changements dans la composition des communautés.

. Autres facteurs

D'autres facteurs peuvent avoir un impact sur différentes composantes de la biodiversité dans les prairies. C'est le cas par exemple des produits sanitaires utilisés pour lutter contre les parasites internes et externes des herbivores domestiques. Une partie des produits ingérés – des antihelminthiques pour la plupart – est excrétée dans les déjections des animaux traités et ont un fort impact négatif, notamment sur les insectes épigés (coléoptères coprophages en particulier). Les effets sur les populations de vers de terre, de chiroptères et d'oiseaux s'alimentant sur les coprophages mériteraient des études plus détaillées.

Signalons enfin que les contacts entre herbivores domestiques et faune sauvage peuvent être source de propagation de certaines maladies (dans un sens ou dans l'autre).

1.5.2.3. Les effets de la mise en jachère et de l'abandon des pratiques agricoles

. Jachères

La flore adventice qui va s'exprimer dans les jachères correspond aux espèces dont les semences étaient contenues dans le stock de graines du sol. Ce sont donc les espèces habituellement rencontrées sur la parcelle et, dans un premier temps, aucune biodiversité végétale nouvelle (messicoles rares par exemple) n'est à attendre de la mise en jachère. Par contre, les moindres pressions exercées peuvent permettre l'expression d'espèces peu fréquentes. Ces jachères spontanées peuvent offrir des ressources intéressantes (pollen, nectar, phytophages proies ou hôtes alternatifs pour les auxiliaires zoophages) aux arthropodes ; leur gestion par destruction mécanique ne doit alors pas intervenir au moment de leur plus forte attractivité pour ces derniers.

Des "jachères environnement et faune sauvage" peuvent être implantées, avec des mélanges plus ou moins diversifiés (de céréales, légumineuses, sarrasin...) ; leur richesse faunistique dépend de la nature et de la complexité botanique des couverts. Des "jachères fleuries", semées de mélanges d'espèces d'intérêt esthétique ou entomologique, sont apparues plus récemment. Plus attractives pour l'entomofaune, notamment pour les espèces floricoles comme l'abeille domestique dont elles peuvent soutenir les populations dans certaines régions, elles font l'objet de plus en plus de critiques : les espèces ou variétés ornementales semées (cosmos, zinnias...) ne profiteraient pas à tous les taxons de pollinisateurs, et certaines pourraient s'avérer envahissantes. Lorsqu'elles ne sont pas fauchées (ce qui est contraire aux exigences pour l'octroi de primes), les jachères présentent pour les ongulés plus d'avantages que les parcelles cultivées, avec des ressources alimentaires parfois moins appétentes, mais plus disponibles tout au long de l'année. Comme toutes les parcelles non cultivées, leur valeur de refuge est exploitée par les animaux. Elles peuvent permettre de réduire les dégâts aux cultures.

. Abandon

Les effets de l'abandon sur la biodiversité de parcelles précédemment exploitées dépendent de leur état initial :

- dans le cas des parcelles cultivées (céréales, vignes, vergers) où le milieu initial est pauvre en espèces, la richesse spécifique augmente lors des premières années qui suivent l'abandon pour pratiquement tous les groupes d'organismes. Dans ce cas, on observe un enrichissement en espèces des surfaces abandonnées ou volontairement restaurées, dont la vitesse dépend du paysage dans lequel ces surfaces sont insérées. Les parcelles en jachères apparaissent en particulier comme des éléments du paysage favorables au développement et au maintien d'une biodiversité importante dans les agroécosystèmes ;

- dans le cas des prairies, où le milieu initial est plus riche en espèces, l'abandon mène systématiquement à une diminution de la richesse spécifique, au moins pour les végétaux. Les effets sur les autres groupes d'organismes ne semblent pas être aussi marqués.

Lorsque les temps d'abandon s'allongent et que des espèces ligneuses s'installent, la diminution de la richesse des espèces végétales s'accroît, et on observe un déclin des oiseaux spécialistes des milieux agricoles, avec par ailleurs une augmentation de la densité totale des communautés d'oiseaux, et une convergence vers un état climacique identique quel que soit le biome et la région européenne.

En termes fonctionnels, l'abandon conduit à un remplacement d'espèces végétales à durée de vie courte, de petite stature, dispersées par le vent et à capacités d'acquisition des ressources élevées, par des espèces présentant des caractéristiques inverses et plutôt dispersées par les animaux (oiseaux dans les stades forestiers). Chez les vers de terre, les endogés et les anéciques dominent les stades herbacés, alors que la proportion d'espèces épigées augmente avec l'installation des végétaux ligneux.

1.5.2.4. Des patrons généraux de réponse de la biodiversité aux pratiques agricoles ?

Si peu d'études se réfèrent à une théorie écologique pour évaluer la portée de leurs résultats, il est apparu lors de l'expertise que le modèle de Huston permet de rendre compte des effets de nombre de pratiques agricoles sur la diversité biologique. La diversité plus forte dans les prairies de fauche que dans les prairies pâturées peut ainsi s'interpréter comme la conséquence d'un régime élevé de perturbations dans des situations productives (cas b ou c de la Figure 1.5-1) – notons cependant qu'une information précise sur le niveau de fertilité figure rarement dans les études publiées. L'impact sur la biodiversité de l'intensité du pâturage en interaction avec le niveau de production des prairies rapporté dans la littérature correspond aux prédictions a (faible niveau de production) et b (fort niveau de production) de ce modèle. L'impact de la fertilisation des prairies correspond à la courbe unimodale e. Quant aux situations d'abandon, elles correspondent aux prédictions présentées en b, ou à une combinaison a et b.

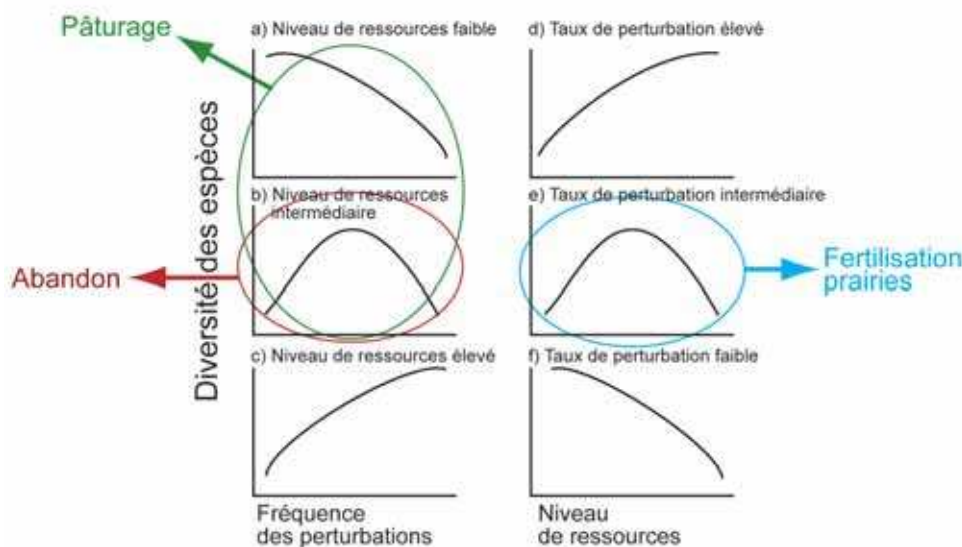


Figure 1.5-1. Les prédictions du modèle de l'équilibre dynamique de Huston rendent compte de certains effets des pratiques agricoles sur la biodiversité à l'échelle parcellaire

Le modèle de l'équilibre dynamique ne semble pas pouvoir s'appliquer dans le cas des grandes cultures, qui présentent des combinaisons de facteurs très particuliers, associant des régimes de perturbation élevés à certains moments du cycle de développement des organismes, une forte productivité et des pratiques dont l'objectif est d'éradiquer les organismes susceptibles de diminuer le rendement de l'espèce cultivée. Cette combinaison de facteurs demanderait de proposer une extension du modèle sur un axe – il pourrait s'agir d'un indice de sélectivité – qui n'est actuellement pas pris en compte au plan conceptuel.

1.5.3. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité à l'échelle du paysage

1.5.3.1. Les composantes de la structure du paysage

. Hétérogénéité

L'hétérogénéité du paysage a globalement un effet positif sur la biodiversité. Elle augmente la richesse spécifique de la majorité des groupes animaux et des plantes, et concourt à l'augmentation de l'abondance de la plupart d'entre eux. Dans les études qui hiérarchisent les effets des paramètres spatiaux caractérisant l'hétérogénéité, **la configuration spatiale a souvent un pouvoir explicatif moindre que la composition** en types d'éléments dans le paysage.

Au niveau du paysage, **les éléments peu représentés et les zones non agricoles jouent un rôle prédominant de refuge et d'habitat et permettent ainsi l'augmentation de la biodiversité.** L'importance des couverts prairiaux et notamment des prairies peu productives dans la composition du paysage est un facteur favorable à la biodiversité, que ce soit pour les oiseaux, les vers de terre ou la microfaune du sol par exemple.

Cependant **les paramètres de l'hétérogénéité responsables de ces réponses varient selon les groupes taxonomiques et/ou fonctionnels.** L'échelle de réponse des organismes varie en fonction de leur mobilité, la taille de leur domaine vital, leur capacité de dispersion. Les effets de la structure du paysage sont plus prononcés sur les arthropodes épigés et les vertébrés que sur les plantes, la faune du sol et les micro-organismes. Quels que soient les groupes considérés, les espèces spécialistes sont plus sensibles à une baisse d'hétérogénéité que les espèces généralistes. D'un point de vue fonctionnel, l'hétérogénéité du paysage favorise les insectes auxiliaires et limite les insectes ravageurs.

Il est important de noter que tous ces résultats dépendent de la qualité des éléments du paysage, et donc des différentes pratiques de gestion liées aux activités agricoles qui ont été traitées dans les sections précédentes, parcelle cultivée et prairie.

. Fragmentation et connectivité

La fragmentation des habitats semi-naturels, qui se traduit par une baisse de la quantité totale d'habitats "favorables", la diminution de la taille des "taches" et l'accroissement de leur isolement, **a un effet globalement négatif sur la biodiversité.** Elle entraîne une diminution de la richesse spécifique de la plupart des groupes taxonomiques, même pour certaines espèces peu mobiles comme les collemboles ou les microarthropodes du sol, et le déclin des populations végétales isolées. De même que pour l'hétérogénéité, la réponse des différents groupes à la fragmentation du paysage dépend de leur échelle de perception. Ainsi, des mesures de relations entre richesse spécifique (RS) et surface, et RS et isolement, indiquent que les communautés d'abeilles et certaines espèces de syrphes sont très sensibles à la diminution et à la fragmentation des habitats, comparés à d'autres groupes d'insectes. En règle générale, les espèces spécialistes sont plus sensibles à la fragmentation que les espèces généralistes.

Les effets négatifs de la fragmentation sur la biodiversité peuvent être compensés en partie si les taches d'habitat sont connectées entre elles, par des corridors par exemple. Ces effets dépendent aussi de la dynamique et de l'histoire du paysage. Dans des paysages relativement stables, les espèces spécialistes sont favorisées, alors qu'elles sont menacées dans des paysages très dynamiques.

. Les bords de champ

La présence de bords de champs a un effet globalement positif sur la biodiversité : ils agissent positivement sur la richesse spécifique et l'abondance de nombreux groupes taxonomiques. Cette réponse est particulièrement documentée pour les plantes, les arthropodes épigés et dans une moindre mesure pour la faune du sol.

Les bords de champs jouent un rôle particulièrement important dans la dynamique de population de nombreux auxiliaires et participent à maintenir l'abondance et la richesse spécifique de ce groupe

d'espèces. Leur impact sur la biodiversité dépend de leur nature, qui peut aller d'une simple bande enherbée à un ensemble complexe haie-fossé-talus, de la gestion de ces éléments semi-naturels, de la gestion et des pratiques agricoles dans la parcelle adjacente, mais aussi de la structure du paysage.

1.5.3.2. Interactions entre structure du paysage et mode de production

. Structure du paysage et intensification du mode de production conventionnel

L'effet de l'intensification du mode de production conventionnel sur la biodiversité γ (au niveau du paysage) est globalement négatif. Pour les plantes, les vertébrés et les arthropodes épigés, elle entraîne une diminution de la richesse spécifique et de l'abondance.

Il existe dans la majorité des cas une relation forte entre l'intensification de l'agriculture conventionnelle et l'homogénéisation du paysage, à savoir l'agrandissement des parcelles et la fragmentation des éléments semi-naturels. Il est donc difficile de séparer les effets dus à la structure du paysage de ceux dus à l'intensification des pratiques dans les parcelles. Cependant il a pu être montré, en comparant 25 paysages européens, qu'au niveau du paysage, la richesse spécifique de tous les groupes taxonomiques considérés (plantes vasculaires, oiseaux et cinq groupes d'arthropodes) augmente avec la proportion d'éléments semi-naturels dans les paysages. Les effets de l'intensification sont en revanche variables selon les groupes.

Intensification de l'agriculture et simplification du paysage ont des effets opposés sur les insectes auxiliaires et les insectes ravageurs. Les premiers sont favorisés par des paysages complexes et une agriculture peu intensive, alors que les seconds sont favorisés par une agriculture intensive dans des paysages très homogènes.

. Structure du paysage et mode de production biologique

Le passage d'un mode de production conventionnel à un mode de production biologique a un effet globalement positif pour la biodiversité. La richesse des plantes, des vertébrés et des arthropodes augmente, l'abondance des arthropodes augmente elle aussi, alors que les réponses de la faune du sol sont soit positives, soit nulles. Cette réponse globale doit cependant être nuancée en fonction de la structure du paysage qui peut masquer l'effet du mode de production pour les espèces mobiles comme les coléoptères carabiques ou les papillons, alors que pour les plantes on peut identifier un seuil de complexité du paysage en deçà duquel le mode de production biologique permet d'augmenter la biodiversité, et au-delà duquel il n'a que peu d'effet.

1.5.3.3. Le rôle de la trame verte et bleue

Parmi les mesures proposées à l'issue du Grenelle de l'Environnement, figure la **réalisation d'une trame verte et bleue au niveau national pour la biodiversité**. Cette proposition est fondée sur l'hypothèse qu'une connectivité écologique est nécessaire pour maintenir un bon niveau de biodiversité. La trame verte devrait notamment permettre aux espèces sauvages de circuler moins difficilement sur le territoire de la France. En outre, le changement climatique nécessitera de nouvelles possibilités de migration pour que les espèces puissent trouver de nouveaux habitats adaptés à leurs besoins. D'une manière générale, et pour un pays où l'agriculture est très présente comme la France, un réseau écologique agricole aurait un rôle clé dans la mise en place d'un réseau écologique national.

Les connaissances scientifiques disponibles montrent clairement que la complexité du paysage est un élément clé de la biodiversité dans les espaces agricoles, et tendent donc à légitimer une telle proposition de trame verte. En particulier, les éléments semi-naturels : bois, landes, friches mais aussi haies, chemins, bandes enherbées, jouent le rôle d'habitat, de refuge, de corridor pour de nombreuses espèces animales et végétales. Leur présence permet le maintien d'espèces qui autrement disparaîtraient des zones d'agriculture intensive. Leur effet dépend de la surface qu'ils occupent, de leur "qualité" liée à leur taille, leur forme, la façon dont ils sont gérés. L'ensemble de ces éléments

forme un réseau plus ou moins continu dans l'espace cultivé et leur connectivité est un des facteurs qui favorise la biodiversité via la dynamique des métapopulations, des métacommunautés et la survie des espèces qui utilisent plusieurs habitats au cours de leur cycle de vie. Il contribue à l'existence d'une "trame verte" à l'échelle du paysage. L'exemple le plus parlant est celui du bocage où les haies sont, ou étaient, interconnectées. Même si leur effet sur certaines espèces patrimoniales peut être faible comparé à celui de parcelles de taille moyenne à grande, leur rôle pour maintenir des composantes de la biodiversité ordinaire est fondamental.

Cependant, les connaissances actuelles et leurs lacunes conduisent aussi à nuancer l'analyse :

- Si la complexité du paysage est importante pour la biodiversité, la qualité des habitats y compris des zones cultivées l'est également. La mise en place d'une trame verte aux échelles locale et nationale ne peut donc dispenser de raisonner aussi le type de gestion des surfaces agricoles en fonction des objectifs de biodiversité poursuivis. Il ne faut donc pas seulement une trame verte de qualité, mais également des habitats de qualité en quantité suffisante afin de maintenir la biodiversité, ce qui inclut de chercher à maintenir des éléments non linéaires, tels que les prairies sèches par exemple. Si on veut effectivement changer la réalité sur le terrain, on devra donc aussi envisager de changer la gestion voire l'utilisation de certaines parcelles, ce qui pose le problème de l'acceptabilité de tels changements pour leurs propriétaires ou exploitants. De plus, le pourcentage d'éléments semi-naturels présents dans le paysage apparaît plus important que la connectivité elle-même de ces éléments pour maintenir la diversité de nombreuses espèces.

- Les différentes espèces réagissant de façons contrastées au type de complexité des paysages, les besoins en réseaux écologiques vont différer selon les objectifs explicités en termes de biodiversité, notamment les espèces visées. Les critères pour identifier/créer/gérer les trames vertes devront donc être spécifiés selon les besoins des espèces. Des espèces cibles peuvent par exemple être définies pour différentes régions, le type de trame verte à promouvoir et les mesures *ad hoc* à prendre visant alors ces espèces.

- Une trame verte qui favoriserait la biodiversité en facilitant le déplacement des organismes, peut aussi augmenter la dispersion d'espèces pathogènes ou invasives, ou encore avoir des effets négatifs sur certains aspects de la biodiversité comme la diversification liée aux adaptations locales.

Compte tenu de l'état des connaissances, la mise en avant de la trame verte est dans une certaine mesure un exemple de proposition d'une solution pour réagir face à un problème important (nécessaire protection de la biodiversité) avant que les connaissances scientifiques soient disponibles pour pleinement évaluer cette solution.

Il faut noter ici que les moyens qui seraient nécessaires aux scientifiques pour aborder ces questions clés, notamment en termes de suivis lourds pour étudier l'influence sur la biodiversité des caractéristiques du paysage à des échelles spatiales emboîtées, sur des sites d'étude de grande envergure pouvant accueillir des expérimentations, font largement défaut. Ces moyens sont pourtant indispensables pour que les scientifiques puissent développer des outils utiles aux gestionnaires, tels que la caractérisation (i) du fonctionnement en métapopulations ou métacommunautés de composantes jugées importantes de la biodiversité et l'identification des habitats sources et puits pour ces composantes à l'échelle du paysage / territoire, et (ii) des risques possiblement associés à la mise en place d'une stratégie de type trame verte.

Cette nouvelle politique publique de trame verte nationale devrait fortement s'appuyer sur des politiques agricoles, par exemple l'éco-conditionnalité dans le cadre de laquelle la France a choisi une mesure de mise en place de bandes enherbées le long des cours d'eau dans les exploitations ayant une production en culture céréalières et oléagineuse moyenne à forte. Les mesures agri-environnementales qui intègrent la gestion des bords de champ (fossés, talus, haies) renforcent aussi la qualité de la trame verte. L'activité agricole permet donc la création et la gestion d'éléments linéaires au niveau parcellaire, et il sera important d'intégrer ces éléments de connectivité biologique locale aux niveaux régional puis national pour faire émerger une trame verte nationale. Pour cela il sera nécessaire de coupler mesures agricoles, mesures d'urbanisme et mesures environnementales.

1.5.4. Les indicateurs de biodiversité

Les analyses qui précèdent montrent qu'il importe d'analyser les effets de l'agriculture sur la biodiversité en considérant l'état des communautés biologiques dans toutes leurs dimensions, c'est-à-dire non seulement en termes de richesse spécifique ou d'abondance des espèces, mais aussi en termes de biomasse et de nombre d'individus d'une large gamme d'espèces, et de niveau trophique notamment.

La recherche d'indicateurs de la qualité de l'environnement, notamment en terme de biodiversité, des paysages agricoles européens et des effets des politiques agro-environnementales correspond à un champ de recherche actuellement actif. Un premier groupe d'indicateurs "indirects" construits à partir d'informations portant sur les pratiques agricoles utilisées a été développé, au niveau national, pour l'évaluation des impacts environnementaux de l'agriculture (évaluation des cycles de vie) et pour le diagnostic agro-environnemental des exploitations. Un réseau de mesure de la qualité des sols a été mis en place en France ; il établit une base de données sur les environnements pédoclimatiques et les usages des sols que l'on associe aux bases de données en cours de constitution sur la diversité biologique et microbiologique. Au niveau européen, l'utilisation de grandes bases de données peut fournir des indicateurs indirects reliant l'utilisation des intrants et la diversité des usages des terres pour les modes de production biologique ou à bas niveau d'intrants.

Les indicateurs indirects doivent cependant être utilisés avec précaution. En effet, la variabilité et la complexité des processus écologiques régissant la dynamique des diverses composantes de la biodiversité dans les paysages agricoles fait qu'il est possible de ne pas intégrer dans ce type d'approche des facteurs mal connus et/ou non mesurés. La variabilité de l'intensification de l'agriculture et la diversité des conditions environnementales à travers l'Europe font qu'on ne peut accorder qu'un degré de confiance limité aux relations entre agriculture et biodiversité qui pourraient être établies à cette échelle. De plus, les impacts des pratiques agricoles étant souvent mal connus, il est difficile de déterminer la nature exacte des données à recueillir. Il est donc important de définir des indicateurs directs de l'état actuel de la biodiversité.

Actuellement, parmi ces indicateurs directs, les espèces indicatrices les plus communément utilisées sont les plantes vasculaires, les oiseaux et les papillons. Cependant, définir les organismes cibles est loin d'être trivial : ainsi, alors que quelques études ont montré que certains groupes peuvent servir d'indicateurs de la richesse biologique globale dans des conditions précises, la plupart des études montrent en fait des relations très faibles entre la richesse taxinomique d'un groupe et celle des autres groupes.

Une autre façon d'aborder les indicateurs de biodiversité est de les classer en fonction des trois objectifs principaux de maintien et d'augmentation de la biodiversité dans le contexte agricole : (i) des indicateurs de protection de la nature (conservation des espèces rares ou menacées), (ii) des indicateurs de résilience de l'agroécosystème, et (iii) les indicateurs liés à la protection des végétaux (contrôle biologique des ravageurs par les prédateurs et parasitoïdes). On peut citer une quatrième catégorie d'indicateurs, liés à la fertilité du sol. Les trois premières classes peuvent être assimilées à trois fonctions principales, soit respectivement les fonctions patrimoniale, écologique et agronomique.

On le voit, la nature complexe des relations entre biodiversité et agriculture, déjà soulignée dans le cadre de la structuration du champ de recherche, se ressent aussi bien logiquement dans les difficultés à proposer des indicateurs au final très divers pour appréhender ces relations.

1.5.5. Conclusions

♦ A l'échelle de la parcelle, toute intensification forte des pratiques (fertilisation, pesticides, pâturage, travail du sol...) conduit à un effet négatif sur la biodiversité en terme de réduction de la richesse spécifique et de banalisation des espèces présentes, pour une large gamme de groupes d'organismes, ainsi qu'à une modification profonde des caractéristiques fonctionnelles des espèces. A l'inverse, un niveau de gestion modéré peut favoriser la biodiversité dans les agroécosystèmes (par exemple

fertilisation modérée de prairies pauvres en nutriments, pâturage modéré de prairies semi-permanentes sur sols riches, simplification du travail du sol).

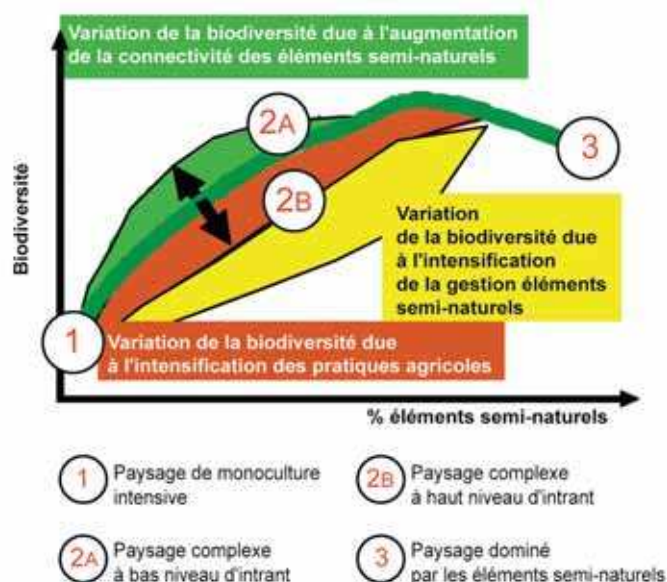
♦ L'hétérogénéité des paysages agricoles joue un rôle important dans la dynamique de la biodiversité. Elle favorise la richesse spécifique et l'abondance pour les communautés d'espèces mobiles notamment, elle renforce le service écologique de régulation biologique en permettant d'augmenter la richesse en insectes auxiliaires. Les espèces les plus affectées par les modifications d'hétérogénéité sont les espèces mobiles, spécialistes, et celles dont l'échelle de perception est voisine de celle du grain du paysage. Les éléments semi-naturels sont des constituants importants de cette hétérogénéité, et parmi eux les bords de champs jouent un rôle clé pour la biodiversité. Leur composition et leur gestion déterminent leur qualité d'habitat pour la flore ou la faune.

♦ Les activités agricoles et la structure du paysage n'agissent pas toujours en synergie sur la biodiversité, avec un effet cumulé et négatif de l'intensification de l'agriculture conventionnelle et de la simplification des paysages. Pour les espèces mobiles, la structure du paysage peut compenser en partie les effets négatifs des pratiques, alors que pour des espèces peu mobiles il existe un seuil de structure du paysage en deçà duquel les modifications de système de production sont nécessaires pour favoriser la biodiversité.

♦ A partir de ces éléments, nous avons bâti un modèle conceptuel reliant les paramètres spatiaux des paysages agricoles et la biodiversité en fonction de l'intensification des pratiques. La Figure 1.5-2 est une synthèse conceptuelle de résultats de nombreux travaux. Deux difficultés sont rencontrées pour construire un tel modèle à partir de la littérature : i) la définition de la biodiversité, qui n'est pas réduite au nombre d'espèces, mais prend aussi en compte la diversité ou l'abondance, et ii) la corrélation fréquente entre intensification de l'agriculture et structure du paysage. Ce modèle conceptuel souligne que la réponse de la biodiversité à la fraction d'éléments semi-naturels présents dans le paysage n'est pas linéaire, et qu'il existe des valeurs seuils en dessous desquelles le risque d'extinction de nombreuses espèces est accru. En deçà de ces valeurs, une augmentation de la connectivité peut pallier les effets négatifs de la fragmentation sur la biodiversité.

Figure 1.5-2. Proposition de modèle conceptuel reliant la biodiversité et les paramètres spatiaux des paysages agricoles en fonction de l'intensification des pratiques

Schématisation des rôles, vis-à-vis de la biodiversité, du pourcentage d'éléments semi-naturels dans le paysage, souvent très lié à l'intensification des pratiques agricoles, de l'intensification de la gestion de ces éléments semi-naturels, et de la connectivité de ces éléments.



Dans les paysages agricoles homogènes, ces résultats soulignent la nécessité d'augmenter l'importance surfacique des éléments semi-naturels en (i) les intégrant dans le contexte agronomique et culturel local, et (ii) en accompagnant la restructuration du paysage par des modes de gestion adaptés ; ainsi que la nécessité de désintensifier les pratiques sur une partie des paysages. Si l'homogénéisation des paysages n'est pas trop forte et n'a pas entraîné une réduction du pool régional d'espèces, le processus de modification de la biodiversité apparaît souvent réversible, ce qui ouvre la voie à des mesures de restauration.

Dans les paysages agricoles complexes, ces résultats montrent qu'il faut veiller à rester en deçà d'un seuil d'homogénéisation et à maintenir l'intensification dans des limites où l'effet de l'hétérogénéité du paysage peut au moins partiellement contrebalancer l'effet négatif de cette intensification. Cependant, pour environ 65% de la superficie du territoire français utilisée par l'agriculture, le niveau d'hétérogénéité est en dessous des valeurs qui permettraient que la biodiversité soit peu sensible à l'intensification. Dans ces paysages, et vu les contraintes existant sur la production agricole, il semble nécessaire de rechercher des marges de manœuvre à la fois sur le niveau d'intensification des systèmes agricoles et sur le niveau de simplification du paysage vis-à-vis d'objectifs en terme de biodiversité bien explicités.

Enfin, dans les paysages dominés par des éléments semi-naturels, limiter l'intensification des pratiques et éviter l'abandon sont les points les plus importants.

◆ Les "taxons indicateurs", très utiles pour mettre en lumière des tendances lourdes des effets de l'agriculture sur la diversité de groupes ciblés, ne doivent pas être utilisés pour inférer des évolutions aux échelles spatiales larges de la biodiversité en général. Des indicateurs de pression représentant le niveau d'intensification et le niveau de simplification du paysage sont ici utiles.

◆ L'essentiel de ces conclusions résulte de comparaisons "instantanées", effectuées entre des systèmes gérés de façons différentes. Le facteur temps (vitesses des changements de biodiversité, importance de l'histoire de la gestion des parcelles ou des paysages...) n'est généralement pas pris en compte.

◆ Etant donnée la diversité des réponses des organismes aux pratiques et caractéristiques des paysages agricoles, gérer les paysages agricoles pour préserver la biodiversité ne peut donc se faire sans expliciter des objectifs clairs en terme de biodiversité (espèces ou groupes d'espèces cibles...). Seule une telle explicitation permet de définir les pratiques et les aspects clés du paysage favorables aux espèces ciblées.

Références bibliographiques citées dans le chapitre 1

- ACTA (2002). Recueil des effets non intentionnels des produits phytosanitaires, 8^{ème} ed., ACTA - UIPP, Paris, 492 p.
- ACTA (2008). Index Phytosanitaire 44, ACTA, Paris, 844 p.
- Adler P.B., Milchunas D.G., Iauenroth W.K., Sala O.E., Burke I.C. (2004). Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41(4): 653-663.
- Adler P.B., Milchunas D.G., Sala O.E., Burke I.C., Iauenroth W.K. (2005). Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications* 15(2): 774-792.
- Adler P.B., Raff D.A., Iauenroth W.K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128(4): 465-479.
- Adriaens D., Honnay O., Hermy M. (2006). No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* 133(2): 212-224.
- Aebischer N.J. (1990). Assessing pesticide effects on non-target invertebrates using long term monitoring and time-series modelling. *Functional Ecology* 4: 369-373.
- Aerts R., Chapin F.S.I. (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Agreste (1998). Enquêtes sur la structure des vergers en 1997.
- Agreste (2006). Statistique Agricole Annuelle. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/saa2008T3a.pdf>
- Agricola U., Barthel J., Laussmann H., Plachter H. (1996). Structure and dynamics of the fauna of an agricultural landscape in Southern Germany after change of landuse to ecological and integrated farming systems. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26: 681-692.
- Agrios G.N. (1997). Plant Pathology, Fourth Edition ed., Academic Press, San Diego, 635 p.
- Ahmed M.T., Ismail S.M.M., Mabrouk S.S. (1998). Residues of some chlorinated hydrocarbon pesticides in rain water, soil and ground water, and their influence on some soil microorganisms. *Environment International* 24(5-6): 665-670.
- Aihartza J.R., Garin I., Goiti U., Zabala J., Zuberogoitia I. (2003). Spring habitat selection by the Mediterranean Horseshoe Bat (*Rhinolophus euryale*) in the Urdaibai Biosphere Reserve (Basque Country). *Mammalia* 67(1): 25-32.
- Alabouvette C., Backhouse D., Steinberg C., Donovan N.J., Edel-Hermann V., Burgess L.W. (2004). Microbial diversity in soil - Effects on crop health. In *Managing Soil Quality: Challenges in Modern Agriculture*, (Emholt S., Christensen B.T., eds.), CABI Publishing, New York: 121-138.
- Alabouvette C., Olivain C., Steinberg C. (2006). Biological control of plant diseases: the European situation. *European Journal of Plant Pathology* 114(3): 329-341.
- Alabouvette C., Raaijmakers J., De Boer W., Notz R., Défago G., Steinberg C., Lemanceau P. (2006). Concepts and Methods to Assess the Phytosanitary Quality of Soils. In *Plant-microbe interactions and soil quality handbook*, (Bloem J. et al., eds.), CABI Publishing, Wallingford, UK: 257-270.
- Alabouvette C., Steinberg C. (2006). The soil as a reservoir for antagonists to plant diseases. In *An ecological and societal approach to biological control*, (Eilenberg J., Hokkanen H., eds.), Kluwer Academic Publishers, NL, Dordrecht: 123-144.
- Alard D., Bance J.F., Frileux P.N. (1994). Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape: consequences for biodiversity and wildlife conservation in central Normandy (France). *Journal of Environmental Management* 42(2): 91-109.
- Albrecht A., Mattheis A. (1998). The effects of organic and integrated farming on rare arable weeds on the Forschungsverbund Agrarökosysteme München (FAM) research station in southern Bavaria. *Biological Conservation* 86(3): 347-356.
- Albrecht H. (2003). Suitability of arable weeds as indicator organisms to evaluate species conservation effects of management in agricultural ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 201-211.
- Al-Deeb M.A., Wilde G.E., Blair J.M., Todd T.C. (2003). Effect of Bt corn for corn rootworm control on nontarget soil microarthropods and nematodes. *Environmental Entomology* 32: 859-865.
- Alix A., Cortesero A.M., Nenon J.P., Anger J.P. (2001). Selectivity assessment of chlorfenvinphos reevaluated by including physiological and behavioral effects on an important beneficial insect. *Environmental Toxicology and Chemistry* 20(11): 2530-2536.
- Al-Mufti M.M., Sydes C.L., Furness S.B., Grime J.P., Band S.R. (1977). A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65: 759-791.
- Altieri M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74(1-3): 19-31.
- Altieri M.A., Schmidt L.L. (1986). The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned, organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 16(1): 29-43.
- Amiaud B., Bouzille J.B., Tournade F., Bonis A. (1998). Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands* 18(3): 482-494.
- Anand M., Laurence S., Rayfield B. (2005). Diversity relationships among taxonomic groups in recovering and restored forests. *Conservation Biology* 19(3): 955-962.
- Andelman S.J., Fagan W.F. (2000). Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(11): 5954-5959.
- Andersen A.N., Hoffmann B.D., Muller W.J., Griffiths A.D. (2002). Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology* 39(1): 8-17.
- Andersen A.N., Majer J.D. (2004). Ants show the way Down Under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2(6): 291-298.
- Anderson T.H. (2003). Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98(1-3): 285-293.
- Andow D.A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561-586.
- Andow D.A., Risch S.J. (1985). Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator *Coleomegilla maculata* and its food. *Journal of Applied Ecology* 22(2): 357-372.

- Andow D.A., Zwahlen C. (2006). Assessing environmental risks of transgenic plants. *Ecology Letters* 9(2): 196-214.
- Andrade D.D., Colozzi A., Balota E.L., Hungria M. (2003). Long-term effects of agricultural practices on microbial community. In *Conservation Agriculture: Environment, Farmers Experiences, Innovations, Socio-Economy, Policy*, KLUWER ACADEMIC PUBL, Dordrecht: 301-306.
- Andr  n H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Andren H., Delin A., Cuthill C. (1997). Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Forum. Oikos* 80: 193-196.
- Angeler D.G., Garcia G. (2005). Using emergence from soil propagule banks as indicators of ecological integrity in wetlands: advantages and limitations. *Journal of the North American Benthological Society* 24(4): 740-752.
- Angevin F., Klein E.K., Choimet C., Gauffreteau A., Lavigne C., Mess  an A., Meynard J.M. (2008). Modelling impacts of cropping systems and climate on maize cross-pollination in agricultural landscapes: The MAPOD model. *European Journal of Agronomy* 28(3): 471-484.
- Arias M.E., Gonzalez-Perez J.A., Gonzalez-Vila F.J., Ball A.S. (2005). Soil health - a new challenge for microbiologists and chemists. *International Microbiology* 8(1): 13-21.
- Arlettaz R. (1996). Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 51(1): 1-11.
- Arlettaz R., Perrin N., Hausser J. (1997). Trophic Resource Partitioning and Competition between the Two Sibling Bat Species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 66(6): 897-911.
- Arnault I., Mondy N., Diwo S., Auger J. (2004). Soil behaviour of sulfur natural fumigants used as methyl bromide substitutes. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry* 84(1-3): 75-82.
- Artois M. (2003). Wildlife infectious disease control in Europe. *Journal Mountain Ecology*(7): 89-97.
- Artois M., Biteau-Coroller F., Rossi S., Hars J. (2002). La surveillance et le contr  le des maladies infectieuses de la faune sauvage en France et en Europe. *Bull. Soc. M  d. v  t. prat.* 86: 3651.
- Auge R.M. (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science* 84(4): 373-381.
- Auger P., Bonafos R., Kreiter S. (2004). Mancozeb resistance patterns among *Kampimodromus aberrans* and *Typhlodromus pyri* (Acari : Phytoseiidae) strains from French vineyards. *Canadian Entomologist* 136(5): 663-673.
- Aveline A., Crozat Y., Cleyet-Marel J.C., Pinochet X. (2003). Bacterial growth rate and growth pouch nodulation profile differences as possible ways of *Bradyrhizobium japonicum* strain screening for low P soils. *Plant and Soil* 251(2): 199-209.
- Avenant N.L. (2000). Small mammal community characteristics as indicators of ecological disturbance in the Willem Pretorius Nature Reserve, Free State, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 30(1): 26-33.
- Aviron S., Burel F., Baudry J., Schermann N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 205-217.
- Avrhami S., Conrad R. (2003). Patterns of community change among ammonia oxidizers in meadow soils upon long-term incubation at different temperatures. *Applied and Environmental Microbiology* 69(10): 6152-6164.
- Axelsen J.A., Kristensen K.T. (2000). Collembola and mites in plots fertilised with different types of green manure. *Pedobiologia* 44(5): 556-566.
- Aymonin G. (1965). Origines pr  sum  es et disparition progressive des adventices messicoles calcicoles en France, 2   Colloque sur la *Biologie des mauvaises herbes*, ENSA, Grignon, Guyot, ed.: 1-15.
- Aznar J.C., Dervieux A., Grillas P. (2003). Association between aquatic vegetation and landscape indicators of human pressure. *Wetlands* 23(1): 149-160.
- 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(1-4): 43-50.
- Baguette M., Hance T. (1997). Carabid beetles and agricultural practices: Influence of soil ploughing. *Biological Agriculture & Horticulture* 15(1-4): 185-190.
- Bailey K.L., Gossen B.D., Derksen D.A., Watson P.R. (2000). Impact of agronomic practices and environment on diseases of wheat and lentil in southeastern Saskatchewan. *Canadian Journal of Plant Science* 80(4): 917-927.
- Bailey K.L., Lazarovits G. (2003). Suppressing soil-borne diseases with residue management and organic amendments. *Soil & Tillage Research* 72(2): 169-180.
- Bailey V.L., Smith J.L., Bolton H. (2002). Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. *Soil Biology & Biochemistry* 34(7): 997-1007.
- Baker G.H. (1998). Recognising and responding to the influences of agriculture and other land-use practices on soil fauna in Australia. *Applied Soil Ecology* 9(1-3): 303-310.
- Bakker C., Blair J.M., Knapp A.K. (2003). Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia* 137(3): 385-391.
- Bakker E.S., Ritchie M.E., Olff H., Milchunas D.G., Johannes M.H. (2006). Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9(7): 780-788.
- Bakker J.P. (1998). The impact of grazing on plant communities. In *Grazing and conservation management*, (Wallis De Vries M.F. et al., eds.), Kluwer Academic Publisher, Dordrecht: 137-184.
- Bakker J.P., Berendse F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution* 14(2): 63-68.
- Bal  zs K., J  n  s G., Buj  ki G. (1996). Eight years' experiences of IPM in Hungarian apple orchards. *Bulletin OILB/SROP* 19(4): 95-101.
- Baldi A., Batary P., Erdos S. (2005). Effects of grazing intensity on bird assemblages and populations of Hungarian grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 251-263.
- Baldi A., Kisbenedek T. (1997). Orthopteran assemblages as indicators of grassland naturalness in Hungary. *Agriculture Ecosystems & Environment* 66(2): 121-129.
- Balent G., Allard D., Blanfort V., Gibon A. (1998). Activit  s de p  turage, paysages et biodiversit  . *Annales de Zootechnie* 47: 419-429.

- Balmford A., Crane P., Dobson A., Green R.E., Mace G.M. (2005). The 2010 challenge: Data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360(1454): 221-228.
- Balmford A., Green M.J.B., Murray M.G. (1996). Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness .1. Regional tests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 263(1375): 1267-1274.
- Bamforth S.S. (1997). Protozoa: recyclers and indicators of agroecosystem quality. In *Fauna in soil ecosystems: recycling, processes, nutrient fluxes and agricultural production*, (Benckiser G., ed.), Marcel Dekker: 63-84.
- Bankhead S.B., Landa B.B., Lutton E., Weller D.M., Gardener B.B.M. (2004). Minimal changes in rhizobacterial population structure following root colonization by wild type and transgenic biocontrol strains. *Fems Microbiology Ecology* 49(2): 307-318.
- Bar A., Löffler J. (2007). Ecological process indicators used for nature protection scenarios in agricultural landscapes of SW Norway. *Ecological Indicators* 7(2): 396-411.
- Barbour J.D., Farrar R.R., Kennedy G.G. (1993). Interaction of *Manduca sexta* resistance in tomato with insect predators of *Helicoverpa zea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 68: 143-155.
- Bardgett R.D., Cook R. (1998). Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology* 10(3): 263-276.
- Bardgett R.D., Jones A.C., Jones D.L., Kemmitt S.J., Cook R., Hobbs P.J. (2001). Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 33(12-13): 1653-1664.
- Bardgett R.D., McAlister E. (1999). The measurement of soil fungal : bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils* 29(3): 282-290.
- Barnard D.R., Rogers G.D., Jones B.G. (1983). Strategic treatment of pastured beef cattle with acaricides: effect on populations of the lone star tick (Acari: Ixodidae). *Journal of Economic Entomology* 76(1): 99-102.
- Barr C.J., Gillespie M.K. (2000). Estimating hedgerow length and pattern characteristics in Great Britain using Countryside Survey data. *Journal of Environmental Management* 60(1): 23-32.
- Barralis G. (1978). Modifications de la flore adventice des agrocénoses résultant de l'emploi des herbicides et leurs conséquences, *Colloque sur les incidences secondaires des herbicides sur la flore et la faune*, Versailles (France), Société Française de Phytologie et de Phytopharmacie: 24-29.
- Barrett C.B., Gibson C.C., Hoffman B., McCubbins M.D. (2006). The complex links between governance and biodiversity. *Conservation Biology* 20(5): 1358-1366.
- Barrios E. (2007). Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics* 64(2): 269-285.
- Barton D.R. (1996). The use of Percent Model Affinity to assess the effects of agriculture on benthic invertebrate communities in headwater streams of southern Ontario, Canada. *Freshwater Biology* 36(2): 397-410.
- Barton D.R., Farmer M.E.D. (1997). The effects of conservation tillage practices on benthic invertebrate communities in headwater streams in southwestern Ontario, Canada. *Environmental Pollution* 96(2): 207-215.
- Bass B., Hansell R., Choi J. (1998). Towards a simple indicator of biodiversity. *Environmental Monitoring and Assessment* 49(2-3): 337-347.
- Bastian O., Lutz M., Unger C., Koppen I., Roder M., Syrbe R.U. (2003). Framework for the development of local agri-environmental programmes in Europe - 1. The indicator approach. *Landnutzung und Landentwicklung* 44(5): 229-237.
- Batary P., Baldi A., Szel G., Podluszany A., Rozner I., Erdos S. (2007). Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions* 13(2): 196-202.
- Bauernfeind E., Moog O. (2000). Mayflies (Insecta: Ephemeroptera) and the assessment of ecological integrity: a methodological approach. *Hydrobiologia* 422/423: 71-83.
- Baumgarte S., Tebbe C.C. (2005). Field studies on the environmental fate of the Cry1Ab Bt-toxin produced by transgenic maize (MON810) and its effect on bacterial communities in the maize rhizosphere. *Molecular Ecology* 14(8): 2539-2551.
- Baumgartner J., Hartmann J. (2001). The design and implementation of sustainable plant diversity conservation program for alpine meadows and pastures. *Journal of Agricultural & Environmental Ethics* 14(1): 67-83.
- Bazzaz F.A. (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- Bazzaz F.A. (1996). *Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, 320 p.
- Beckie H.J., Harker K.N., Hall L.M., Warwick S.I., Légère A., Sikkema P.H., Clayton G.W., Thomas A.G., Leeson J.Y., Seguin-Swartz G., Simard M.-J. (2006). A decade of herbicide-resistant crops in Canada. *Canadian Journal of Plant Science* 86(4): 1243-1264.
- Beebee T.J.C., Griffiths R.A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125(3): 271-285.
- Behan-Pelletier V.M. (1999). Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 411-423.
- Behan-Pelletier V.M. (2003). Acari and Collembola biodiversity in Canadian agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science* 83(3): 279-288.
- Beintema A.J., Muskens G.J.D.M. (1987). Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *Journal of Applied Ecology* 24(3): 743-758.
- Belanger L., Picard M. (1999). Cattle grazing and avian communities of the St. Lawrence River islands. *Journal of Range Management* 52(4): 332-338.
- Bellows T.S. (2001). Restoring population balance through natural enemy introductions. *Biological Control* 21: 199-205.
- Bel'skaya E.A., Eshyunin S.L. (2003). Arachnids (Arachnidae) in a spring wheat agrocenosis in Southern Sverdlovsk oblast and the effect of treatment with Decis, a pyrethroid insecticide, on their populations. *Russian Journal of Ecology* 34(5): 359-362.
- Beltman B., van der Broek T., Martin W., Ten Cate M., Gusewell S. (2003). Impact of mowing regime on species richness and biomass of a limestone hay meadow in Ireland. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* 69(1): 17-30.
- Belyea L.R., Lancaster J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86: 402-416.
- Bengtsson J., Ahnström J., Weibull A.C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42(2): 261-269.

- Benizri E., Amiaud B. (2005). Relationship between plants and soil microbial communities in fertilized grasslands. *Soil Biology & Biochemistry* 37(11): 2055-2064.
- Bennett A.E., Bever J.D. (2007). Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology* 88(1): 210-218.
- Bennett A.F., Radford J.Q., Haslem A. (2006). Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133(2): 250-264.
- Bensusan N.R. (2000). Do we know how effective is the conservation of biodiversity in protected areas. *Boletim do Herbario Ezechias Paulo Heringer* 5: 113-123.
- 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(4): 673-687.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18(4): 182-188.
- Berendse F., Aerts R. (1987). Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* 1: 293-296.
- Berendse F., Elberse W.T., Geerts R.H.M.E. (1992). Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology* 73(1): 46-53.
- Berg G., Esselink P., Groeneweg M., Kiehl K. (1997). Micropatterns in *Festuca rubra*-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology* 132(1): 1-14.
- Bernard J.-L., Gratadou P., Pindon G., Rodriguez A., Tisseur M., Decourtye A. (2006). Jachères et MAE : pour une gestion favorable à l'entomofaune prédatrice. *Phytoma-La défense des végétaux* 590: 10-16.
- Berny P. (2007). Pesticides and the intoxication of wild animals. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics* 30: 93-100.
- Berrada S., Nguyen T.X., Fournier D. (1996). Comparative toxicities of some insecticides to *Cacopsylla pyri* L. (Hom., Psyllidae) and one of its important biological control agents, *Anthocoris nemoralis* F. (Het., Anthocoridae). *Journal of Applied Entomology* 120(3): 181-185.
- Bhatti M.A., Duan J., Head G.P., Jiang C.J., McKee M.J., Nickson T.E., Pilcher C.L., Pilcher C.D. (2005). Field evaluation of the impact of corn rootworm (Coleoptera : Chrysomelidae)-protected Bt corn on ground-dwelling invertebrates. *Environmental Entomology* 34(5): 1325-1335.
- Bhatti M.A., Duan J., Head G.P., Jiang C.J., McKee M.J., Nickson T.E., Pilcher C.L., Pilcher C.D. (2005). Field evaluation of the impact of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae)-protected Bt corn on foliage-dwelling arthropods. *Environmental Entomology* 34(5): 1336-1345.
- Biala K., Peeters A., Muys B., Hermly M., Brouckaert V., Garcia V., Veken B.v.d., Valckx J. (2005). Biodiversity indicators as a tool to assess sustainability levels of agro-ecosystems, with a special consideration of grassland areas. *Options Méditerranéennes. Serie A, Séminaires Méditerranéens*(No.67): 439-443.
- Bianchi F., Booij C.J.H., Tscharntke T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273(1595): 1715-1727.
- Bibby C.J. (1999). Making the most of birds as environmental indicators. *Ostrich* 70(1): 81-88.
- Biddinger D.J., Hull L.A. (1995). Effects of several types of insecticides on the mite predator, *Stethorus punctum* (Coleoptera: Coccinellidae), including insect growth regulators and abamectin. *Journal of Economic Entomology* 88(2): 358-366.
- Bilalis D., Efthimiadis P., Sidiras N. (2001). Effect of three tillage systems on weed flora in a 3-year rotation with four crops. *Journal of Agronomy and Crop Science-Zeitschrift Fur Acker Und Pflanzenbau* 186(2): 135-141.
- Billeter R., Liira J., Bailey D., Bugter R., Arens P., Augenstein I., Aviron S., Baudry J., Bukacek R., Burel F., Cerny M., De Blust G., De Cock R., Diekötter T., Dietz H., Dirksen J., Dormann C., Durka W., Frenzel M., Hamersky R., Hendrickx F., Herzog F., Klotz S., Koolstra B., Lausch A., Le Coeur D., Maelfait J.P., Opdam P., Roubalova M., Schermann A., Schermann N., Schmidt T., Schweiger O., Smulders M.J.M., Speelmans M., Simova P., Verboom J., van Wingerden W.K.R.E., Zobel M. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45(1): 141-150.
- Binet F., Hallaire V., Curmi P. (1997). Agricultural practices and the spatial distribution of earthworms in maize fields. Relationships between earthworm abundance, maize plants and soil compaction. *Soil Biology & Biochemistry* 29(3-4): 577-583.
- Bittman S., Forge T.A., Kowalenko C.G. (2005). Responses of the bacterial and fungal biomass in a grassland soil to multi-year applications of dairy manure slurry and fertilizer. *Soil Biology & Biochemistry* 37(4): 613-623.
- Blackstock T., Rimes C., Stevens D., Jefferson R., Robertson H., J. M., Hopkins J. (1999). The extent of semi-natural grassland communities in lowland England and Wales: a review of conservation surveys 1978-1996. *Grass & Forage Science* 54(1): 1-18.
- Blair J.M., Todd T.C., Callahan J. (2000). Responses of grassland soil invertebrates to natural and anthropogenic disturbances. In *Invertebrates as webmasters in ecosystems*, (Coleman D.C., Hendrix P.F., eds.), CABI International Press: 43-71.
- Blair R.B. (1999). Birds and butterflies along an urban gradient: Surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications* 9(1): 164-170.
- Bleeker W., Schmitz U., Ristow M. (2007). Interspecific hybridization between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation* 137(2): 248-253.
- Blondel J., Farre H. (1988). The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia* 75(1): 83-93.
- Blonk H., Lindeijer E., Broers J. (1997). Towards a methodology for taking physical degradation of ecosystems into account in LCA. *International Journal of Life Cycle Assessment* 2(2): 91-98.
- Bobbink R., Hornung M., Roelofs J.M. (1998). The effects of air-borne pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86(5): 717-738.
- Bockstaller C., Girardin P. (2003). How to validate environmental indicators. *Agricultural Systems* 76(2): 639-653.
- Bockstaller C., Girardin P., vanderWerf H.M.G. (1997). Use of agro-ecological indicators for the evaluation of farming systems. *European Journal of Agronomy* 7(1-3): 261-270.
- Bockstaller C., Guichard L., Makowski D., Aveline A., Girardin P., Plantureux S. (2008). Agri-environmental indicators to assess cropping and farming systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 28(1): 139-149.

- Bockus W.W., Shroyer J.P. (1998). The impact of reduced tillage on soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 36: 485-500.
- Bogya S., Markó V. (1999). Effect of pest management systems on ground-dwelling spider assemblages in an apple orchard in Hungary. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73(1): 7-18.
- Bogya S., Markó V., Szinetár C.S. (1999). Comparison of pome fruit orchard inhabiting spider assemblages at different geographical scales. *Agricultural and Forest Entomology* 1(4): 261-269.
- Bohanec M., Cortet J., Griffiths B., Znidarsic M., Debeljak M., Caul S., Thompson J., Krogh P.H. (2007). A qualitative multi-attribute model for assessing the impact of cropping systems on soil quality. *Pedobiologia* 51(3): 239-250.
- Bohm M., White P.C.L., Chambers J., Smith L., Hutchings M.R. (2007). Wild deer as a source of infection for livestock and humans in the UK. *Veterinary Journal* 174: 260-276.
- Bolduc E., Buddle C.M., Bostanian N.J., Vincent C. (2005). Ground-dwelling spider fauna (Araneae) of two vineyards in southern Quebec. *Environmental Entomology* 34(3): 635-645.
- Bonet A., Pausas J. (2004). Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology* 174(2): 257-270.
- Bonkowski M., Roy J. (2005). Soil microbial diversity and soil functioning affect competition among grasses in experimental microcosms. *Oecologia* 143(2): 232-240.
- Bonn A., Rodrigues A.S.L., Gaston K.J. (2002). Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale? *Ecology Letters* 5(6): 733-741.
- Borie V. (1892). Les travaux des champs, 4ème ed., Bibliothèque du Cultivateur, Librairie Agricole de la Maison Rustique, Paris, 180 p.
- Bos D., Loonen M.J.J.E., Stock M., Hofeditz F., van der Graaf A.J., Bakker J.P. (2005). Utilisation of Wadden Sea salt marshes by geese in relation to livestock grazing. *Journal for Nature Conservation* 13(1): 1-15.
- Bossuyt H., Deneff K., Six J., Frey S.D., Merckx R., Paustian K. (2001). Influence of microbial populations and residue quality on aggregate stability. *Applied Soil Ecology* 16(3): 195-208.
- Bostrom U., Fogelfors, H. (1999). Type and time of autumn tillage with and without herbicides at reduced rates in southern Sweden 2. Weed flora and diversity. *Soil & Tillage Research* 50(3-4): 283-293.
- Bostrom U., Fogelfors, H. (2002). Long-term effects of herbicide-application strategies on weeds and yield in spring-sown cereals. *Weed Science* 50: 196-203.
- Boubakri H., Beuf M., Simonet P., Vogel T.M. (2006). Development of metagenomic DNA shuffling for the construction of a xenobiotic gene. *Gene* 375: 87-94.
- Bouché M.B. (1972). Lombriciens de France. Ecologie et systématique. *Annales de zoologie, écologie animale* 72(2(n° spécial): 671 p.
- Bowen B.S., Kruse A.D. (1993). Effects of Grazing on Nesting by Upland Sandpipers in South-Central North-Dakota. *Journal of Wildlife Management* 57(2): 291-301.
- Braakhekke W.G., Hooftman D.A.P. (1999). The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. *Journal of Vegetation Science* 10: 187-200.
- Braband D., Geier U., Kopke U. (2003). Bio-resource evaluation within agri-environmental assessment tools in different European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 423-434.
- Braband D., Van Elsen T. (2006). Arable plant species as ecological goods - development of a simple method to identify arablefields that are rich in arable plant species. *Journal of Plant Diseases and Protection*: 535-546.
- Brandenburg R.L. (1985). The effect of field applications of insecticides for variegated cutworm, *Peridroma saucia* (Hubner) (Noctuidae: Lepidoptera) control on non-target arthropods in alfalfa. *Journal of the Kansas Entomological Society* 58(3): 437-441.
- Brauer I. (2003). Money as an indicator: to make use of economic evaluation for biodiversity conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 483-491.
- Bretagnolle V. (2006). Contribution des milieux prairiaux à rotation pluri-annuelle au maintien de la biodiversité en plaine céréalière intensive. Evaluation des surfaces et durées de rotations optimales par modélisation, et validation expérimentale par des mesures agri-environnementales. In *Diva: action publique, agriculture et biodiversité*, (Barre V., Baudry J., eds.), MEDD, Paris: 45-51.
- Bretagnolle V., Inchausti P. (2005). Modelling population reinforcement at a large spatial scale as a conservation strategy for the declining little bustard (*Tetrax tetrax*) in agricultural habitats. *Animal Conservation* 8: 59-68.
- Briemle G. (2006). Careful fertilisation increases species diversity of oligotrophic grassland - results of a study over 22 years in the low mountain range 'Schwabische Alb'. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 38(2): 37-44.
- Brin A., Brustel H. (2006). Saproxyllic beetles response to cork-oak forests heterogeneity in the Massif des Maures (France). *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* 61(4): 327-342.
- Britschgi A., Spaar R., Arlettaz R. (2006). Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130(2): 193-205.
- Britton A.J., Fisher J.M. (2007). Interactive effects of nitrogen deposition, fire and grazing on diversity and composition of low-alpine prostrate *Calluna vulgaris* heathland. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 125-135.
- Brody S.D., Carrasco V., Highfield W. (2003). Evaluating ecosystem management capabilities at the local level in Florida: Identifying policy gaps using geographic information systems. *Environmental Management* 32(6): 661-681.
- Brooks D.R., Clark S.J., Perry J.N., Bohan D.A., Champion G.T., Firbank L.G., Houghton A.J., Hawes C., Heard M.S., Woiwod I.P. (2005). Invertebrate biodiversity in maize following withdrawal of triazine herbicides. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 272(1571): 1497-1502.
- Brosset A., Barbe L., Beaucournu J.C., Faugier C., Salvayre H., Tupinier Y. (1988). La raréfaction du rhinolophe euryale (*Rhinolophus euryale* Blasius) en France: recherche d'une explication. *Mammalia* 52(1): 101-122.
- Brown G.G., Swift M.J., Bennack D.E., Bunning S., Montanez A., Brussaard L. (2007). Management of soil biodiversity in agricultural systems. In *Managing Biodiversity in agricultural systems*, (Jarvis D.I. et al., eds.), Columbia University Press: 224-268.
- Brown M.W. (1993). Resilience of the Natural Arthropod Community on Apple to External Disturbance. *Ecological Entomology* 18(3): 169-183.

- Brown M.W., Adler C.R.L. (1989). Community Structure of Phytophagous Arthropods on Apple. *Environmental Entomology* 18(4): 600-607.
- Brown M.W., Schmitt J.J. (2001). Seasonal and diurnal dynamics of beneficial insect populations in apple orchards under different management intensity. *Environmental Entomology* 30(2): 415-424.
- Brown M.W., Schmitt J.J., Abraham B.J. (2003). Seasonal and diurnal dynamics of spiders (Araneae) in West Virginia orchards and the effect of orchard management on spider communities. *Environmental Entomology* 32(4): 830-839.
- Brown P.D., Morra M.J. (1997). Control of soil-borne plant pest using glucosinolate-containing plants. *Advances in Agronomy* 61: 167-231.
- Broyer J., Lauranson-Broyer J. (1996). Sexual reproduction of plant species in floodplain meadows of the Saone valley (Ain). *Acta Botanica Gallica* 143(4/5): 353-365.
- Broyer J., Prudhomme J. (1995). Incidence de la fertilisation sur la diversité floristique des prairies de fauche inondables dans le val de Saône. *Ecologie* 26(1): 45-58.
- Bruinsma M., Kowalchuk G.A., van Veen J.A. (2003). Effects of genetically modified plants on microbial communities and processes in soil. *Biology and Fertility of Soils* 37(6): 329-337.
- Brussaard L., de Ruiter P.C., Brown G.G. (2007). Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 233-244.
- Brussaard L., Kuiper T.W., Didden W.A.M., de Goede R.G.M., Bloem J. (2004). Biological soil quality from biomass to biodiversity - importance and resilience to management stress and disturbance. In *Managing soil quality: challenges in modern agriculture*, (Schjonning P. et al., eds.), CABI: 139-161.
- Buchanan G.M., Grant M.C., Sanderson R.A., Pearce-Higgins J.W. (2006). The contribution of invertebrate taxa to moorland bird diets and the potential implications of land-use management. *Ibis* 148(4): 615-628.
- Büchs W. (2003). Biotic indicators for biodiversity and sustainable agriculture—introduction and background. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1-3): 1-16.
- Büchs W., Harenberg A., Zimmermann J. (1997). The invertebrate ecology of farmland as a mirror of the intensity of the impact of man? - An approach to interpreting results of field experiments carried out in different crop management intensities of a sugar beet and an oil seed rape rotation including set-aside. *Biological Agriculture & Horticulture* 15(1-4): 83-107.
- Buckingham D.L., Peach W.J., Fox D.S. (2006). Effects of agricultural management on the use of lowland grassland by foraging birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 112(1): 21-40.
- Buckland S.T., Magurran A.E., Green R.E., Fewster R.M. (2005). Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360(1454): 243-254.
- Bultmann H. (2005). Strategies and species richness of terricolous lichens in dry sand grasslands. *Tuexenia*(No.25): 425-443.
- Bünemann E.K., Schwenke G.D., Van Zwieten L. (2006). Impact of agricultural inputs on soil organisms - a review. *Australian Journal of Soil Research* 44(4): 379-406.
- Burel F., Baudry J., Butet A., Clergeau P., Delettre Y., le Coeur D., Dubs F., Morvan N., Paillat G., Petit S., Thenail C., Iefeuvre J.C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscape. *Acta Oecologica* 19(1): 47-60.
- Burn A.J. (1988). Assessment of the impact of pesticides on invertebrate predation in cereal crops. *Aspects of Applied Biology* 17(1): 279-288.
- Butchart S.H.M., Stattersfield A.J., Bennun L.A., Shutes S.M., Akcakaya H.R., Baillie J.E.M., Stuart S.N., Hilton-Taylor C., Mace G.M. (2004). Measuring global trends in the status of biodiversity: Red list indices for birds. *Plos Biology* 2(12): 2294-2304.
- Butet A., Leroux A.B.A. (2001). Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological Conservation* 100(3): 289-295.
- Butet A., Paillat G., Delettre Y. (2006). Factors driving small rodent assemblages from field boundaries in agricultural landscapes of western France. *Landscape Ecology* 21(3): 449-461.
- Butler S.J., Vickery J.A., Norris K. (2007). Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. *Science* 315(5810): 381-384.
- Caballero-Mellado J., Martinez-Romero E. (1999). Soil fertilization limits the genetic diversity of Rhizobium in bean nodules. *Symbiosis* 26(2): 111-121.
- Caesar-TonThat T.C., Caesar A.J., Gaskin J.F., Sainju U.M., Busscher W.J. (2007). Taxonomic diversity of predominant culturable bacteria associated with microaggregates from two different agroecosystems and their ability to aggregate soil in vitro. *Applied Soil Ecology* 36(1): 10-21.
- Canals L.M.I., Cliff R., Basson L., Hansen Y., Brandao M. (2006). Expert workshop on land use impacts in life cycle assessment (LCA). *International Journal of Life Cycle Assessment* 11(5): 363-368.
- Canals L.M.I., Romanya J., Cowell S.J. (2007). Method for assessing impacts on life support functions (LSF) related to the use of 'fertile land' in Life Cycle Assessment (LCA). *Journal of Cleaner Production* 15(15): 1426-1440.
- Caprio M.A., Hoy M.A. (1994). Metapopulation dynamics affect resistance development in the predatory mite, *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Economic Entomology* 87(3): 525-534.
- Carignan V., Villard M.A. (2002). Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78(1): 45-61.
- Caro T.M., O'Doherty G. (1999). On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology* 13(4): 805-814.
- Carpenter-Boggs L., Kennedy A.C., Reganold J.P. (2000). Organic and biodynamic management: effects on soil biology. *Soil Science Society of America Journal* 64(5): 1651-1659.
- Carson R. (1962). *Silent Spring*, Houghton Mifflin, Boston, 400 p.
- Castello M., Skert N. (2005). Evaluation of lichen diversity as an indicator of environmental quality in the North Adriatic submediterranean region. *Science of the Total Environment* 336(1/3): 201-214.
- Catroux G., Hartmann A., Revellin C. (2001). Trends in rhizobial inoculant production and use. *Plant and Soil* 230(1): 21-30.
- Cavaco M., Goncalves M., Nave A., Santos J., Silvino P., Veiga C., Rodrigues R. (2003). Evaluation of the side effects of five insecticides on predatory mites (Acari: Phytoseiidae) in apple orchards in two different regions of Portugal. *Bulletin OILB/SROP* 26(5): 1-8.
- Ceballos G., Ehrlich P.R. (2002). Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296(5569): 904-907.
- Cerdeira A.L., Duke S.O. (2006). The current status and environmental impacts of glyphosate-resistant crops: a review. *Journal of Environmental Quality* 35(5): 1633-1658.

- Chabert A., Beaufret C. (2005). Impact of some agricultural practices on carabidae beetles. *Bulletin OILB/SROP* 28(6): 101-109.
- Chabert A., Gandrey J. (2005). Impact of some insecticides on Carabidae and consequences for slug populations. *Bulletin OILB/SROP* 28(6): 111-113.
- Chaboussou F. (1970). Influence des pesticides sur la plante : conséquences écologiques. *Bulletin de la Société Française d'Ecologie* 3: 146-158.
- Chambon J.P., Cocquemot C., Fougereux A., Taupin P. (1987). Impact of an early insecticide treatment on the arthropods present in soft winter wheat. *Bulletin OILB/SROP* 10(1): 225-242.
- Chan K.Y. (2001). An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity - implications for functioning in soils. *Soil & Tillage Research* 57(4): 179-191.
- Chape S., Harrison J., Spalding M., Lysenko I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360(1454): 443-455.
- Chapin F.S., III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Chapin F.S., III, Autumn K., Pugnaire F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142: S78-92.
- Chapman M.H., Hoy M.A. (1991). Relative toxicity of *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis* to the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) and its predator *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acari, Tetranychidae and Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 111: 147-154.
- Charleston D.S., Kfir R., Dicke M., Vet L.E.M. (2006). Impact of botanical extracts derived from *Melia azedarach* and *Azadirachta indica* on populations of *Plutella xylostella* and its natural enemies: a field test of laboratory findings. *Biological Control* 39(1): 105-114.
- Charron C.S., Sams C.E., Canaday C.H. (2002). Impact of glucosinolate content in broccoli (*Brassica oleracea* (Italica group)) on growth of *Pseudomonas marginalis*, a causal agent of bacterial soft rot. *Plant Disease* 86(6): 629-632.
- Charudattan R., Walker H.L. (1982). Biological control of weeds with plant pathogens, Wiley and Sons, New York, 293 p.
- Chase M.K., Kristan W.B., Lynam A.J., Price M.V., Rotenberry J.T. (2000). Single species as indicators of species richness and composition in California coastal sage scrub birds and small mammals. *Conservation Biology* 14(2): 474-487.
- Chauvel B., Barralis G., Chadoeuf R., Dessaint F. (1995). Développement de populations adventices en situation de jachère annuelle, 16. *Conférence du COLUMA-Journées Internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*, Reims, (France), ANPP, ed.: 725-734.
- Chen A., Chen Z., Luo K., Miao S. (2003). Effects of some insecticides on field population fluctuation and parasitism of the leafminer parasitoid. *Journal of Yunnan Agricultural University* 18(3): 249-252.
- Chen Y.H., Welter S.C. (2005). Crop domestication disrupts a native tritrophic interaction associated with the sunflower, *Helianthus annuus* (Asterales : Asteraceae). *Ecological Entomology* 30(6): 673-683.
- Chevassus-Au-Louis B. (2007). Biodiversity: A new look at the diversity of life I. Immensity and complexity. *Cahiers Agricultures* 16(3): 219-227.
- Chevre A.M., Eber F., Jenczewski E., Darmency H., Renard M. (2003). Gene flow from oilseed rape to weedy species. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science* 53: 22-25.
- Chu H., Lin X.G., Fujii T., Morimoto S., Yagi K., Hu J., Zhang J. (2007). Soil microbial biomass, dehydrogenase activity, bacterial community structure in response to long-term fertilizer management. *Soil Biology & Biochemistry* 39(11): 2971-2976.
- Chu H.Y., Fujii T., Morimoto S., Lin X.G., Yagi K., Hu J.L., Zhang J.B. (2007). Community structure of ammonia-oxidizing bacteria under long-term application of mineral fertilizer and organic manure in a sandy loam soil. *Applied and Environmental Microbiology* 73(2): 485-491.
- Chust G., Pretus J.L., Ducrot D., Bedos A., Deharveng L. (2003). Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography* 26(3): 257-268.
- Chust G., Pretus J.L., Ducrot D., Bedos A., Deharveng L. (2003). Response of soil fauna to landscape heterogeneity: Determining optimal scales for biodiversity modeling. *Conservation Biology* 17(6): 1712-1723.
- Cibien C., Bideau E., Boisauvert B., Biran H., Angibault J.M. (1995). Seasonal diet and habitat use in field Roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Picardie region. *Gibier Faune Sauvage* 12(1): 37-49.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911-920.
- Cingolani A.M., Noy-Meir I., Díaz S. (2005). Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15(2): 757-773.
- Ciotola M., Watson A.K., Hallet S.G. (1995). Discovery of an isolate of *Fusarium oxysporum* with potential to control *Striga hermonthica* in Africa. *Weed Research* 35: 303-309.
- Clausen I.H.S. (1995). Review of results from the Danish EPA's Pesticide Research Programme concerning effects on flora and fauna. *SP Rapport - Statens Planteavltsforsog*(3): 27-37.
- Clergeau P., Jokimaki J., Savard J.P.L. (2001). Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *Journal of Applied Ecology* 38(5): 1122-1135.
- Clergue B., Amiaud B., Pervanchon F., Lasserre-Joulin F., Plantureux S. (2005). Biodiversity: function and assessment in agricultural areas. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 25: 1-15.
- Cloquell-Ballester V.A., Cloquell-Ballester V.A., Monterde-Diaz R., Santamarina-Siurana M.C. (2006). Indicators validation for the improvement of environmental and social impact quantitative assessment. *Environmental Impact Assessment Review* 26(1): 79-105.
- Cluzeau D., Hallaire V., Bodet J.-M. (2001). Le rôle des lombriciens sur le fonctionnement des sols. Impacts des pratiques agricoles. In Du labour au semis direct: enjeux agronomiques, INRA Dossiers, INRA, Paris: 10-13.
- Cocquemot C., Chambon J.P., Reynaud P., Fischer L. (1991). Incidence of insecticide treatments on the aranean fauna of a wheat field at flowering. *Agronomie* 11(5): 423-434.
- Codron J.M., Jacquet F., Habib R., Sauphanor B. (2003). Bilan et perspectives environnementales de la filière arboriculture fruitière. *Les Dossiers de l'Environnement de l'INRA* 23: 31-67.

- Cohen M.F., Yamasaki H., Mazzola M. (2005). Brassica napus seed meal soil amendment modifies microbial community structure, nitric oxide production and incidence of Rhizoctonia root rot. *Soil Biology & Biochemistry* 37(7): 1215-1227.
- Colbach N., Molinari N., Meynard J.M., Messéan A. (2005). Spatial aspects of gene flow between rapeseed varieties and volunteers. *Agronomy for Sustainable Development* 25(3): 355-368.
- Cole L., Bradford M.A., Shaw P.J.A., Bardgett R.D. (2006). The abundance, richness and functional role of soil meso- and macrofauna in temperate. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 33(2): 186-198.
- Cole L., Buckland S.M., Bardgett R.D. (2005). Relating microarthropod community structure and diversity to soil fertility manipulations in temperate grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 37(9): 1707-1717.
- Coll M., Bottrell D.G. (1996). Movement of an insect parasitoid in simple and diverse plant assemblages. *Ecological Entomology* 21(2): 141-149.
- Cook R., Baker K.F. (1983). The nature and practice of biological control of plant pathogens, Am. Phytopathol. Soc., St Paul, Minnesota, 539 p.
- Cooke A.S., Greig-Smith P.W., Jones S. (1992). Consequences for vertebrates wildlife of toxic residues in earthworm prey. In *Ecotoxicology of earthworms*, (Greig-Smith P.W. et al., eds.), Intercept, Andover, Hampshire: 139-155.
- Cortet J., Andersen M.N., Caul S., Griffiths B., Joffre R., Lacroix B., Sausse C., Thompson J., Krogh P.H. (2006). Decomposition processes under Bt (*Bacillus thuringiensis*) maize: Results of a multi-site experiment. *Soil Biology & Biochemistry* 38(1): 195-199.
- Cortet J., Griffiths B.S., Bohanec M., Demsar D., Andersen M.N., Caul S., Birch A.N.E., Pernin C., Tabone E., de Vaufléury A., Ke X., Krogh P.H. (2007). Evaluation of effects of transgenic Bt maize on microarthropods in a European multi-site experiment. *Pedobiologia* 51(3): 207-218.
- Cottrell T.E. (2005). Predation and cannibalism of lady beetle eggs by adult lady beetles. *Biological Control* 34(2): 159-164.
- Coulon A., Guillot G., Cosson J.F., Angibault J.M.A., Aulagnier S., Cargnelutti B., Galan M., Hewison A.J.M. (2006). Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology* 15(6): 1669-1679.
- Coulon J.B., Delacroix-Buchet A., Martin B., Pirisi A. (2004). Relationships between ruminant management and sensory characteristics of cheeses: a review. *Lait* 84(3): 221-241.
- Coulson S.J., Bullock J.M., Stevenson M.J., Pywell R.F. (2001). Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38(1): 204-216.
- Cousins S., Lavorel S., Davies I.D. (2003). Modelling the effects of landscape pattern and grazing regimes on the persistence of plant species with high conservation value in grasslands in south-eastern Sweden. *Landscape Ecology* 18(3): 315-332.
- Cousins S.A.O. (2006). Plant species richness in midfield islets and road verges - The effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation* 127(4): 500-509.
- Cousins S.A.O., Eriksson O. (2001). Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil. *Ecography* 24(4): 461-469.
- Couty A., Vina G.d.I., Clark S.J., Kaiser L., Pham-Delegue M.H., Poppy G.M. (2001). Direct and indirect sublethal effects of *Galanthus nivalis* agglutinin (GNA) on the development of a potato-aphid parasitoid, *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Insect Physiology* 47(6): 553-561.
- Coventry E., Noble R., Mead A., Whipps J.M. (2005). Suppression of Allium white rot (*Sclerotium cepivorum*) in different soils using vegetable wastes. *European Journal of Plant Pathology* 111(2): 101-112.
- Crawley M.J., Johnston A.E., Silvertown J., Dodd M., de Mazencourt C., Heard M.S., Henman D.F., Edwards G.R. (2005). Determinants of species richness in the Park Grass Experiment. *American Naturalist* 165: 179-192.
- Cremene C., Groza G., Rakosy L., Schileiko A.A., Baur A., Erhardt A., Baur B. (2005). Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 19(5): 1606-1618.
- Crist T.O., Veech J.A., Gering J.C., Summerville K.S. (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ -diversity. *American Naturalist* 162: 734-743.
- Critchley C.N.R., Walker K.J., Pywell R.F., Stevenson M.J. (2007). The contribution of English agri-environment schemes to botanical diversity in arable field margins. *Aspects of Applied Biology* No.81: 293-300.
- Cross J.V., Solomon M.G., Babandireier D., Blommers L., Easterbrook M.A., Jay C.N., Jenser G., Jolly R.L., Kuhlmann U., Lilley R., Olivella E., Toepfer S., Vidal S. (1999). Biocontrol of pests of apples and pears in northern and central Europe: 2. Parasitoids. *Biocontrol Science and Technology* 9(3): 277-314.
- Crossley D.A., Mueller B.R., Perdue J.C. (1992). Biodiversity of Microarthropods in Agricultural Soils - Relations to Processes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40(1-4): 37-46.
- Cugnasse J.M., Gibert P., Bouchet J. (1998). Hybridation, en nature, de mouflons méditerranéens mâles avec des brebis domestiques. *Bulletin mensuel O.N.C.* 236: 24-29.
- Cunningham H.M., Chaney K., Bradbury R.B., Wilcox A. (2004). Non-inversion tillage and farmland birds: a review with special reference to the UK and Europe. *Ibis* 146(2): 192-202.
- Cureton A.N., Newbury H.J., Raybould A.F., Ford-Lloyd B.V. (2006). Genetic structure and gene flow in wild beet populations: the potential influence of habitat on transgene spread and risk assessment. *Journal of Applied Ecology* 43: 1203-1212.
- Curry J.P. (1994). Grassland invertebrates. Ecology, influence on soil fertility and effects on plant growth, Chapman & Hall, London, 437 p.
- Curry J.P., Good J.A. (1992). Soil faunal degradation and restoration. In *Advances in soil science*, (Lal R., Steward B.A., eds.), 17, Springer-Verlag, New York: 171-215.
- Dalmastri C., Chiarini L., Cantale C., Bevivino A., Tabacchioni S. (1999). Soil type and maize cultivar affect the genetic diversity of maize root-associated Burkholderia cepacia populations. *Microbial Ecology* 38(3): 273-284.
- Danell K., Huss-Danell K. (1985). Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44(1): 75-81.
- Danks H.V. (1997). Assessing insect biodiversity - without wasting your time. *Global Biodiversity* 7(3): 17-21.
- Darmency H., Gasquez J. (1990). Résistance aux herbicides chez les mauvaises herbes. *Agronomie* 6: 457-472.
- Darmency H. (2005). Effets non intentionnels des cultures transgéniques. In *Enjeux phytosanitaires pour l'Agriculture et l'Environnement*, (Regnault-Roger C., ed.), Tec et Doc Lavoisier, Paris: 411-430.

- Darmency H., Lefol E., Fleury A. (1998). Spontaneous hybridizations between oilseed rape and wild radish. *Molecular Ecology* 7: 1467-1473.
- Dauber J., Bengtsson J., Lenoir L. (2006). Evaluating effects of habitat loss and land-use continuity on ant species richness in seminatural grassland remnants. *Conservation Biology* 20(4): 1150-1160.
- Davis A.L.V., Scholtz C.H., Dooley P.W., Bham N., Kryger U. (2004). Scarabaeine dung beetles as indicators of biodiversity, habitat transformation and pest control chemicals in agro-ecosystems. *South African Journal of Science* 100(9/10): 415-424.
- de Bello F. (2005). Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42(5): 824-833.
- de Bello F., Lepš J., Sebastia M.-T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29: 801-810.
- de Goede R.G.M., Brussaard L., Akkermans A.D.L. (2003). On-farm impact of cattle slurry manure management on biological soil quality. *Njas-Wageningen Journal of Life Sciences* 51(1-2): 103-133.
- de Gournay X. (1963). La lutte contre le vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides* Huds.) dans les cultures de blé d'hiver. *Annales de Physiologie Végétale* 5(3): 229-247.
- de la Poza M., Pons X., Farinos G.P., Lopez C., Ortego F., Eizaguirre M., Castanera P., Albajes R. (2005). Impact of farm-scale Bt maize on abundance of predatory arthropods in Spain. *Crop Protection* 24(7): 677-684.
- de Snoo G., R. (1997). Arable flora in sprayed and unsprayed crop edges. *Agriculture Ecosystems and Environment* 66: 223-230.
- de Snoo G.R. (1999). Unsprayed field margins: effects on environment, biodiversity and agricultural practice. *Landscape and Urban Planning* 46(1-3): 151-160.
- de Vaufléury A., Kramarz P.E., Binet P., Cortet J., Caul S., Andersen M.N., Plumey E., Coeurdassier M., Krogh P.H. (2007). Exposure and effects assessments of Bt-maize on non-target organisms (gastropods, microarthropods, mycorrhizal fungi) in microcosms. *Pedobiologia* 51(3): 185-194.
- Deacon L.J., Pryce-Miller E.J., Frankland J.C., Bainbridge B.W., Moore P.D., Robinson C.H. (2006). Diversity and function of decomposer fungi from a grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38(1): 7-20.
- DeBach P., Rosen D. (1991). Biological control by natural enemies, 2 ed., Cambridge University Press, Cambridge, 456 p.
- Debaeke P., Orlando D. (1991). 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.*, (INRA, ed.): 35-62.
- Debeljak M., Cortet J., Demsar D., Krogh P.H., Dzeroski S. (2007). Hierarchical classification of environmental factors and agricultural practices affecting soil fauna under cropping systems using Bt maize. *Pedobiologia* 51(3): 229-238.
- Debinski D., Holt R.D. (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14(2): 342-355.
- Debras J.F., Torre F., Rieux R., Kreiter S., Garcin M.S., Van Helden M., Buisson E., Dutoit T. (2006). Discrimination between agricultural management and the hedge effect in pear orchards (south-eastern France). *Annals of Applied Biology* 149(3): 347-355.
- Debussche M., Escaré J., Lepart J., Houssard C., Lavorel S. (1996). Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science* 7: 519-526.
- Debussche M., Lepart J., Dervieux A. (1999). Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography* 8: 3-15.
- Decaens T., Dutoit T., Alard D. (1997). Earthworm community characteristics during afforestation of abandoned chalk grasslands (Upper Normandy, France). *European Journal of Soil Biology* 33(1): 1-11.
- Decaens T., Dutoit T., Alard D., Lavelle P. (1998). Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France. *Applied Soil Ecology* 9(1-3): 361-367.
- Decaens T., Jimenez J.J., Gioia C., Measey G.J., Lavelle P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* 42: S23-S38.
- Deckers B., De Becker P., Honnay O., Hermy M., Muys B. (2005). Sunken roads as habitats for forest plant species in a dynamic agricultural landscape: effects of age and isolation. *Journal of Biogeography* 32(1): 99-109.
- Deckers B., Hermy M., Muys B. (2004). Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica* 26(1): 23-37.
- Decourtaye A., Lecompte P., Pierre J., Chauzat M.-P., Thiébeau P. (2007). Introduction de jachères florales en zones de grandes cultures : comment mieux concilier agriculture, biodiversité et apiculture ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 54: 33-56.
- deGroot R.S., Ketner P., Ova A.H. (1995). Selection and use of bio-indicators to assess the possible effects of climate change in Europe. *Journal of Biogeography* 22(4-5): 935-943.
- Delbaere B., Serradilla A.N.E. (2004). Environmental risks from agriculture in Europe: Locating environmental risk zones in Europe using agri-environmental indicators, EC NC-European Centre for Nature Conservation, Tilburg, The Netherlands, 184 p.
- Delpuech J.M., Meyet J. (2003). Reduction in the sex ratio of the progeny of a parasitoid wasp (*Trichogramma brassicae*) surviving the insecticide chlorpyrifos. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 45(2): 203-208.
- Demanou J., Sharma S., Dorfler U., Schroll R., Pritsch K., Njine T., Bausenwein U., Monkiedje A., Munch J.C., Schlöter M. (2006). Structural and functional diversity of soil microbial communities as a result of combined applications of copper and mefenoxam. *Soil Biology & Biochemistry* 38(8): 2381-2389.
- Dennis P., Doering J., Stockan J.A., Jones J.R., Rees M.E., Vale J.E., Sibbald A.R. (2004). Consequences for biodiversity of reducing inputs to upland temperate pastures: effects on beetles (Coleoptera) of cessation of nitrogen fertilizer application and reductions in stocking rates of sheep. *Grass & Forage Science* 59(2): 121-135.
- Dennis P., Fry G.L.A., Thomas M.B. (1993). The effects of reduced doses of insecticide on aphids and their natural enemies in oats. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences* 7(3/4): 311-325.
- Dennis P., Young M.R., Bentley C. (2001). The effects of varied grazing management on epigeal spiders, harvestmen and pseudoscorpions of *Nardus stricta* grassland in upland Scotland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 86(1): 39-57.
- Dennis P., Young M.R., Gordon I.J. (1998). Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology* 23(3): 253-264.

- Dennis P., Young M.R., Howard C.L., Gordon I.J. (1997). The response of epigeal beetles (Col: Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. *Journal of Applied Ecology* 34(2): 433-443.
- Denys C., Tschamtké T. (2002). Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130(2): 315-324.
- Depret G., Houot S., Allard M.R., Breuil M.C., Nouaim R., Laguerre G. (2004). Long-term effects of crop management on *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* populations. *FEMS Microbiology Ecology* 51(1): 87-97.
- Desneux N., Fauvergue X., Dechaume-Moncharmont F.X., Kerhoas L., Ballanger Y., Kaiser L. (2005). *Diaeretiella rapae* limits *Myzus persicae* populations after applications of deltamethrin in oilseed rape. *Journal of Economic Entomology* 98(1): 9-17.
- Desriers M. (2007). L'agriculture française depuis 50 ans: des petites exploitations familiales aux droits à paiement unique. *Agreste Cahiers* 2: 3-14.
- Devare M., Londono R.L.M., Thies J.E. (2007). Neither transgenic Bt maize (MON863) nor tefluthrin insecticide adversely affect soil microbial activity or biomass: A 3-year field analysis. *Soil Biology & Biochemistry* 39(8): 2038-2047.
- Devers M., Henry S., Hartmann A., Martin-Laurent F. (2005). Horizontal gene transfer of atrazine-degrading genes (*atz*) from *Agrobacterium tumefaciens* St96-4 pADP1 : Tn5 to bacteria of maize-cultivated soil. *Pest Management Science* 61(9): 870-880.
- Devictor V., Jiguet F. (2007). Community richness and stability in agricultural landscapes : The importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120(2-4): 179-184.
- Devillers J., Farret R., Girardin P., Rivière J.-L., Soulas G. (2005). Indicateurs pour évaluer les risques liés à l'utilisation des pesticides, Tec & Doc, Lavoisier, 278 p.
- Di Giulio M., Edwards P.J., Meister E. (2001). Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* 38(2): 310-319.
- Díaz S., Cabido M., Casanoves F. (1999). Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In *Ecological Assembly Rules*, (Weiher E., Keddy P., eds.), 12, Cambridge University Press: 338-362.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F.S., Tilman D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *Plos Biology* 4(8): e277.
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. (2007). Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Díaz S., Noy-Meir I., Cabido M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Dicke M. (1999). Direct and indirect effects of plants on performance of beneficial organisms. In *Handbook of Pest Management* (Ruberson J.R., ed.), Marcel Dekker, New York: 105-153.
- Didden W., Fründ H.C., Graefe U. (1997). Enchytraeids. In *Fauna in soil ecosystems: recycling, processes, nutrient fluxes and agricultural production*, (Benckiser G., ed.), Marcel Dekker: 135-172.
- Didden W., Rombke J. (2001). Enchytraeids as indicator organisms for chemical stress in terrestrial ecosystems. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 50(1): 25-43.
- Dierschke J., Bairlein F. (2004). Habitat selection of wintering passerines in salt marshes of the German Wadden Sea. *Journal of Ornithology* 145(1): 48-58.
- Dierssen K. (2006). Indicating botanical diversity - Structural and functional aspects based on case studies from Northern Germany. *Ecological Indicators* 6(1): 94-103.
- Dietschi S. (2005). Botanique Diversité in Mähwiesen in der Berglandwirtschaft, Ergebnisse und Bewertung handlungsorientierter Vertragsbewirtschaftung, *Phil.Alp 2005, Die Alpen aus der Sicht junger Forscher*, Berne, 2005/06/09-10, Commission interacadémique de recherche alpine C., ed., PNR 49.
- Ding P., Liu F.X., Xu C.X., Wang K.R. (2007). Transmission of Cryphonectria hypovirus to protect chestnut trees from chestnut blight disease. *Biological Control* 40(1): 9-14.
- Dinter A., Wiles J.A. (2000). Safety of the new DuPont insecticide "Indoxacarb" to beneficial arthropods: an overview. *Bulletin OILB/SROP* 23(9): 149-156.
- Dollacker A. (2006). Conserving biodiversity alongside agricultural profitability through integrated R&D approaches and responsible use of crop protection products. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer* 59(1): 117-134.
- Dolphin K., Quicke D.L.J. (2001). Estimating the global species richness of an incompletely described taxon: an example using parasitoid wasps (Hymenoptera : Braconidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 73(3): 279-286.
- Donnelly A., Jennings E., Mooney P., Finnan J., Lynn D., Jones M., O'Mahony T., Therivel R., Byrne G. (2006). Workshop approach to developing objectives, targets and indicators for use in SEA. *Journal of Environmental Assessment Policy and Management* 8(2): 135-156.
- Donnison L.M., Griffith G.S., Hedger J., Hobbs P.J., Bardgett R.D. (2000). Management influences on soil microbial communities and their function in botanically diverse haymeadows of northern England and Wales. *Soil Biology & Biochemistry* 32(2): 253-263.
- Doring T.F., Hiller A., Wehke S., Schulte G., Broll G. (2003). Biotic indicators of carabid species richness on organically and conventionally managed arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 133-139.
- Dorrough J., Moll J., Crosthwaite J. (2007). Can intensification of temperate Australian livestock production systems save land for native biodiversity? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 222-232.
- Dover J., Sparks T., Clarke S., Gobbett K., Glossop S. (2000). Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 80(3): 227-242.
- Downs N.C., Racey P.A. (2006). The use by bats of habitat features in mixed farmland in Scotland. *Acta Chiropterologica* 8(1): 169-185.
- Duelli P., Obrist M.K. (1998). In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation* 7: 297-309.
- Duelli P., Obrist M.K. (2003). Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1-3): 87-98.
- Duffield S. (1991). Does the size of area you spray with insecticides influence the extent of side-effects on invertebrate populations? *Game Conservancy Review*(22): 64-65.

- Duffield S.J., Bryson R.J., Young J.E.B., Sylvester-Bradley R., Scott R.K. (1997). The influence of nitrogen fertiliser on the population development of the cereal aphids *Sitobion avenae* (F.) and *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) on field grown winter wheat. *Annals of Applied Biology* 130(1): 13-26.
- Duijff B.J., Recorbet G., Bakker P.A.H.M., Loper J.E., Lemanceau P. (1999). Microbial antagonism at the root level is involved in the suppression of *Fusarium* wilt by the combination of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 and *Pseudomonas putida* WCS358. *Phytopathology* 89(11): 1073-1079.
- Dunfield K.E., Germida J.J. (2001). Diversity of bacterial communities in the rhizosphere and root interior of field-grown genetically modified *Brassica napus*. *FEMS Microbiology Ecology* 38(1): 1-9.
- Dupré C., Ehrlén J. (2002). Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90(5): 796-805.
- Durant D., Tichit M., Kerneis E., Fritz H. (2008). Management of agricultural grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives - a review. *Biodiversity and Conservation* 17(9): 2275-2295.
- Duro D., Coops N.C., Vulder M.A., Han T. (2007). Development of a large area biodiversity monitoring system driven by remote sensing. *Progress in Physical Geography* 31(3): 235-260.
- Eckert H., Breitschuh G., Sauerbeck D.R. (2000). Criteria and standards for sustainable agriculture. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 163(4): 337-351.
- Edwards C.A., Lofly J.R. (1977). *Biology of earthworms* (2nd edition), Chapman & Hall, London, 352 p.
- EEA (2002). An inventory of biodiversity indicators in Europe, 2002, Technical report, n°92: 2 p. http://reports.eea.europa.eu/technical_report_2004_92/en/Technical92_for_web.pdf
- EEA (2007). Halting the loss of biodiversity by 2010: proposal for a first set of indicators to monitor progress in Europe, Technical report No 11/2007: 186 p. http://reports.eea.europa.eu/technical_report_2007_11/en/Tech_report_11_2007_SEBI.pdf
- EEA, OPOCE (2005). Agriculture et Environment in EU 15 - The IRENA indicator report, EEA Report, n°6/2005: 128 p. http://reports.eea.europa.eu/eea_report_2005_6/en/EEA_report_6_2005.pdf
- Eggleton P., Vanbergen A.J., Jones D.T., Lambert M.C., Rockett C., Hammond P.M., Beccaloni J., Marriott D., Ross E., Giusti A. (2005). Assemblages of soil macrofauna across a Scottish land-use intensification gradient: influences of habitat quality, heterogeneity and area. *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1153-1164.
- El Titi A. (2003). Effects of tillage on invertebrates in soil ecosystems. In *Soil tillage in Agroecosystems*, (El-Titi A., ed.), CRC Press, London: 261-296.
- El Titi A., Ipach U. (1989). Soil fauna in sustainable agriculture: results of an integrated farming system at Lautenbach, F.R.G. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 27(1-4): 561-572.
- El-Ghar G.E.S.A., El-Sayed A.E.M., El-Shiekh A.E., Radwan H.S.A. (1994). Field tests with insecticides and insect growth regulators to control insect pests of cowpea and its effects on certain beneficial insects. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 28(6): 531-543.
- Elhottova D., Szili-Kovacs T., Triska J. (2002). Soil microbial community of abandoned sand fields. *Folia Microbiologica* 47(4): 435-440.
- Elisseou G.K., Veresoglou D.S., Mamolos A.P. (1995). Vegetation productivity and diversity of acid grasslands in Northern Greece as influenced by winter rainfall and limiting nutrients. *Acta Oecologica* 16(6): 687-702.
- Epstein D.L., Zack R.S., Brunner J.F., Gut L., Brown J.J. (2000). Effects of broad-spectrum insecticides on epigeal arthropod biodiversity in Pacific Northwest apple orchards. *Environmental Entomology* 29(2): 340-348.
- Eriksson O., Cousins S.A.O., Bruun H.H. (2002). Land use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of Vegetation Science* 13: 743-748.
- Erklic L., Uygun N. (1997). Studies on the effects of some pesticides on white peach scale, *Pseudaulacaspis pentagona* (Targ.-Tozz.) (Homoptera: Diaspididae) and its side-effects on two common scale insect predators. *Crop Protection* 16(1): 69-72.
- Ernoul A., Tremauville Y., Cellier D., Margerie P., Langlois E., Alard D. (2006). Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation* 127(1): 1-17.
- Escarré J., Houssard C., Debussche M. (1983). Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne : étude de succession dans les garrigues du Montpellierais (France). *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 4(18): 221-239.
- Escher N., Käch B., Nentwig W. (2000). Decomposition of transgenic *Bacillus thuringiensis* maize by microorganisms and woodlice *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda). *Basic and Applied Ecology* 1(2): 161-169.
- Esselink P., Zijlstra W., Dijkema K.S., van Diggelen R. (2000). The effects of decreased management on plant-species distribution patterns in a salt marsh nature reserve in the Wadden Sea. *Biological Conservation* 93(1): 61-76.
- Evans D.M., Redpath S.M., Elston D.A., Evans S.A., Mitchell R.J., Dennis P. (2006). To graze or not to graze? Sheep, voles, forestry and nature conservation in the British uplands. *Journal of Applied Ecology* 43(3): 499-505.
- Evans D.M., Redpath S.M., Evans S.A., Elston D.A., Dennis P. (2005). Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. *Biology Letters* 1(3): 322-325.
- Evans D.M., Redpath S.M., Evans S.A., Elston D.A., Gardner C.J., Dennis P., Pakeman R.J. (2006). Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. *Biology Letters* 2(4): 636-638.
- Ewald J., Aebischer T. (2000). Trends in pesticide use and efficacy during 26 years of changing agriculture in Southern England. *Environmental Monitoring and Assessment* 64: 493-529.
- Fabre B., Kockmann F. (2006). Effects of liming on permanent pastures and on long-duration pastures. A bibliographical review. *Fourrages*(No.185): 103-122.
- Fabre F., Pierre J.S., Dedryver C.A., Plantegenest M. (2006). Barley yellow dwarf disease risk assessment based on Bayesian modelling of aphid population dynamics. *Ecological Modelling* 193(3-4): 457-466.
- Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig L., Merriam H.G. (1985). Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66: 1762-1768.
- Fairbanks D.H.K. (2004). Regional land-use impacts affecting avian richness patterns in Southern Africa-insights from historical avian atlas data. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101(2/3): 269-288.

- Farrar R.R., Jr., Barbour J.D., Kennedy G.G. (1994). Field evaluation of insect resistance in a wild tomato and its effects on insect parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71(3): 211-226.
- Fauvel G. (1999). Diversity of Heteroptera in agroecosystems: role of sustainability and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 275-303.
- Favreau J.M., Drew C.A., Hess G.R., Rubino M.J., Koch F.H., Eschelbach K.A. (2006). Recommendations for assessing the effectiveness of surrogate species approaches. *Biodiversity and Conservation* 15: 3949-3969.
- Fédoroff E., Ponge J.F., Dubs F., Fernandes-Gonzalez F., Lavelle P. (2005). Small-scale response of plant species to land-use intensification. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 105(1-2): 283-290.
- Ferris H., Carlson H.L., Westerdahl B.B. (1994). Nematode Population-Changes under Crop-Rotation Sequences - Consequences for Potato Production. *Agronomy Journal* 86(2): 340-348.
- Ferro D.N. (1993). Potential for resistance to *Bacillus thuringiensis*: Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) - a model system. *American Entomologist* 39(1): 38-44.
- Filser J., Fromm H., Nagel R.F., Winter K. (1995). Effects of Previous Intensive Agricultural Management on Microorganisms and the Biodiversity of Soil Fauna. *Plant and Soil* 170(1): 123-129.
- Finke D.L., Denno R.F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia* 149(2): 265-275.
- Firbank L.G., Barr C.J., Bunce R.G.H., Furse M.T., Haines-Young R., Hornung M., Howard D.C., Sheail J., Sier A., Smart S.M. (2003). Assessing stock and change in land cover and biodiversity in GB: an introduction to Countryside Survey 2000. *Journal of Environmental Management* 67(3, Special issue): 207-218.
- Firbank L.G., Smart S.M., Crabb J., Critchley C.N.R., Fowbert J.W., Fuller R.J., Gladders P., Green D.B., Henderson I., Hill M.O. (2003). Agronomic and ecological costs and benefits of set-aside in England. *Agriculture Ecosystems & Environment* 95(1): 73-85.
- Fischer M., Wipf S. (2002). Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows. *Biological Conservation* 104(1): 1-11.
- Flather C.H., Bevers M. (2002). Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *American Naturalist* 159(1): 40-56.
- Fleishman E., Thomson J.R., Mac Nally R., Murphy D.D., Fay J.P. (2005). Using indicator species to predict species richness of multiple taxonomic groups. *Conservation Biology* 19(4): 1125-1137.
- Fliessbach A., Oberholzer H.R., Gunst L., Mader P. (2007). Soil organic matter and biological soil quality indicators after 21 years of organic and conventional farming. *Agriculture Ecosystems & Environment* 118(1-4): 273-284.
- Floate K.D. (2006). Endectocide use in cattle and fecal residues: environmental effects in Canada. *Canadian Journal of Veterinary Research-Revue Canadienne De Recherche Veterinaire* 70(1): 1-10.
- Floate K.D., Colwell D.D., Fox A.S. (2002). Reductions of non-pest insects in dung of cattle treated with endectocides: a comparison of four products. *Bulletin of Entomological Research* 92(6): 471-481.
- Flores S., Saxena D., Stotzky G. (2005). Transgenic Bt plants decompose less in soil than non-Bt plants. *Soil Biology & Biochemistry* 37(6): 1073-1082.
- Foissner W. (1997). Protozoa as bioindicators in agroecosystems, with emphasis on farming practices, biocides, and biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62(2-3): 93-103.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S.I., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N., Snyder P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- Folgarait P.J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7(9): 1221-1244.
- Fontaine A.L., Kennedy P.L., Johnson D.H. (2004). Effects of distance from cattle water developments on grassland birds. *Journal of Range Management* 57(3): 238-242.
- Foote A.L., Hornung C.L.R. (2005). Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology* 30(3): 273-283.
- Forti D., Ioriatti C., Angeli G., Catoni M. (1994). Two new acaricides, pyridaben and fenpyroximate: evaluation of their efficacy on *Panonychus ulmi* (Koch) and *Aculus schlechtendali* (Nal.) and their nontarget effects on beneficial arthropods. *Informatore Fitopatologico* 44(7-8): 38-42.
- Foster B.L., Gross K.L. (1998). Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79(8): 2593-2602.
- Fournier-Chambrillon C., Berny P.J., Coiffier P., Barbedienne P., Dasse B., Delas G., Galineau H., Mazet A., Pouzenc P., Rosoux R., Fournier P. (2004). Evidence of secondary poisoning of free-ranging riparian mustelids by anticoagulant rodenticides in France: implications for conservation of european Mink (*Mustela lutreola*). *Journal of Wildlife Diseases* 40(4): 688-695.
- Frampton G.K. (2000). Recovery responses of soil surface Collembola after spatial and temporal changes in long-term regimes of pesticide use. *Pedobiologia* 44(3-4): 489-501.
- Frampton G.K. (2002). Long-term impacts of an organophosphate-based regime of pesticides on field and field-edge Collembola communities. *Pest Management Science* 58(10): 991-1001.
- Frampton G.K., Dome J. (2007). The effects on terrestrial invertebrates of reducing pesticide inputs in arable crop edges: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 44(2): 362-373.
- Frampton G.K., Langton S.D., Greig-Smith P.W., Hardy A.R. (1992). Changes in the soil fauna at Boxworth. In *Pesticides, cereal farming and the environment. Boxworth project*, (Greig-Smith P. *et al.*, eds.), Ministry of Agriculture, Fisheries and Food: 132-143.
- Frantzen J., Rossi, F. (2002). Integration of biological control of common groundsel (*Senecio vulgaris*) and chemical control. *Weed Science* 50: 787-793.
- Fraser P.M., Piercy J.E. (1998). The effects of cereal straw management practices on lumbricid earthworm populations. *Applied Soil Ecology* 9(1-3): 369-373.

- Freemark K., Bert D., Villard M.-A. (2002). Patch-, landscape-, and regional-scale effects on biota. In *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*, (Gutzwiller K.J., ed.), Springer-Verlag, New York: 58-83.
- Freléchoux F., Meisser M., Gillet F. (2007). Succession secondaire et perte de diversité végétale après réduction du broutage dans un pâturage boisé des Alpes centrales suisses. *Botanica Helvetica* 117: 37-56.
- Friberg H., Lagerlof J., Ramert B. (2005). Influence of soil fauna on fungal plant pathogens in agricultural and horticultural systems. *Biocontrol Science and Technology* 15(7): 641-658.
- Frick R., Fluri P. (2001). Bienenverluste beim Mahem mit Rotationsmähdwerken. *Agrarforschung* 8: 196-201.
- Fried G., Chauvel B., Reboud X. (in press). A functional analysis of large scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000. *Journal of Vegetation Science*.
- 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(1-3): 167-186.
- Funderburk J.E., Rhoads F.M., Teare I.D. (1994). Modifying Soil Nutrient Level Affects Soybean Insect Predators. *Agronomy Journal* 86(3): 581-585.
- Gabriel D., Roschewitz I., Tscharnke T., Thies C. (2006). Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture *Ecological Applications* 16(5): 2011-2021.
- Gadoum S., Terzo M., Rasmont P. (2007). Jachères apicoles et jachères fleuries : la biodiversité au menu de quelles abeilles ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 54: 57-63.
- Gaisler J., Hejzman M., Pavlu V. (2004). Effect of different mulching and cutting regimes on the vegetation of upland meadow. *Plant, Soil & Environment* 7: 324-331.
- Gallo L., Siverio F., Rodriguez-Perez A.M. (2007). Thermal sensitivity of *Phytophthora cinnamomi* and long-term effectiveness of soil solarisation to control avocado root rot. *Annals of Applied Biology* 150(1): 65-73.
- Garbeva P., van Elsas J.D., van Veen J.A. (2008). Rhizosphere microbial community and its response to plant species and soil history. *Plant and Soil*. DOI 10.1007/s11104-007-9432-0.
- Garbeva P., van Veen J.A., van Elsas J.D. (2004). Assessment of the diversity, and antagonism towards *Rhizoctonia solani* AG3, of *Pseudomonas* species in soil from different agricultural regimes. *FEMS Microbiology Ecology* 47(1): 51-64.
- Garcia F., Carrère P., Soussana J.F., Baumont R. (2003). How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass & Forage Science* 58(2): 138-150.
- Garcin A., Demarle O., Soldati F. (2004). Carabids, indicators of biodiversity and generalist auxiliaries. *Infos-Citif*(No.199): 42-47.
- Gardiner M.M., Landis D.A. (2007). Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biological Control* 40(3): 386-395.
- Gardner S.M., Hartley S.E., Davies A., Palmer S.C.F. (1997). Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: The consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation* 81(3): 275-286.
- Garnier A., Deville A., Lecomte J. (2006). Stochastic modelling of feral plant populations with seed immigration and road verge management. *Ecological Modelling* 197: 373-382.
- Garnier A., Lecomte J. (2006). Using a spatial and stage-structured invasion model to assess the spread of feral populations of transgenic oilseed rape. *Ecological Modelling* 194(1-3): 141-149.
- Garnier E., Aronson J. (1998). Nitrogen use efficiency from leaf to stand level: Clarifying the concept. In *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*, (Lambers H. et al., eds.), Backhuys Publishers, Leiden: 515-538.
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Garnier E., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Dolezal J., Eriksson O., Fortunel C., Freitas H., Golodets C., Grigulis K., Jouany C., Kazakou E., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Lepš J., Meier T., Pakeman R., Papadimitriou M., Papanastasis V.P., Quested H., Quétier F., Robson M., Roumet C., Rusch G., Skarpe M., Sternberg M., Theau J.-P., Thébaud A., Vile D., Zarvali M. (2007). Assessing the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.
- Garola C.V. (1919). La pratique des travaux de la ferme, 3ème ed., Hachette et Cie, Paris, 220 p.
- Garrett K.A., Nelson R.J., Mundt C.C., Chacón G., Jaramillo R.E., Forbes G.A. (2001). The effects of host diversity and other management components on epidemics of potato late blight in the humid highland tropics. *Phytopathology* 91(10): 993-1000.
- Gasquez J. (1994). Les adventices en jachère. In *Jachères*, (Fraval A., ed.), Dossier de l'Environnement de l'INRA, 9, INRA, Paris: 101-104.
- Gauthier D., Gibert P., Hars J. (1992). Sanitary consequences of mountain cattle breeding on wild ungulates. , *Ongulés / Ungulates* 91, Paris-Toulouse, Spitz F. et al., eds., S.F.E.P.M.-I.R.G.M.: 621-630.
- Gayubo S.F., Gonzalez J.A., Asis J.D., Tormos J. (2005). Conservation of European environments: the Spheciformes wasps as biodiversity indicators (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae and Crabronidae). *Journal of Natural History* 39(29): 2705-2714.
- Gelsomino A., Cacco G. (2006). Compositional shifts of bacterial groups in a solarized and amended soil as determined by denaturing gradient gel electrophoresis. *Soil Biology & Biochemistry* 38(1): 91-102.
- Gendron A.D., Marcogliese D.J., Barbeau S., Christin M.S., Brousseau P., Ruby S., Cyr P., Fournier M. (2003). Exposure of leopard frogs to a pesticide mixture affects life history characteristics of the lungworm *Rhabdias ranae*. *Oecologia* 135(3): 469-476.
- Genthner F.J., Middaugh D.P. (1992). Effects of *Beauveria bassiana* on embryos on inland silverside fish (*Menidia beryllina*). *Applied Environmental Microbiology* 58(9): 2840-2845.
- Georgieva S.S., McGrath S.P., Hooper D.J., Chambers B.S. (2002). Nematode communities under stress: the long-term effects of heavy metals in soil treated with sewage sludge. *Applied Soil Ecology* 20(1): 27-42.
- Georgis R., Kaya H.K., Gaugler R. (1991). Effect of steinernematid and heterorhabditid nematodes (Rhabditida: Steinernematidae and Heterorhabditidae) on nontarget arthropods. *Environmental Entomology* 20(3): 815-822.

- Ghiorbani R., Seel, W., Litterick, A., Leifert, C. (2000). Evaluation of *Alternaria alternata* for biological control of *Amaranthus retroflexus*. *Weed Science* 48: 474-480.
- Ghosheh H.Z. (2005). Constraints in implementing biological weed control: a review. *Weed Biology and Management* 5: 83-92.
- Giacometti M., Roganti R., De Tann D., Stahlberger-Saitbekova N., Obexer-Ruff G. (2004). Alpine ibex *Capra ibex ibex* x domestic goat *C-aegagrus domestica* hybrids in a restricted area of southern Switzerland. *Wildlife Biology* 10(2): 137-143.
- Gibert P., Appolinaire J. (2004). Intoxication d'isards au lindane dans les Hautes Pyrénées. *Faune Sauvage* 261: 42-47.
- Gibon A. (2005). Managing grassland for production, the environment and the landscape. Challenges at the farm and the landscape level. *Livestock Production Science* 96(1): 11-31.
- Giller P.S. (1996). The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity and Conservation* 5(2): 135-168.
- Girardin P., Bockstaller C., Van der Werf H. (1999). Indicators: Tools to evaluate the environmental impacts of farming systems. *Journal of Sustainable Agriculture* 13(4): 5-21.
- Girvan M.S., Campbell C.D., Killham K., Prosser J.I., Glover L.A. (2005). Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. *Environmental Microbiology* 7(3): 301-313.
- Gleeson S.K., Tilman D. (1994). Plant allocation, growth rate and successional status. *Functional Ecology* 8: 543-550.
- Goiti U., Aihartza J.R., Garin I., Zabala J. (2003). Influence of habitat on the foraging behaviour of the Mediterranean horseshoe bat, *Rhinolophus euryale*. *Acta Chiropterologica* 5(1): 75-84.
- Gonnet J.M. (2001). Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the and plain of the Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 48(4): 569-579.
- Gonod L.V., Martin-Laurent F., Chenu C. (2006). 2,4-D impact on bacterial communities, and the activity and genetic potential of 2,4-D degrading communities in soil. *Fems Microbiology Ecology* 58(3): 529-537.
- Gonzalez-Zamora J.E., Leira D., Bellido M.J., Avilla C. (2004). Evaluation of the effect of different insecticides on the survival and capacity of *Eretmocerus mundus* Mercet to control *Bemisia tabaci* (Gennadius) populations. *Crop Protection* 23(7): 611-618.
- Goodlass G., Halberg N., Verschuur G. (2003). Input output accounting systems in the European community - an appraisal of their usefulness in raising awareness of environmental problems. *European Journal of Agronomy* 20(1-2): 17-24.
- Gordon C.E. (2000). Fire and cattle grazing on wintering sparrows in Arizona grasslands. *Journal of Range Management* 53(4): 384-389.
- Gordon I.J. (1989). Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. II. Vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology* 26(1): 53-64.
- Gordon I.J. (1989). Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. III. Determinants of vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology* 26(1): 65-79.
- Gordon P.L., McEwen F.L. (1984). Insecticide-stimulated reproduction of *Myzus persicae*, the green peach aphid (Homoptera: Aphididae). *Canadian Entomologist* 116(5): 783-784.
- Gorman M.L., Reynolds P. (1993). The Impact of Land-Use Change on Voles and Raptors. *Mammal Review* 23(3-4): 121-126.
- Gormsen D., Hedlund K., Korthals G.W., Mortimer S.R., Pizl V., Smilauerova M., Sugg E. (2004). Management of plant communities on set-aside land and its effects on earthworm communities. *European Journal of Soil Biology* 40(3-4): 123-128.
- Gormsen D., Hedlund K., Wang H.F. (2006). Diversity of soil mite communities when managing plant communities on set-aside arable land. *Applied Soil Ecology* 31(1-2): 147-158.
- Gortazar C., Ferroglio E., Hofle U., Frolich K., Vicente J. (2007). Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research* 53: 241-256.
- Govaerts B., Mezzalama M., Unno Y., Sayre K.D., Luna-Guido M., Vanherck K., Dendooven L., Deckers J. (2007). Influence of tillage, residue management, and crop rotation on soil microbial biomass and catabolic diversity. *Applied Soil Ecology* 37(1-2): 18-30.
- Grafton-Cardwell E.E., Ouyang Y. (1993). Toxicity of four insecticides to various populations of the predacious mite, *Euseius tularensis* Congdon (Acarina: Phytoseiidae) from San Joaquin Valley California citrus. *Journal of Agricultural Entomology* 10(1): 21-29.
- Grandchamp A.C., Bergamini A., Stofer S., Niemela J., Duelli P., Scheidegger C. (2005). The influence of grassland management on ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in Swiss montane meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110(3-4): 307-317.
- Grandval P. (1988). Approche écologique de la gestion de l'espace rural: des besoins de la bécasse (*Scolopax rusticola* L.) à la qualité des milieux, Thèse doctorat : Ecologie, Aménagement Université de Rennes 1, 179 p.
- Gras R., Benoit M., Deffontaines J.P., Duru M., Lafarge M., Langlet A., Osty P.L. (1989). Le fait technique en agronomie. Activité agricole, concepts et méthodes d'étude, Inra, L'Harmattan, 184 p.
- Graveland J., van der Wal R., van Balen J.H., van Noordwijk A.J. (1994). Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446-448.
- Grayston S.J., Campbell C.D., Bardgett R.D., Mawdsley J.L., Clegg C.D., Ritz K., Griffiths B.S., Rodwell J.S., Edwards S.J., Davies W.J., Elston D.J., Millard P. (2004). Assessing shifts in microbial community structure across a range of grasslands of differing management intensity using CLPP, PLFA and community DNA techniques. *Applied Soil Ecology* 25(1): 63-84.
- Grayston S.J., Griffith G.S., Mawdsley J.L., Campbell C.D., Bardgett R.D. (2001). Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 33(4-5): 533-551.
- Gregory R.D., van Strien A., Vorisek P., Meyling A.W.G., Noble D.G., Foppen R.P.B., Gibbons D.W. (2005). Developing indicators for European birds. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 360(1454): 269-288.
- Grémillet X., Boireau J. (2004). Intoxication mortelle par le plomb et par les fongicides P.C.P. des juvéniles dans un gîte de parturition de Grands Rhinolophes, *Rhinolophus ferrumequinum*, dans le Finistère : difficultés du diagnostic et réalisation et d'un gîte alternatif. *Symbioses* 10: 59-61.
- Grevilliot F., Krebs L., Muller S. (1998). Comparative importance and interference of hydrological conditions and soil nutrient gradients in floristic biodiversity in flood meadows. *Biodiversity and Conservation* 7(11): 1495-1520.
- Grieve I.C., Davidson D.A., Bruneau P.M.C. (2005). Effects of liming on void space and aggregation in an upland grassland soil. *Geoderma* 125(1-2): 39-48.
- Griffiths B.S., Caul S., Thompson J., Birch A.N.E., Cortet J., Andersen M.N., Krogh P.H. (2007). Microbial and microfaunal community structure in cropping systems with genetically modified plants. *Pedobiologia* 51(3): 195-206.

- Griffiths B.S., Caul S., Thompson J., Birch A.N.E., Scrimgeour C., Andersen M.N., Cortet J., Messean A., Sausse C., Lacroix B., Krogh P.H. (2005). A comparison of soil microbial community structure, protozoa and nematodes in field plots of conventional and genetically modified maize expressing the *Bacillus thuringiensis* CryIAb toxin. *Plant and Soil* 275(1-2): 135-146.
- Griffiths B.S., Caul S., Thompson J., Birch A.N.E., Scrimgeour C., Cortet J., Foggo A., Hackett C.A., Krogh P.H. (2006). Soil microbial and faunal community responses to Bt maize and insecticide in two soils. *Journal of Environmental Quality* 35(3): 734-741.
- Grime J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes, John Wiley & Sons, Chichester, 222 p.
- Grime J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-906.
- Grime J.P. (2001). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties, 2nd Edition ed., John Wiley & Sons, Chichester, 456 p.
- Grime J.P. (2003). Plants hold the key. Ecosystems in a changing world. *Biologist* 50(2): 87-91.
- Grime J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- Groot A.T., Dicke M. (2002). Insect-resistant transgenic plants in a multi-trophic context. *Plant Journal* 31(4): 387-406.
- Gross K.L., Mittelbach G.G., Reynolds H.L. (2005). Grassland invasibility and diversity: responses to nutrients, seed input, and disturbance. *Ecology* 86: 476-486.
- Grossi J.L., Chenavier L., Delcros P., Brun J.J. (1995). Effects of Landscape Structure on Vegetation and Some Animal Groups after Agriculture Abandonment. *Landscape and Urban Planning* 31(1-3): 291-301.
- Grynja M., Kryszak A., Grzelak M. (1996). Species diversity in the meadow communities of the middle Odra river. *Prace z Zakresu Nauk Rolniczych* 81: 81-86.
- Gudleifsson B.E. (2005). Beetle species (Coleoptera) in hayfields and pastures in northern Iceland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 109(3-4): 181-186.
- Guggenberger G., Frey S.D., Six J., Paustian K., Elliott E.T. (1999). Bacterial and fungal cell-wall residues in conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 63(5): 1188-1198.
- Gurr G.M., Thwaite W.G., Nicol H.I. (1999). Field evaluation of the effects of the insect growth regulator tebufenozide on entomophagous arthropods and pests of apples. *Australian Journal of Entomology* 38(2): 135-140.
- Gustavsson E., Lennartsson T., Emanuelsson M. (2007). Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biological Conservation* 138(1-2): 47-59.
- Haberl H., Plutzer C., Erb K.H., Gaube V., Pollheimer M., Schulz N.B. (2005). Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110(3/4): 119-131.
- Hager H.A., Gorman R.M., Nudds T.D. (2006). The relative performance of umbrella species for biodiversity conservation in island archipelagos of the Great Lakes, North America. *Ecoscience* 13(4): 475-484.
- Hagn A., Engel M., Kleikamp B., Munch J., Schlöter M., Bruns C. (2007). Microbial community shifts in *Pythium ultimum*-inoculated suppressive substrates. *Biology and Fertility of Soils* 44(3): 481-490.
- Hagn A., Pritsch K., Schlöter M., Munch J.C. (2003). Fungal diversity in agricultural soil under different farming management systems, with special reference to biocontrol strains of *Trichoderma* spp. *Biology and Fertility of Soils* 38(4): 236-244.
- Hails R.S. (2000). Genetically modified plants - the debate continues. *Trends in Ecology & Evolution* 15(1): 14-18.
- Hairton N.G., Hairton N.G. (1993). Cause-Effect Relationships in Energy-Flow, Trophic Structure, and Interspecific Interactions. *American Naturalist* 142(3): 379-411.
- Halffter G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*(No. 36): 3-17.
- Häni F.J., Boller E.F., Keller S. (1998). Natural regulation at the farm level. In *Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*, (Pickett C.H., Bugg R.L., eds.), University of California Press, Berkeley - Los Angeles - London: 161-210.
- Hansen S. (1996). Effects of manure treatment and soil compaction on plant production of a dairy farm system converting to organic farming practice. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 56(3): 173-186.
- Hansson M., Fogelfors H. (2000). Management of a semi-natural grassland; results from a 15-year-old experiment in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 11(1): 31-38.
- Harper J.L., Hawksworth D.L. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345(1311): 5-12.
- Hars J., Boué F., Boireau J., Garin-Bastuji B., Le Potier M.F., Mesplede A., Rossi S., Saint-Andrieux C., Toma B. (2004). Impact sanitaire de l'augmentation des effectifs de sangliers sauvages (*Sus scrofa*) en France / Sanitary impact of wild-boar (*Sus scrofa*) population number increase in France. *Game & Wildlife Science* 21(4): 513-528.
- Hart J.D., Milsom T.P., Baxter A., Kelly P.F., Parkin W.K. (2002). The impact of livestock on Lapwing *Vanellus vanellus* breeding densities and performance on coastal grazing marsh. *Bird Study* 49: 67-78.
- Hartley S.E., Gardner S.M., Mitchell R.J. (2003). Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology* 40(5): 793-803.
- Hartnett D., Hickman K., Walter L. (1996). Effects of bison grazing, fire, and topography on floristic diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management* 49(5): 413-420.
- Haskell D.G. (2000). Effects of Forest Roads on Macroinvertebrate Soil Fauna of the Southern Appalachian Mountains. *Conservation Biology* 14(1): 57-63.
- Hasken K.H., Poehling H.M. (1995). Effects of different intensities of fertilisers and pesticides on aphids and aphid predators in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52(1): 45-50.
- Hattingh V., Tate B. (1995). Effects of field-weathered residues of insect growth regulators on some Coccinellidae (Coleoptera) of economic importance as biocontrol agents. *Bulletin of Entomological Research* 85(4): 489-493.
- Havet P. (2002). Agriculture et biodiversité. Du concept scientifique à la pratique. *Faune Sauvage* 256: 25-32.

- Hayes T.B., Paola Case P., Chui S., Chung D., Haeffele C., Haston K., Lee M., Phoung Mai V., Marjuoa Y., Parker J., Tsui M. (2006). Pesticide Mixtures, Endocrine Disruption, and Amphibian Declines: Are We Underestimating the Impact? *Environmental Health Perspectives* 114(S1): 40-50.
- Heard M.S., Clark S.J., Rothery P., Perry J.N., Bohan D.A., Brooks D.R., Champion G.T., Dewar A.M., Hawes C., Haughton A.J., May M.J., Scott R.J., Stuart R.S., Squire G.R., Firbank L.G. (2003). Weeds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops. I. Effects on abundance and diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 358: 1819-1832.
- Heard M.S., Clark S.J., Rothery P., Perry J.N., Bohan D.A., Brooks D.R., Champion G.T., Dewar A.M., Hawes C., Haughton A.J., May M.J., Scott R.J., Stuart R.S., Squire G.R., Firbank L.G. (2006). Effects of successive seasons of genetically modified herbicide-tolerant maize cropping on weeds and invertebrates. *Annals of Applied Biology* 149: 249-254.
- Heard M.S., Hawes C., Champion G.T., Clark S.J., Firbank L.G., Haughton A.J., Parish A.M., Perry J.N., Rothery P., Roy D.B., Scott R.J., Skellern M.P., Squire G.R., Hill M.O. (2003). Weeds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops. II. Effects on individual species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 358: 1833-1846.
- Heard M.S., Rothery P., Perry J.N., Firbank L.G. (2005). Predicting longer-term changes in weed populations under GMHT crop management. *Weed Research* 45(5): 331-338.
- Heckmann L.H., Griffiths B.S., Caul S., Thompson J., Pusztai-Carey M., Moar W.J., Andersen M.N., Krogh P.H. (2006). Consequences for *Protophthora armata* (Collembola : Onychiuridae) following exposure to genetically modified *Bacillus thuringiensis* (Bt) maize and non-Bt maize. *Environmental Pollution* 142(2): 212-216.
- Hector A., Bagchi R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-191.
- Hedde M. (2006). Etude de la relation entre la biodiversité des macro-invertébrés et la dynamique de la matière organique des sols limoneux de Haute-Normandie. Thèse de doctorat, Université de Rouen.
- Hedlund K. (2002). Soil microbial community structure in relation to vegetation management on former agricultural land. *Soil Biology & Biochemistry* 34(9): 1299-1307.
- Hedlund K., Griffiths B., Christensen S., Scheu S., Setälä H., Tschamtké T., Verhoef H. (2004). Trophic interactions in changing landscapes: responses of soil food webs. *Basic and Applied Ecology* 5(6): 495-503.
- Hedlund K., Regina I.S., Van der Putten W.H., Leps J., Diaz T., Korthals G.W., Lavorel S., Brown V.K., Gormsen D., Mortimer S.R., Barrueco C.R., Roy J., Smilauer P., Smilauerova M., Van Dijk C. (2003). Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *Oikos* 103(1): 45-58.
- Hejcman M., Klaudivsova M., Sturba J., Pavlu V., Schellberg J., Hejcmanova P., Hák J., Rauch O., Vacek S. (2007). Revisiting a 37 years abandoned fertilizer experiment on *Nardus* grassland in the Czech Republic *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118(1-4): 231-236.
- Hellmich R.L., Siegfried B.D., Sears M.K., Stanley-Horn D.E., Daniels M.J., Mattila H.R., Spencer T., Bidne K.G., Lewis L.C. (2001). Monarch larvae sensitivity to *Bacillus thuringiensis*-purified proteins and pollen, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 98: 11925-11930.
- Henault C., English L.C., Halpin C., Andreux F., Hopkins D.W. (2006). Microbial community structure in soils with decomposing residues from plants with genetic modifications to lignin biosynthesis. *FEMS Microbiology Letters* 263(1): 68-75.
- Hendrickx F., Maelfait J.P., Van Wingerden W., Schweiger O., Speelmans M., Aviron S., Augenstein I., Billeter R., Bailey D., Bukacek R., Burel F., Diekötter T., Dirksen J., Herzog F., Liira J., Roubalova M., Vandomme V., Bugter R. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44(2): 340-351.
- Hernandez L.M., Ibanez C., Fernandez M.A., Guillen A., Gonzalez M.J., Perez J.L. (1993). Organochlorine Insecticide and Pcb Residues in 2 Bat Species from 4 Localities in Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 50(6): 871-877.
- Heroldova M., Bryja J., Zejda J., Tkadlec E. (2007). Structure and diversity of small mammal communities in agriculture landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120(2-4): 206-210.
- Herrmann S., Dabbert S., Schwarz-von Raumer H.G. (2003). Threshold values for nature protection areas as indicators for bio-diversity - a regional evaluation of economic and ecological consequences. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 493-506.
- Herzog F., Richner W., Walter T. (2006). Mesures écologiques: un effet modérément positif. *Revue Suisse d'Agriculture* 38(2): 63-68.
- Herzog F., Steiner B., Bailey D., Baudry J., Billeter R., Bukacek R., de Blust G., de Cock R., Dirksen J., Dormann C.F., de Filippi R., Frossard E., Liira J., Schmidt T., Stockli R., Thenail C., van Wingerden W., Bugter R. (2006). Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy* 24(2): 165-181.
- Herzon I., O'Hara R.B. (2007). Effects of landscape complexity on farmland birds in the Baltic States. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118(1-4): 297-306.
- Hester A.J., Bergman M., Iason G.R., Moen J. (2006). Impact of large herbivores on plant community structure and dynamics. In *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Danell K. et al., eds.), Cambridge University Press: 97-141.
- Hewison A.J.M., Vincent J.P., Joachim J., Angibault J.M., Cargnelutti B., Cibien C. (2001). The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology* 79(4): 679-689.
- Hiddink G.A., van Bruggen A.H.C., Termorshuizen A.J., Raaijmakers J.M., Semenov A.V. (2005). Effect of organic management of soils on suppressiveness to *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* and its antagonist, *Pseudomonas fluorescens*. *European Journal of Plant Pathology* 113(4): 417-435.
- Hietala-Koivu R., Jarvenpää T., Helenius J. (2004). Value of semi-natural areas as biodiversity indicators in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101(1): 9-19.
- Hilbeck A. (2001). Implications of transgenic, insecticidal plants for insect and plant biodiversity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 4(1): 43-61.
- Hilbeck A., Moar W.J., Pusztai-Carey M., Filippini A., Bigler F. (1999). Prey-mediated effects of Cry1Ab toxin and protoxin and Cry2A protoxin on the predator *Chrysoperla carnea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 305-316.
- Hirano S.S., Upper C.D. (2000). Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudomonas syringae* - a pathogen, ice nucleus, and epiphyte. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 64(3): 624-653.

- Hobbs R.J., McIntyre S. (2005). Categorizing Australian landscapes as an aid to assessing the generality of landscape management guidelines. *Global Ecology and Biogeography* 14(1): 1-15.
- Hoddle M.S. (2004). Restoring balance: Using exotic species to control invasive exotic species. *Conservation Biology* 18(1): 38-49.
- Hodgson J.G., Montserrat-Martí G., Tallowin J., Thompson K., Diaz S., Cabido M., Grime J.P., Wilson P.J., Band S.R., Bogard A., Cabido R., Caceres D., Castro-Díez P., Ferrer C., Maestro-Martínez M., Perez-Rontome M.C., Charles M., Cornelissen J.H.C., Dabbert S., Perez-Harguindeguy N., Krimly T., Sijsma F.J., Strijker D., Vendramini F., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Romo-Díez A., de Torres Espuny L., Villar-Salvador P., Zak M.R. (2005). How much will it cost to save grassland diversity? *Biological Conservation* 122(2): 263-273.
- Hofer G., Herzog F., Spiess M., Birrer S. (2002). Ecological measures: vegetation and breeding birds. *Agrarforschung* 9(4): 152-157.
- Hoffmann J., Greif J.M. (2003). Mosaic indicators--theoretical approach for the development of indicators for species diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1-3): 387-394.
- Hokkanen H., Husberg G.B., Soderblom M. (1988). Natural enemy conservation for the integrated control of the rape blossom beetle *Meligethes aeneus* F. *Annales Agriculturae Fenniae* 27(4): 281-194.
- Hole D.G., Perkins A.J., Wilson J.D., Alexander I.H., Grice F., Evans A.D. (2005). Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122(1): 113-130.
- Holland J.M., Drysdale A., Hewitt M.V., Turley D. (1996). The LINK IFS project - the effect of crop rotations and cropping systems on Carabidae. *Aspects of Applied Biology* 47: 119-126.
- 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.
- Holzschuh A., Steffan-Dewenter I., Kleijn D., Tscharntke T. (2007). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 44-49.
- Hondru N., Margarit G., Picu I., Chireceanu C. (1998). Effect of crop rotation and fertilization on the invertebrate complex from the soil of an irrigated maize crop. *Romanian Agricultural Research*(9/10): 97-105.
- Honnay O., Adriaens D., Coart E., Jacquemyn H., Roldan-Ruiz I. (2007). Genetic diversity within and between remnant populations of the endangered calcareous grassland plant *Globularia bisnagarica* L. *Conservation Genetics* 8(2): 293-303.
- Hopkins A., Wilkins R.J. (2006). Temperate grassland: key developments in the last century and future perspectives. *Journal of Agricultural Science* 144: 503-523.
- Houssard C., Escarré J., Romane F. (1980). Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio* 43: 59-72.
- Hovd H., Skogen A. (2005). Plant species in arable field margins and road verges of central Norway. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110(3-4): 257-265.
- Howarth F.G. (2000). Non-target effects of biological control agents. In *Biological Control: Measures of success*, (Gurr G.M., Wratten S.D., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 369-403.
- Hoy M.A., Groot J.J.R., van de Baan H.E. (1985). Influence of aerial dispersal on persistence and spread of pesticide-resistant *Metaseiulus occidentalis* in California almond orchards. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 37(1): 17-31.
- Hubbell S.P. (2001). A unified neutral theory of biodiversity and biogeography, Monographs in population biology, 32, Princeton University Press, 396 p.
- Huelsbergen K.-J., Kuestermann B. (2005). Development of an environmental management system for organic farms and its introduction into practice, *Researching Sustainable Systems - International Scientific Conference on Organic Agriculture*, Adelaide, Australia, 2005/09/21-23, 4375, Organic eprints.
- Hülsbergen K.J. (2003). Entwicklung und Anwendung eines Bilanzierungsmodells zur Bewertung der Nachhaltigkeit andwirtschaftlicher Systeme, Shaker Verlag, 292 p.
- Hummel R.L., Walgenbach J.F., Hoyt G.D., Kennedy G.G. (2002). Effects of production system on vegetable arthropods and their natural enemies. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93(1-3): 165-176.
- Hunter Jr M.L. (1996). Fundamentals of conservation biology, Blackwell Publishing, Cambridge, 547 p.
- Huston M.A. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston M.A. (1994). Biological Diversity. The Coexistence of Species in changing landscapes, Cambridge University Press, 681 p.
- Huston M.A. (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Huston M.A., Smith T. (1987). Plant succession: Life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- Hutchings M.R., Harris S. (1996). The current status of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Britain, Joint Nature Conservation Committee. <http://www.jncc.gov.uk/page-2816>
- Hutton S.A., Giller P.S. (2003). The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 40(6): 994-1007.
- Hyvönen T. (2007). Can conversion to organic farming restore the species composition of arable weed communities? *Biological Conservation* 137(3): 382-390.
- Hyvönen T., Ketoja E., Salonen J., Jalli H., Tiainen J. (2003). Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 97: 131-149.
- Ibekwe A.M. (2004). Effects of fumigants on non-target organisms in soils. In *Advances in Agronomy*, Vol 83, Advances in Agronomy, 83, ELSEVIER ACADEMIC PRESS INC, San Diego: 1-35.
- Ibrahim M.A., Kainulainen P., Aflatuni A., Tiilikka K., Holopainen J.K. (2001). Insecticidal, repellent, antimicrobial activity and phytotoxicity of essential oils: with special reference to limonene and its suitability for control of insect pests. *Agricultural and Food Science in Finland* 10(3): 243-259.
- IFEN (2006). L'agriculture et la sylviculture, Les synthèses, IFEN: 63-82. http://www.ifen.fr/uploads/media/agriculture_ree2006_01.pdf
- Inouye R.S., Huntly N.J., Tilman D., Tester J.R., Stillwell M., Zinnel K.C. (1987). Old-field succession on a Minnesota sand plain. *Ecology* 68: 12-26.

- Iqbal J., Wright D. (1997). Effects of nitrogen supply on competition between wheat and three annual weed species. *Weed Research*, 37(6): 391-400.
- Ismail S.M.M. (1997). Selectivity and joint action of *Melia azedarach* L. fruit extracts with certain acaricides to *Tetranychus urticae* Koch and *Stethorus gilvifrons* Mulsant. *Annals of Agricultural Science, Moshthohor* 35(1): 605-618.
- Isselstein J., Jeangros B., Pavlu V. (2005). Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe – a review. *Agronomy Research* 3(2): 139-151.
- Jansen J.P. (1999). Selectivity of plant protection products used in wheat in summer on the major cereal aphid natural enemies. *Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent* 64(3a): 25-40.
- Janson J., P., de Fontanges A., Deneufbourg F., Jouy L. (2004). Nuisibilité des adventices en production de semences fourragères : cas du vulpin dans le ray-grass anglais, *XIIème Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes*, Dijon (France): 81-88.
- Janssens F., Peeters A., Tallowin J.R.B., Bakker J.P., Bekker R.M., Fillat F., Oomes M.J.M. (1998). Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil* 202(1): 69-78.
- Jauzein P. (1996). Les souchets tubéreux. «Comestibles» ou «ronds» il faut apprendre à les connaître. *Phytoma, la défense des végétaux* 484: 27-21.
- Jauzein P. (2001). Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. In *Dossiers de l'Environnement de l'INRA - Agriculture et biodiversité des plantes*, (Le Perchec S. et al., eds.), 21: 43-64.
- Jauzein P. (2001). L'appauvrissement floristiques des champs cultivés. In *Dossiers de l'Environnement de l'INRA - Agriculture et biodiversité des plantes*, (Le Perchec S. et al., eds.), 21: 65-78.
- Jauzein P., Montégut J. (1983). Graminées (Poaceae) nuisibles en agriculture, Ecole Nationale Supérieure d'Horticulture de Versailles, Aubervilliers (France), 537 p.
- Jeangros B., Bertola C. (2002). Long-term evolution of an intensively managed meadow after cessation of fertilisation and reduction of cutting frequency. In *Multi-function grasslands: quality forages, animal products and landscapes*. Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation, La Rochelle, France, 27-30 May 2002, Organizing Committee of the European Grassland Federation, Versailles cedex France: 794-795.
- Jeanneret P., Schubach B., Steiger J., Waldburger M., Bigler F. (2000). Evaluation of ecological measures: biodiversity. Spiders and butterflies. *Agrarforschung* 7(3): 112-116.
- Jefferson R.G. (2005). The conservation management of upland hay meadows in Britain: a review. *Grass and Forage Science* 60(4): 322-331.
- Jelenic S. (2003). Controversy associated with the common component of most transgenic plants - Kanamycin resistance marker gene. *Food Technology and Biotechnology* 41(2): 183-190.
- Jelinski D.E. (1997). On genes and geography: a landscape perspective on genetic variation in natural plant populations *Landscape & Urban Planning* 39(1): 11-23.
- Jenser G. (2005). The judgement of the population regulating effect of *Zetzellia mali* (Stigmaeidae). *Bulletin OILB/SROP* 28(7): 239-244.
- Jervis M.A. (1997). Parasitoids as limiting and selective factors: can biological be evolutionarily stable? *Trends in Ecology & Evolution* 12(10): 378-380.
- Johansen A., Knudsen I.M.B., Binnerup S.J., Winding A., Johansen J.E., Jensen L.E., Andersen K.S., Svenning M.M., Bonde T.A. (2005). Non-target effects of the microbial control agents *Pseudomonas fluorescens* DR54 and *Clonostachys rosea* IK726 in soils cropped with barley followed by sugar beet: a greenhouse assessment. *Soil Biology & Biochemistry* 37(12): 2225-2239.
- Johnson M.W., Krugner R. (2004). Impact of legally compliant organic pesticides on natural enemies. In *California Conference on Biological Control IV*, Berkeley, California, USA, 13-15 July, 2004, (Hodde M.S., ed.), Berkeley USA: 69-75.
- Jollands N. (2006). How to aggregate sustainable development indicators: a proposed framework and its application. *International Journal of Agricultural Resources, Governance and Ecology* 5(1): 18-34.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7): 1946-1957.
- Jones N.E., Naylor R.E.L. (1992). Significance of seed rain from set-aside. *BCPC Monograph* 50: 91-96.
- Joseph C.A., Phillips D.A. (2003). Metabolites from soil bacteria affect plant water relations. *Plant Physiology and Biochemistry* 41(2): 189-192.
- Joshi J., Stoll P., Rusterholz H.-P., Schmid B., Dolt C., Baur B. (2006). Small-scale experimental habitat fragmentation reduces colonization rates in species-rich grasslands. *Oecologia* 148(1): 144-152.
- Jourdain E., Gibert P., Gauthier D., Fromont E., Jullien J.M., Hars J. (2005). Sondage sur les maladies abortives chez les ongulés sauvages et domestiques en alpage. *Faune Sauvage* 268: 24-32.
- Joyce C. (2001). The sensitivity of a species-rich flood-meadow plant community to fertilizer nitrogen: the Luznice river floodplain, Czech Republic. *Plant Ecology* 155(1): 47-60.
- Jules E.S., Shahani P. (2003). A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14(3): 459-464.
- Juttersonke B., Arit K. (2002). Influence of extensification in crop husbandry on the diversity of plant species in fields and field margins. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection*: 305-309.
- Kaaya G.P. (1992). Non-chemical agents and factors capable of regulating tick populations in nature: a mini review. *Insect Science and its Application* 13(4): 587-594.
- Kajita Y., Takano F., Yasuda H., Agarwala B.K. (2000). Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology* 35(4): 473-479.
- Katan J. (1996). Soil solarization : integrated control aspects. In *Principles and Practice of Managing Soilborne Plant Pathogens*, (Hall R., ed.), APS Press, St. Paul, Minnesota: 250-278.
- Kautz T., Lopez-Fando C., Ellmer F. (2006). Abundance and biodiversity of soil microarthropods as influenced by different types of organic manure in a long-term field experiment in Central Spain. *Applied Soil Ecology* 33(3): 278-285.
- Keddy P. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keddy P.A. (1989). *Competition*, Chapman and Hall, London, 202 p.

- Keith D.A., Burgman M.A. (2004). The Lazarus effect: can the dynamics of extinct species lists tell us anything about the status of biodiversity? *Biological Conservation* 117(1): 41-48.
- Kendall D.A., Chinn N.E., Smith B.D., Tidboald C., Winstone L., Western N.M. (1991). Effects of straw disposal and tillage on spread of barley yellow dwarf virus in winter barley. *Annals of Applied Biology* 119(2): 359-364.
- Kerr J.T., Sugar A., Packer L. (2000). Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conservation Biology* 14(6): 1726-1734.
- Ketoh G.K., Glieth A.I., Huignard J. (2002). Susceptibility of the bruchid *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its parasitoid *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) to three essential oils. *Journal of Economic Entomology* 95(1): 174-182.
- Kidd P., Prieto-Fernandez A., Monterroso C., Acea M. (2007). Rhizosphere microbial community and hexachlorocyclohexane degradative potential in contrasting plant species. *Plant and Soil* 302(1-2): 233-247.
- Kie J.G., Bowyer R.T., Nicholson M.C., Boroski B.B., Loft E.R. (2002). Landscape heterogeneity at differing scales: Effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83(2): 530-544.
- Kiehl K., Eischeid I., Gettner S., Walter J. (1996). Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. *Journal of Vegetation Science* 7(1): 99-106.
- King K.L., Hutchinson K.J. (2007). Pasture and grazing land: assessment of sustainability using invertebrate bioindicators. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 47(4): 392-403.
- Kinkel L.L., Wilson M., Lindow S.E. (2000). Plant species and plant incubation conditions influence variability in epiphytic bacterial population size. *Microbial Ecology* 39(1): 1-11.
- Kirkegaard J.A., Sarwar M. (1998). Biofumigation potential of brassicas - I. Variation in glucosinolate profiles of diverse field-grown brassicas. *Plant and Soil* 201(1): 71-89.
- Kishimoto H. (2002). Species composition and seasonal occurrence of spider mites (Acari : Tetranychidae) and their predators in Japanese pear orchards with different agrochemical spraying programs. *Applied Entomology and Zoology* 37(4): 603-615.
- Kladivko E.J. (2001). Tillage systems and soil ecology. *Soil & Tillage Research* 61(1-2): 61-76.
- Klamer M., Hedlund K. (2004). Fungal diversity in set-aside agricultural soil investigated using terminal-restriction fragment length polymorphism. *Soil Biology & Biochemistry* 36(6): 983-988.
- Klein E.K., Lavigne C., Devaux C., Gouyon P.H. (2003). Modélisation de la dispersion à longue distance, *Impact sur l'environnement des cultures de colza génétiquement modifié tolérant à un herbicide*, Novembre 2003, 43, Commission du Génie Biomoléculaire: 12-19.
- Klimek S., Richter gen. Kemmermann A., Hofmann M., Isselstein J. (2007). Plant species richness and composition in managed grasslands: The relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation* 134(4): 559-570.
- Klimes F. (2000). Dynamics of species richness of floodplain meadows. *Rostlinna Vyroba* 46(5): 199-208.
- Kloepper J.W., Rodriguez-Kabana R., Zehnder G.W., Murphy J.F., Sikora E., Fernandez C. (1999). Plant root-bacterial interactions in biological control of soilborne diseases and potential extension to systemic and foliar diseases. *Australasian Plant Pathology* 28(1): 21-26.
- Klose S., Acosta-Martinez V., Ajwa H.A. (2006). Microbial community composition and enzyme activities in a sandy loam soil after fumigation with methyl bromide or alternative biocides. *Soil Biology & Biochemistry* 38(6): 1243-1254.
- Koch B. (1996). Extensification of intensively managed grassland. *Agrarforschung* 3(4): 149-152.
- Koehler H.H. (1997). Mesostigmata (Gamasina, Uropodina), efficient predators in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62(2): 105-117.
- Koehler H.H. (1999). Predatory mites (Gamasina, Mesostigmata). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 395-410.
- Kolliker R., Stadelmann F.J., Reidy B., Nosberger J. (1998). Fertilization and defoliation frequency affect genetic diversity of *Festuca pratensis* Huds. in permanent grasslands. *Molecular Ecology* 7(11): 1557-1567.
- Kong W.D., Zhu Y.G., Fu B.J., Marschner P., He J.Z. (2006). The veterinary antibiotic oxytetracycline and Cu influence functional diversity of the soil microbial community. *Environmental Pollution* 143(1): 129-137.
- Korthals G.W., Smilauer P., van Dijk C., van der Putten W.H. (2001). Linking above- and below-ground biodiversity: abundance and trophic complexity in soil as a response to experimental plant communities on abandoned arable land. *Functional Ecology* 15(4): 506-514.
- Koss A.M., Jensen A.S., Schreiber A., Pike K.S., Snyder W.E. (2005). Comparison of predator and pest communities in Washington potato fields treated with broad-spectrum, selective, or organic insecticides. *Environmental Entomology* 34(1): 87-95.
- Kowalchuk G.A., Bruinsma M., van Veen J.A. (2003). Assessing responses of soil microorganisms to GM plants. *Trends in Ecology & Evolution* 18(8): 403-410.
- Kozár F. (1992). Organization of arthropod communities in agroecosystems, *Acta phytopathol. Entomol. Hung.*, 27: 365-373.
- Kozdroj J., Trevors J.T., van Elsland J.D. (2004). Influence of introduced potential biocontrol agents on maize seedling growth and bacterial community structure in the rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry* 36(11): 1775-1784.
- Kramarz P., Stark J.D. (2003). Population level effects of cadmium and the insecticide imidacloprid to the parasitoid, *Aphidius ervi* after exposure through its host, the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Biological Control* 27(3): 310-314.
- Kramer I. (1996). Biodiversity of arthropods in wandering fallows and its evaluation on the basis of ground beetles, hoverflies and aculeate Hymenoptera. In "Agrarökologie", pp. 149 pp.
- Krauss J., Klein A.-M., Steffan-Dewenter I., Tschantke T. (2004). Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation* 13(8): 1427-1439.
- Kreiter S., Brian F. (1987). Les Phytoseiidæ de la vigne en France, *Proc. Intern. Conf. on "Pests in Agriculture"*, Paris, 1-3 décembre 1987, Ann. ANPP, 6 (3), ANPP, ed.: 241-249.
- Krogh P.H., Griffiths B., Damsar D., Bohanec M., Debeljak M., Andersen M.N., Sausse C., Birch A.N.E., Caul S., Holmstrup M., Heckmann L.H., Cortet J. (2007). Responses by earthworms to reduced tillage in herbicide tolerant maize and Bt maize cropping systems. *Pedobiologia* 51(3): 219-227.
- Kromp B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 187-228.

- Krooss S., Schaefer M. (1998). The effect of different farming systems on epigeic arthropods: a five-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera: Staphylinidae) of winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 69(2): 121-133.
- Kruess A., Tscharntke T. (1994). Habitat fragmentation, species loss and biological control. *Science* 264(5165): 1581-1584.
- Kruess A., Tscharntke T. (2002). Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation* 106(3): 293-302.
- Kruess A., Tscharntke T. (2002). Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16(6): 1570-1580.
- Kumar S., Stohlgren T.J., Chong G.W. (2006). Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness. *Ecology* 87(12): 3186-3199.
- Kumarasinghe N.C. (1991). Studies on the damage by termites to seed sets and to post-harvest stubbles of sugarcane plantations in the dry zone of Sri Lanka. In *Advances in management and conservation of soil fauna*, (Veeresh G.K. et al., eds.), Oxford and IBH, New Delhi: 147-154.
- Kwon Y.W., Kim D.S. (2001). Herbicide-resistant genetically-modified crop: its risks with an emphasis on gene flow. *Weed Biology and Management* 1(1): 42-52.
- Lagerlof J., Goffre B., Vincent C. (2002). The importance of field boundaries for earthworms (Lumbricidae) in the Swedish agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89(1/2): 91-103.
- Lagerlof J., Wallin H. (1993). The Abundance of Arthropods Along 2 Field Margins with Different Types of Vegetation Composition - an Experimental-Study. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 43(2): 141-154.
- Lalande R., Gagnon B., Simard R.R., Cote D. (2000). Soil microbial biomass and enzyme activity following liquid hog manure application in a long-term field trial. *Canadian Journal of Soil Science* 80(2): 263-269.
- Lamarque F., Artois M., Berny P., Hatier C. (1999). Réseau SAGIR : douze ans de toxico-vigilance. *Bulletin mensuel O.N.C.* 246: 18-25.
- Lamarque F., Barrat J., Hatier C., Artois M. (1999). Causes of mortality in Roe deer (*Capreolus capreolus*) diagnosed by an epidemiological surveillance network in France. *Gibier Faune Sauvage* 16(2): 101-122.
- LaMondia J.A., Elmer W.H., Mervosh T.L., Cowles R.S. (2002). Integrated management of strawberry pests by rotation and intercropping. *Crop Protection* 21(9): 837-846.
- Lande R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Landis D.A., Menalled F.D., Costamagna A.C., Wilkinson T.K. (2005). Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Science* 53(6): 902-908.
- Landis D.A., Wratten S.D., Gurr G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Landsberg J., Crowley G. (2004). Monitoring rangeland biodiversity: plants as indicators. *Austral Ecology* 29(1): 59-77.
- Langanke T., Rossner G., Vrscaj B., Lang S., Mitchley J. (2005). Selection and application of spatial indicators for nature conservation at different institutional levels. *Journal for Nature Conservation* 13(2/3): 101-114.
- Langellotto G.A., Denno R.F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139(1): 1-10.
- Langhof M., Gathmann A., Poehling H.M. (2003). Field study on the effects of insecticide drift on non-target arthropods: residual toxicity, effect on populations and recolonisation processes. *Bulletin OILB/SROP* 26(5): 73-82.
- Lannou C. (2001). Intrapathotype Diversity for Aggressiveness and Pathogen Evolution in Cultivar Mixtures. *Phytopathology* 91(5): 500-510.
- Lannou C., Vallavieille-Pope C., Goyeau H. (1995). Induced resistance in host mixtures and its effect on disease control in computer-simulated epidemics. *Plant Pathology* 44(3): 478-489.
- Lapointe S., Giroux J.F., Belanger L., Filion B. (2000). Benefits of rotational grazing and dense nesting cover for island-nesting waterfowl in southern Quebec. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78(3): 261-272.
- Larink O. (1997). Springtails and mites: important knots in the food web of soils. In *Fauna in soil ecosystems : recycling, processes, nutrient fluxes and agricultural production*, (Benckiser G., ed.), Marcel Dekker, New York: 225-264.
- Larkin R.P. (2003). Characterization of soil microbial communities under different potato cropping systems by microbial population dynamics, substrate utilization, and fatty acid profiles. *Soil Biology & Biochemistry* 35(11): 1451-1466.
- Larkin R.P., Griffin T.S. (2007). Control of soilborne potato diseases using Brassica green manures. *Crop Protection* 26(7): 1067-1077.
- Larkin R.P., Honeycutt C.W. (2006). Effects of different 3-year cropping systems on soil microbial communities and rhizoctonia diseases of potato. *Phytopathology* 96(1): 68-79.
- Lassau S.A., Cassis G., Flemons P.K.J., Wilkie L., Hochuli D.F. (2005). Using high-resolution multi-spectral imagery to estimate habitat complexity in open-canopy forests: can we predict ant community patterns? *Ecography* 28(4): 495-504.
- Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., Toutain F., Barois I., Schaefer R. (1993). A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems - Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25(2): 130-150.
- Lavelle P., Spain A.V. (2001). Soil ecology, Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 654 p.
- Lavoisier E., Léon F., Havet P., Granval P. (1996). Intérêt de la jachère pour réduire les dégâts occasionnés par la grande faune sauvage. *Bulletin mensuel O.N.C.* 124: 50-55.
- 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., Quetier F., Gaucherand S., Choler P. (2004). Contribution of the functional characteristics of plants to the ecological assessment of the evolutive patterns of management in grassland environments. *Fourrages*(No.178): 179-191.
- Lazzeri L., Baruzzi G., Malaguti L., Antoniaci L. (2003). Replacing methyl bromide in annual strawberry production with glucosinolate-containing green manure crops. *Pest Management Science* 59(9): 983-990.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F., Thenail C. (2002). Why and how we should study field boundaries biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 23-40.
- Leblanc M.L., Cloutier D.C. (1996). Effet de la technique du faux semis sur la levée des adventices annuelles, X. *Colloque International sur la Biologie des mauvaises herbes*, Dijon (France), Septembre 1996, AFPP, ed.: 29-34.

- Legere A., Samson N. (2004). Tillage and weed management effects on weeds in barley-red clover cropping systems. *Weed Science* 52: 881-885.
- Lena F. (2002). Etude des cohabitations entre ongulés domestiques et sauvages dans le Parc National de la Vanoise et caractérisation des risques de transmission des maladies. *Bulletin d'Informations sur la Pathologie des Animaux Sauvages en France* 25: 119-130.
- Lenné J.M., Wood D. (1999). Optimizing biodiversity for productive agriculture. In *Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management*, (Wood D., Lenné J.M., eds.), CABI Publishing, Oxon UK, New-York USA: 447-470.
- Lepart J., Escarré J. (1983). La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie* 14(3): 133-178.
- Lepš J. (2005). Diversity and ecosystem function. In *Vegetation Ecology*, (van der Maarel E., ed.), Blackwell Publishing, Malden: 199-237.
- Leslie T.W., Hoheisel G.A., Biddinger D.J., Rohr J.R., Fleischer S.J. (2007). Transgenes sustain epigeal insect biodiversity in diversified vegetable farm systems. *Environmental Entomology* 36(1): 234-244.
- Lester P.J., Thistlewood H.M.A., Marshall D.B., Harmsen R. (1999). Assessment of *Amblyseius fallacis* (Acari: Phytoseiidae) for biological control of tetranychid mites in an Ontario peach orchard. *Experimental & Applied Acarology* 23(12): 995-1009.
- Letourneau D.K. (1988). Soil management for pest control: a critical appraisal of the concepts, *Global Perspectives on Agroecology and sustainable agricultural systems. Proceedings of the Sixth International Scientific Conference of IFOAM*, Santa Cruz: 581-587.
- Levrel H. (2007). Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité ? , Cahier de l'IFB (Weber J., ed.), 1, Institut français de la biodiversité, Paris, 99 p.
- Liira J., Schmidt T., Aavik T., Arens P., Augenstein I.I., Bailey D., Billeter R., Bukacek R., Burel F., De Blust G., De Cock R., Dirksen J., Edwards P.J., Hamersky R., Herzog F., Klotz S., Kühn I., Le Coeur D., Miklova P., Roubalova M., Schweiger O., Smulders M.J.M., van Wingerden W.K.R.E., Bugter R., Zobel M. (2008). Plant functional group composition and large-scale species richness in the agricultural landscapes of Europe. *Journal of Vegetation Science* 19(1): 3-14.
- Limpens H.J.G.A., Kapteyn K. (1991). Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis* 29: 39-48.
- Lindborg R., Eriksson O. (2004). Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85(7): 1840-1845.
- Lindenmayer D.B., Fischer J. (2007). Incorporating edge effects into landscape management and design. In *Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles* (Lindenmayer D.B., Hobbs R.J., eds.), Blackwell Publishing, Oxford: 165-178.
- Liss W.J., Gut L.J., Westigard P.H., Warren C.E. (1986). Perspectives on Arthropod Community Structure, Organization, and Development in Agricultural Crops. *Annual Review of Entomology* 31: 455-478.
- Loe L.E., Myserud A., Stien A., Steen H., Evans D.M., Austrheim G. (2007). Positive short-term effects of sheep grazing on the alpine avifauna. *Biology Letters* 3(1): 109-111.
- LopezFando C., Bello A. (1995). Variability in soil nematode populations due to tillage and crop rotation in semi-arid Mediterranean agrosystems. *Soil & Tillage Research* 36(1-2): 59-72.
- Lopez-Ridaura S., van Keulen H., van Ittersum M.K., Leffelaar P.A. (2005). Multiscale methodological framework to derive criteria and indicators for sustainability evaluation of peasant natural resource management systems. *Environment Development and Sustainability* 7(1): 51-69.
- Losey J.E., Rayer L.S., Carter M.E. (1999). Transgenic pollen harms monarch larvae. *Nature* 399: 214.
- Louault F., Pillar V.D., Aufrère J., Garnier E., Soussana J.-F. (2005). Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151-160.
- Loucougaray G., Bonis A., Bouzille J.B. (2004). Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation* 116(1): 59-71.
- Louda S.M., Kendall D., Conner J., Simberloff D. (1997). Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science* 277: 1088-1090.
- Louvet J., Rouxel F., Alabouvette C. (1976). Recherches sur la résistance des sols aux maladies. I - Mise en évidence de la nature microbiologique de la résistance d'un sol au développement de la fusariose vasculaire du melon. *Annales de Phytopathologie* 8(4): 425-436.
- Lowery D.T., Isman M.B. (1994). Effects of Neem and Azadirachtin on Aphids and Their Natural Enemies. In *Bioregulators for Crop Protection and Pest Control*, Acs Symposium Series, 557, AMER CHEMICAL SOC, Washington: 78-91.
- Ludy C., Lang A. (2006). A 3-year field-scale monitoring of foliage-dwelling spiders (Araneae) in transgenic Bt maize fields and adjacent field margins. *Biological Control* 38(3): 314-324.
- Luka H., Uehlinger G., Pfiffner L., Muhlethaler R., Blick T. (2006). Extended field margins - a new element of ecological compensation in farmed landscapes - deliver positive impacts for Articulata. *Agrarforschung* 13(9): 386-391.
- Lumaret J.P., Errouissi F. (2002). Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non target fauna of pastures. *Veterinary Research* 33(5): 547-562.
- Lumaret J.P., Errouissi F., Galtier P., Alvinerie M. (2005). Pour-on formulation of eprinomectin for cattle: Fecal elimination profile and effects on the development of the dung-inhabiting diptera *Neomyia cornicina* (L.) (Muscidae). *Environmental Toxicology and Chemistry* 24(4): 797-801.
- Luoto M., Pykala J., Kuussaari M. (2003). Decline of landscape-scale habitat and species diversity after the end of cattle grazing. *Journal for Nature Conservation* 11(3): 171-178.
- Lupwayi N.Z., Arshad M.A., Rice W.A., Clayton G.W. (2001). Bacterial diversity in water-stable aggregates of soils under conventional and zero tillage management. *Applied Soil Ecology* 16(3): 251-261.
- Lupwayi N.Z., Clayton G.W., O'Donovan J.T., Harker K.N., Turkington T.K., Rice W.A. (2004). Soil microbiological properties during decomposition of crop residues under conventional and zero tillage. *Canadian Journal of Soil Science* 84(4): 411-419.
- Lupwayi N.Z., Hanson K.G., Harker K.N., Clayton G.W., Blackshaw R.E., O'Donovan J.T., Johnson E.N., Gan Y., Irvine R.B., Monreal M.A. (2007). Soil microbial biomass, functional diversity and enzyme activity in glyphosate-resistant wheat-canola rotations under low-disturbance direct seeding and conventional tillage. *Soil Biology & Biochemistry* 39(7): 1418-1427.
- Lupwayi N.Z., Monreal M.A., Clayton G.W., Grant C.A., Johnston A.M., Rice W.A. (2001). Soil microbial biomass and diversity respond to tillage and sulphur fertilizers. *Canadian Journal of Soil Science* 81(5): 577-589.

- Lupwayi N.Z., Rice W.A., Clayton G.W. (1998). Soil microbial diversity and community structure under wheat as influenced by tillage and crop rotation. *Soil Biology & Biochemistry* 30(13): 1733-1741.
- Mac Nally R., Bennett A.F., Brown G.W., Lumsden L.F., Yen A., Hinkley S., Lillywhite P., Ward D.A. (2002). How well do ecosystem-based planning units represent different components of biodiversity? *Ecological Applications* 12(3): 900-912.
- Mac Nally R., Ellis M., Barrett G. (2004). Avian biodiversity monitoring in Australian rangelands. *Austral Ecology* 29(1): 93-99.
- Madge D.S. (1981). Influence of agricultural practice on soil invertebrate animals. In *Biological Husbandry: a scientific approach to organic farming*, (Stonehouse B., ed.), Butterworths, London: 79-98.
- Maes D., Bauwens D., De Bruyn L., Anselin A., Vermeersch G., Van Landuyt W., De Knijf G., Gilbert M. (2005). Species richness coincidence: conservation strategies based on predictive modelling. *Biodiversity and Conservation* 14(6): 1345-1364.
- Maestre F.T., Reynolds J.F. (2006). Spatial heterogeneity in soil nutrient supply modulates nutrient and biomass responses to multiple global change drivers in model grassland communities. *Global Change Biology* 12(12): 2431-2441.
- Maherali H., Klironomos J.N. (2007). Influence of Phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316(5832): 1746-1748.
- Maillard A., Cuendet G. (1997). Résultats d'un essai de culture sans labour depuis plus de 20 ans à Changins - Propriétés biologiques du sol et vers de terre. *Revue suisse d'Agriculture* 29(5): 225-230.
- Mair J., Port G.R. (2002). The influence of mucus production by the slug, *Deroceras reticulatum*, on predation by *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* (Coleoptera: Carabidae). *Biocontrol Science and Technology* 12(3): 325-335.
- Makeschin F. (1997). Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important promoters of soil development and soil fertility. In *Fauna in soil ecosystems: recycling, processes, nutrient fluxes and agricultural production*, (Benckiser G., ed.), Marcel Dekker: 173-223.
- Malone L.A., Pham-Delègue M.-H. (2001). Effects of transgene products on honey bees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* sp.). *Apidologie* 32: 287-304.
- Mandrillon A.L., Saglio P. (2005). Une revue des effets des pesticides sur la morphologie, le comportement et les traits d'histoire de vie des amphibiens. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 116: 5-29.
- Manne L.L., Williams P.H. (2003). Building indicator groups based on species characteristics can improve conservation planning. *Animal Conservation* 6: 291-297.
- Marchandeu F. (1992). Faune sauvage et faune domestique en milieu pastoral : une synthèse bibliographique. *Gibier Faune sauvage* 9(2): 167-186.
- Marhan S., Scheu S. (2005). The influence of mineral and organic fertilisers on the growth of the endogeic earthworm *Octolasion tytaeum* (Savigny). *Pedobiologia* 49(3): 239-249.
- Marini L., Scotton M., Klimek S., Isselstein J., Pecile A. (2007). Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119(3-4): 281-288.
- Marinissen J.C.Y. (1992). Population dynamics of earthworms in a silt loam soil under conventional and "integrated" arable farming during two years with different weather patterns. *Soil Biology & Biochemistry* 24(12): 1647-1654.
- Markovic M., Zivanovic M. (1988). Ecological selectivity of some acaricides to the predators of *Panonychus ulmi* Koch. *Zastita Bilja* 39(2): 183-195.
- Marriott C.A., Fothergill M., Jeangros B., Scotton M., Louault F. (2004). Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. *Agronomie* 24(8): 447-462.
- Marrs R.H., Lowday J.E. (1992). Control of bracken and the restoration of heathland. II. Regeneration of the heathland community. *Journal of Applied Ecology* 29(1): 204-211.
- Marshall E., J.P. (2001). Biodiversity, herbicides and non target plants, *The BCPC Conference - Weeds 2001*: 855-862.
- 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.
- Marshall E.J., Smith B.D. (1987). Field margin flora and fauna; interaction with agriculture. In *British Crop Protection Council (BCPC) Monograph*, 35, British Crop Protection Council: 23-32.
- Marshall E.J.P. (2004). Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production. *Journal of Crop Improvement* 12(1/2): 365-404.
- Marshall E.J.P. (2005). Field margins in northern Europe: integrating agricultural, environmental and biodiversity functions. . In *Field boundary habitats: implications for weed, insect and disease management*, (Thomas A.G., ed.), Topics in Canadian Weed Science, 1, Canadian Weed Science Society: 39-67.
- Marshall E.J.P., West T.M., Kleijn D. (2006). Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113(1-4): 36-44.
- Martin-Laurent F., Barres B., Wagschal I., Piutti S., Devers M., Soulas G., Philippot L. (2006). Impact of the maize rhizosphere on the genetic structure, the diversity and the atrazine-degrading gene composition of cultivable atrazine-degrading communities. *Plant and Soil* 282(1-2): 99-115.
- Martin-Laurent F., Cornet L., Ranjard L., Lopez-Gutierrez J.C., Philippot L., Schwartz C., Chaussod R., Catroux G., Soulas G. (2004). Estimation of atrazine-degrading genetic potential and activity in three French agricultural soils. *FEMS Microbiology Ecology* 48(3): 425-435.
- Marulanda A., Azcon R., Ruiz-Lozano J.M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum* 119(4): 526-533.
- Marvier M., McCreedy C., Regetz J., Kareiva P. (2007). A Meta-Analysis of Effects of Bt Cotton and Maize on Nontarget Invertebrates. *Science* 316: 1475-1477.
- Maud J., Edwards-Jones G., Quin F. (2001). Comparative evaluation of pesticide risk indices for policy development and assessment in the United Kingdom. *Agriculture Ecosystems & Environment* 86(1): 59-73.
- Maurizi B., Verrel J.-L. (2002). Des indicateurs pour des actions de maîtrise des pollutions d'origine agricole. *Ingénieries* 30: 3-14.
- Mazzola M. (2004). Assessment and management of soil microbial community structure for disease suppression. *Annual Review of Phytopathology* 42: 35-59.
- Mazzola M. (2007). Manipulation of rhizosphere bacterial communities to induce suppressive soils. *Journal of Nematology* 39(3): 213-220.

- McCloskey C., Arnason J.T., Donskov N., Chenier R., Kaminski J., Philogene B.J.R. (1993). Third trophic level effects of azadirachtin. *Canadian Entomologist* 125(1): 163-165.
- McCrea A.R., Trueman I.C., Fullen M.A. (2004). Factors relating to soil fertility and species diversity in both semi-natural and created meadows in the West Midlands of England. *European Journal of Soil Science* 55(2): 335-348.
- McEvoy P.B. (1996). Host specificity and biological pest control. *BioScience* 46: 401-405.
- McGeoch M.A. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73(2): 181-201.
- McIntyre S., Heard K.M., Martin T.G. (2003). The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40: 445-457.
- McIntyre S., Lavorel S. (2001). Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89: 209-226.
- 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.
- McKinley V.L., Peacock A.D., White D.C. (2005). Microbial community PLFA and PHB responses to ecosystem restoration in tallgrass prairie soils. *Soil Biology & Biochemistry* 37(10): 1946-1958.
- McLaughlin A., Mineau P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 55(3): 201-212.
- McSorley R., Dickson D.W., Debrito J.A., Hochmuth R.C. (1994). Tropical Rotation Crops Influence Nematode Densities and Vegetable Yields. *Journal of Nematology* 26(3): 308-314.
- Meerts P. (1993). La régression des plantes messicoles en Belgique, *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?*, Gap (France), Conservatoire Botanique de Gap-Charance: 49-55.
- Mellinger M.V., McNaughton S.J. (1975). Structure and function of successional vascular plant communities in Central New York. *Ecological Monographs* 45: 161-182.
- Menalled F.D., Smith R.G., Dauer J.T., Fox T.B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118(1-4): 49-54.
- Mendel Z., Blumberg D., Zehavi A., Weissenberg M. (1992). Some polyphagous homoptera gain protection from their natural enemies by feeding on the toxic plants *Spartium junceum* and *Erythrina corallodendrum* (Leguminosae). *Chemoecology* 3: 118-124.
- Mendras H. (1984). La fin des paysans, Babel, Actes-Sud, Arles, 436 p.
- Mercier J., Lindow S.E. (2001). Field performance of antagonistic bacteria identified in a novel laboratory assay for biological control of fire blight of pear. *Biological Control* 22(1): 66-71.
- Messéan A., Angevin F., Gómez-Barbero M., Menrad K., Rodríguez-Cerezo E. (2006). New case studies on the coexistence of GM and non-GM crops in European agriculture, Technical Report EUR 22102 EN, Institute for Prospective Technological Studies, 112 p.
- Meyer-Aurich A. (2005). Economic and environmental analysis of sustainable farming practices - a Bavarian case study. *Agricultural Systems* 86(2): 190-206.
- Michaud J.P. (2002). Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology* 31(5): 827-835.
- Milai Canals L., Bauer C., Depestele J., Dubreuil A., Knuchel R.F., Gaillard G., Michelsen O., Muller-Wenk R., Rydgren B. (2007). Key elements in a framework for land use impact assessment within LCA. *International Journal of Life Cycle Assessment* 12(1): 5-15.
- Milchunas D.G., Sala O.E., Lauenroth W.K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Mildén M., Münzbergová Z., Herben T., Ehrlén J. (2006). Metapopulation dynamics of a perennial plant, *Succisa pratensis*, in an agricultural landscape *Ecological Modelling* 199(4): 464-475.
- Miliczky E.R., Horton D.R. (2005). Densities of beneficial arthropods within pear and apple orchards affected by distance from adjacent native habitat and association of natural enemies with extra-orchard host plants. *Biological Control* 33(3): 249-259.
- Millan de la Pena N.M., Butet A., Delettre Y., Morant P., Burel F. (2003). Landscape context and carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 94(1): 59-72.
- Mineau P. (2002). Estimating the probability of bird mortality from pesticide sprays on the basis of the field study record. *Environmental Toxicology and Chemistry* 21: 1497-1506.
- Mineau P. (2005). Direct losses of birds to pesticides - Beginnings of a quantification, *Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas*, 3. International Partners in Flight Conference 2002, Ralph C.J., Rich T.D., eds.: 1065-1070.
- Mineau P., Downes C.M., Kirk D.A., Bayne E., Csizy M. (2005). Patterns of bird species abundance in relation to granular insecticide use in the Canadian prairies *Ecoscience* 12(2): 267-278.
- Mineau P., McLaughlin A. (1996). Conservation of biodiversity within canadian agricultural landscapes : integrating habitat for wildlife. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 9(2): 93-113.
- Mineau P., Whiteside M. (2006). Lethal risk to birds from insecticide use in the United States: a spatial and temporal analysis. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25(5): 1214-1222.
- Mitchell C.E., Tilman D., Groth J.V. (2002). Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology* 83(6): 1713-1726.
- Mitchell G., May A., McDonald A. (1995). Picabue - a Methodological Framework for the Development of Indicators of Sustainable Development. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology* 2(2): 104-123.
- Mitchell-Jones A.J. (1998). Landscapes for greater horseshoe bats, *Enact*, English Nature, 6: 11-14.
- Monetti L.N., Fernandez N.A. (1995). Seasonal population dynamics of the European red mite (*Panonychus ulmi*) and its predator *Neoseiulus californicus* in a sprayed apple orchard in Argentina (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Acarologia* 36(4): 325-331.
- Moonen A.C., Marshall E.J.P. (2001). The influence of sown margin strips, management and boundary structure on herbaceous field margin vegetation in two neighbouring farms in southern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 86(2): 187-202.

- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., de Ruiter P.C., Dong Q., Hastings A., Johnson N.C., McCann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.L., Scow K.M., Vanni M.J., Wall D.H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7(7): 584-600.
- Moore J.L., Balmford A., Brooks T., Burgess N.D., Hansen L.A., Rahbek C., Williams P.H. (2003). Performance of sub-Saharan vertebrates as indicator groups for identifying priority areas for conservation. *Conservation Biology* 17(1): 207-218.
- Morales H., Perfecto I., Ferguson B. (2001). Traditional fertilization and its effect on corn insect populations in the Guatemalan highlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 84(2): 145-155.
- Moreby S.J., Southway S.E. (1999). Influence of autumn applied herbicides on summer and autumn food available to birds in winter wheat fields in southern England. *Agriculture Ecosystems & Environment* 72(3): 285-297.
- Moreno C.E., Sanchez-Rojas G., Pineda E., Escobar F. (2007). Shortcuts for biodiversity evaluation: a review of terminology and recommendations for the use of target groups, bioindicators and surrogates. *International Journal of Environment and Health* 1(1): 71-86.
- Moser B.W., Witmer G.W. (2000). The effects of elk and cattle foraging on the vegetation, birds, and small mammals of the Bridge Creek Wildlife Area, Oregon. *International Biodeterioration & Biodegradation* 45(3-4): 151-157.
- Moss S.R., Clarke J. (1994). Guidelines for the prevention and control of herbicide-resistant blackgrass (*Alopecurus myosuroides*). *Crop Protection* 13(3): 230-234.
- Motavalli P.P., Kremer R.J., Fang M., Means N.E. (2004). Impact of genetically modified crops and their management on soil microbially mediated plant nutrient transformations. *Journal of Environmental Quality* 33(3): 816-824.
- Motte G., Libois R. (2002). Conservation of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800) (Mammalia : Chiroptera) in Belgium. A case study of feeding habitat requirements. *Belgian Journal of Zoology* 132(1): 49-54.
- Mougel C., Offre P., Ranjard L., Corberand T., Gamalero E., Robin C., Lemanceau P. (2006). Dynamic of the genetic structure of bacterial and fungal communities at different developmental stages of *Medicago truncatula* Gaertn. cv. Jemalong line J5. *New Phytologist* 170(1): 165-175.
- Mountford J.O., Lakhani K.H., Holland R.J. (1996). Reversion of grassland vegetation following the cessation of fertilizer application. *Journal of Vegetation Science* 7(2): 219-228.
- Moutier J.N. (2006). Le suivi des dégâts de Chevreuil sur plantations en terre agricole. *Forêt Entreprise* 167: 50-52.
- Mulder C., de Zwart D., van Wijnen H.J., Schouten A.J., Breure A.M. (2003). Observational and simulated evidence of ecological shifts within the soil nematode community of agroecosystems under conventional and organic farming. *Functional Ecology* 17(4): 516-525.
- Mulder C., van Wijnen H.J., van Wezel A.P. (2005). Numerical abundance and biodiversity of below-ground taxocenes along a pH gradient across the Netherlands. *Journal of Biogeography* 32(10): 1775-1790.
- Müller-Schärer H., Scheepens P.C., Greaves M.P. (2000). Biological control of weeds in European crops: recent achievements and future work. *Weed Research* 40(1): 83-98.
- Mundt C.C. (2002). Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology* 40: 381-410.
- Mundt C.C., Cowger C., Garrett K.A. (2002). Relevance of integrated disease management to resistance durability. *Euphytica* 124(2): 245-252.
- Murray P.J., Cook R., Currie A.F., Dawson L.A., Gange A.C., Grayston S.J., Treonis A.M. (2006). Interactions between fertilizer addition, plants and the soil environment: Implications for soil faunal structure and diversity. *Applied Soil Ecology* 33(2): 199-207.
- Myers W., Patil G.P. (2006). Biodiversity in the age of ecological indicators. *Acta Biotheoretica* 54(2): 119-123.
- Myklestad A., Saetersdal M. (2004). The importance of traditional meadow management techniques for conservation of vascular plant species richness in Norway *Biological Conservation* 118(2): 133-139.
- Mysterud A., Hansen L.O., Peters C., Austrheim G. (2005). The short-term effect of sheep grazing on selected invertebrates (Diptera and Hemiptera) relative to other environmental factors in an alpine ecosystem. *Journal of Zoology* 266: 411-418.
- Nakamoto T., Tsukamoto M. (2006). Abundance and activity of soil organisms in fields of maize grown with a white clover living mulch. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115(1-4): 34-42.
- Nardo M., Saisana M., Saltelli A., Tarantola S. (2005). Tools for composite indicators building, Joint Research Center, European Commission, JRC EUR 21682 report 134 p. http://composite-indicators.jrc.ec.europa.eu/Document/EUR%2021682%20EN_Tools_for_Composite_Indicator_Building.pdf
- Navas M.-L., Ducout B., Roumet C., Richarte J., Garnier J., Garnier E. (2003). Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *New Phytologist* 159: 213-228.
- Neher D.A. (1995). Biological diversity in soils of agricultural and natural ecosystems. In *Exploring the role of diversity in sustainable agriculture*, (Olson R.K. et al., eds.), American Society of Agronomy, Madison, WI, USA: 55-72.
- Neher D.A., Barbercheck M.E. (1999). Diversity and function of soil mesofauna. In *Biodiversity in agroecosystems*, (Collins W.W., Qualset C.O., eds.), CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington D.C.: 27-48.
- Neve P. (2007). Challenges for herbicide resistance evolution and management: 50 years after Harper. *Weed Research* 47: 365-369.
- Nicolardot B., Bouziri L., Bastian F., Ranjard L. (2007). A microcosm experiment to evaluate the influence of location and quality of plant residues on residue decomposition and genetic structure of soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry* 39(7): 1631-1644.
- Niehoff B., Poehling H.M. (1995). Population dynamics of aphids and syrphid larvae in winter wheat treated with different rates of pirimicarb. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52(1): 51-55.
- Niemela J., Baur B. (1998). Threatened species in a vanishing habitat: plants and invertebrates in calcareous grasslands in the Swiss Jura mountains. *Biodiversity and Conservation* 7(11): 1407-1416.
- Noe E., Halberg N., Reddersen J. (2005). Indicators of biodiversity and conservational wildlife quality on danish organic farms for use in farm management: A multidisciplinary approach to indicator development and testing. *Journal of Agricultural & Environmental Ethics* 18(4): 383-414.

- Norris K., Brindley E., Cook T., Babbs S., Brown C.F., Yaxley R. (1998). Is the density of redshank *Tringa totanus* nesting on saltmarshes in Great Britain declining due to changes in grazing management? *Journal of Applied Ecology* 35(5): 621-634.
- Norris K., Cook T., Odowd B., Durdin C. (1997). The density of redshank *Tringa totanus* breeding on the salt-marshes of the Wash in relation to habitat and its grazing management. *Journal of Applied Ecology* 34(4): 999-1013.
- Norris R.F., Kogan M. (2005). Ecology of interactions between weeds and arthropods. *Annual Review of Entomology* 50: 479-503.
- Noy-Meir I., Gutman M., Kaplan Y. (1989). Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Oaks J.L., Gilbert M., Virani M.Z., Watson R.T., Meteyer C.U., Rideout B.A., Shivaprasad H.L., Ahmed S., Chaudhry M.J.I., Arshad M., Mahmood S., Ali A., Khan A.A. (2004). Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. *Nature* 427(6975): 630-633.
- OECD (2001). Agriculture and Biodiversity : developing indicators for policy analysis Proceedings from OECD Expert Meeting on Agri-biodiversity Indicators, Zürich, Switzerland, 2001/11/05-08, 280 p.
- Oertli S., Muller A., Steiner D., Breitenstein A., Dom S. (2005). Cross-taxon congruence of species diversity and community similarity among three insect taxa in a mosaic landscape. *Biological Conservation* 126(2): 195-205.
- Oindo B.O. (2002). Patterns of herbivore species richness in Kenya and current ecoclimatic stability. *Biodiversity and Conservation* 11(7): 1205-1221.
- Ojiambo P.S., Scherm H. (2006). Biological and application-oriented factors influencing plant disease suppression by biological control: A meta-analytical review. *Phytopathology* 96(11): 1168-1174.
- Oka Y., Shapira N., Fine P. (2007). Control of root-knot nematodes in organic farming systems by organic amendments and soil solarization. *Crop Protection* 26(10): 1556-1565.
- Oldroyd G.E.D. (2001). Dissecting symbiosis: Developments in Nod factor signal transduction. *Annals of Botany* 87(6): 709-718.
- Olf H., Ritchie M.E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13(7): 261-265.
- Oppermann R. (2003). Nature balance scheme for farms - evaluation of the ecological situation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 463-475.
- Oppermann R., Braband D., Haack S. (2005). Nature indicators for agriculture. *Berichte über Landwirtschaft* 83(1): 76-102.
- Orth D., Loiseau P., Loiseau A., Perrin O., Balay C. (2004). Un cas d'évaluation phytosociologique de la biodiversité: options et questions. *Fourrages* 179: 335-352.
- Osbornová J., Kovářová M., Lepš J., Prach K. (1990). Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia, Geobotany, (Werger M.J.A., ed.), 15, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 168 p.
- Osem Y., Perevolotsky A., Kigel J. (2004). Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309.
- Osterblad M., Norrdahl K., Korpimäki E., Huovinen P. (2001). Antibiotic resistance - How wild are wild mammals? *Nature* 409(6816): 37-38.
- Oxbrough A.G., Gittings T., O'Halloran J., Giller P.S., Kelly T.C. (2007). Biodiversity of the ground-dwelling spider fauna of afforestation habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment* 120(2-4): 433-441.
- Pacha M.J., Petit S. (2008). The effect of landscape structure and habitat quality on the occurrence of *Geranium sylvaticum* in fragmented hay meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123(1-3): 81-87.
- Paine L., Undersander D.J., Sample D.W., Bartelt G.A., Schatteman T.A. (1996). Cattle trampling of simulated ground nests in rotationally grazed pastures. *Journal of Range Management* 49(4): 294-300.
- Paine L., Undersander D.J., Sample D.W., Bartelt G.A., Schatteman T.A. (1997). Comparison of simulated ground nest types for grazing/trampling research. *Journal of Range Management* 50(3): 231-233.
- Pakeman R.J. (2004). Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology* 92(5): 893-905.
- Palacio-Rabaud V. (2000). La conduite des prairies en France: pratiques intensives et rendements élevés dans le Nord-Ouest. *Agreste Cahiers* 4: 15-26.
- Palmer M.W. (1994). Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 511-530.
- Paoletti M.G. (1999). The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 137-155.
- Paoletti M.G., Bressan M. (1996). Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance. *Critical Reviews in Plant Sciences* 15(1): 21-62.
- Paoletti M.G., Favretto M.R., Stinner B.R., Purrington F.F., Bajer J.E. (1991). Invertebrates as bioindicators of soil use. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 34(1-4): 341-362.
- Parfitt R.L., Yeates G.W., Ross D.J., Mackay A.D., Budding P.J. (2005). Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability, and pasture growth under organic and conventional management. *Applied Soil Ecology* 28(1): 1-13.
- Pastor J., Muen R., Cohen Y. (1997). Spatial heterogeneity, carrying capacity and feedbacks in animal landscape interactions. *Journal of Mammalogy* 78: 1040-1052.
- Pastoret P.P., Thiry E., Brochier B., Schweser A., Thomas I., Dubuisson J. (1988). Maladies de la faune sauvage transmissibles aux animaux domestiques. *Revue scientifique et technique: office international des epizooties (O.I.E)* 7(4): 661-704.
- Patra A.K., Abbadie L., Clays A., Degrange V., Grayston S., Loiseau P., Louault F., Mahmood S., Nazaret S., Philippot L., Poly F., Prosser J.I., Richaume A., le Roux X. (2005). Effect of grazing on microbial groups involved in soil N dynamics. *Ecological Monographs* 75(1): 65-80.
- Patra A.K., Abbadie L., Clays-Josserand A., Degrange V., Grayston S.J., Guillaumaud N., Loiseau P., Louault F., Mahmood S., Nazaret S., Philippot L., Poly F., Prosser J.I., Le Roux X. (2006). Effects of management regime and plant species on the enzyme activity and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environmental Microbiology* 8(6): 1005-1016.

- Patra A.K., Le Roux X., Abbadie L., Clays-Josserand A., Poly F., Loiseau P., Louault F. (2007). Effect of Microbial Activity and Nitrogen Mineralization on Free-living Nitrogen Fixation in Permanent Grassland Soils. *J. Agronomy & Crop Science* 193: 153-156.
- Patra A.K., Le Roux X., Grayston S.J., Loiseau P., Louault F. (2008). Unraveling the effects of management regime and plant species on soil organic carbon and microbial phospholipid fatty acid profiles in grassland soils. *Bioresource Technology* 99: 3545-3551.
- Pausas J.G., Austin M.P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12(2): 153-166.
- Pavlu V., Hejzman M., Pavlu L., Gaisler J. (2003). Effect of rotational and continuous grazing on vegetation of an upland grassland in the Jizerske Hory Mts., Czech Republic. *Folia Geobotanica* 38: 21-34.
- Payraudeau S., Van der Werf H.M.G. (2005). Environmental impact assessment for a farming region: a review of methods *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107(1): 1-19.
- Pearson D.L. (1994). Selecting Indicator Taxa for the Quantitative Assessment of Biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 345(1311): 75-79.
- Pearson D.L., Cassola F. (1992). World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology* 6(3): 376-391.
- Peco B., de Pablos I., Traba J., Levassor C. (2005). The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic And Applied Ecology* 6(2): 175-183.
- Peeters A., Maljean J.F., Biala K., Brouckaert V. (2004). Indicators of biodiversity in grasslands: a tool for evaluating the sustainability of livestock-rearing systems. *Fourrages*(No.178): 217-232.
- Pekar S. (1999). Effect of IPM practices and conventional spraying on spider population dynamics in an apple orchard. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73(2): 155-166.
- Pépin D., Menaut P., Desneux L., Cargnelutti B. (1992). Seasonal changes in the use of space by isards (*Rupicapra pyrenaica*) in a protected area, *Ongulés / Ungulates* 91, Paris-Toulouse, Spitz F. et al., eds., S.F.E.P.M.-I.R.G.M.: 327-330.
- Pérès G., Cluzeau D., Curmi P., Hallaire V. (1998). Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyard systems. *Biology and Fertility of Soils* 27(4): 417-424.
- Perez-Piqueres A., Edel-Hermann W., Alabouvette C., Steinberg C. (2006). Response of soil microbial communities to compost amendments. *Soil Biology & Biochemistry* 38(3): 460-470.
- Perrow M.R., Jowitt A.J.D. (1995). What future for the Harvest Mouse ? *British Wildlife* 6: 356-365.
- Peters R.D., Sturz A.V., Carter M.R., Sanderson J.B. (2004). Influence of crop rotation and conservation tillage practices on the severity of soil-borne potato diseases in temperate humid agriculture. *Canadian Journal of Soil Science* 84(4): 397-402.
- Petersen H., Jucevica E., Gjelstrup P. (2004). Long-term changes in collembolan communities in grazed and non-grazed abandoned arable fields in Denmark. *Pedobiologia* 48(5-6): 559-573.
- Petersen S., Axelsen J.A., Tybirk K., Aude E., Vestergaard P. (2006). Effects of organic farming on field boundary vegetation in Denmark. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113(1-4): 302-306.
- Pfiffner L., Luka H., Jeanneret P., Schupbach B. (2000). Effects of ecological compensation areas on the carabid fauna. *Agrarforschung* 7(5): 212-217.
- Pearce T.G. (1984). Earthworm populations in soils disturbed by trampling. *Biological conservation* 29(3): 241-252.
- Pilar-Izquierdo M., Gibert P. (2004). Cohabitation entre les cheptels domestiques et la faune sauvage dans la Réserve Nationale des Bauges. *Faune Sauvage* 261: 48-53.
- Pilcher C.D., Obrycki J.J., Rice M.E., Lewis L.C. (1997). Preimaginal development, survival, and field abundance of insect predators on transgenic *Bacillus thuringiensis* corn. *Environmental Entomology* 26: 446-454.
- Piotrowski J.S., Denich T., Klironomos J.N., Graham J.M., Rillig M.C. (2004). The effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species. *New Phytologist* 164(2): 365-373.
- Pioz M., Loison A., Gibert P., Dubray D., Menaut P., Le Tallec B., Artois M., Gilot-Fromont E. (2007). Transmission of a pestivirus infection in a population of Pyrenean chamois. *Veterinary Microbiology* 119(1): 19-30.
- Piper J.K., Billings D.N., Leite V.J. (2005). Effects of nitrogen fertilizer on the composition of two prairie plant communities. *Community Ecology* 6(1): 93-100.
- Piutti S., Hallet S., Rousseaux S., Philippot L., Soulas G., Martin-Laurent F. (2002). Accelerated mineralisation of atrazine in maize rhizosphere soil. *Biology and Fertility of Soils* 36(6): 434-441.
- Plantureux S. (1996). Biodiversity, type of soil and management intensity of permanent pastures of Plateau Lorrain. *Acta Botanica Gallica* 143(4-5): 339-348.
- Plantureux S., Peeters A., McCracken D. (2005). Biodiversity in intensive grasslands: Effect of management, improvement and challenges. *Agronomy Research* 3(2): 153-164.
- Plassart P., Vincelas M.A., Gangneux C., Mercier A., Barray S., Laval K. (2008). Molecular and functional responses of soil microbial communities under grassland restoration. *Agriculture Ecosystems & Environment* 127(3-4): 286-293.
- Plumb R.T., Browilow R.H. (2005). Pesticides and Birds: A Report on the evidence for changes in farmland bird populations and the proposals for a pesticide tax, Home grown cereals authority, project n°2478, 46, 12: 23 p. http://www.pesticides.gov.uk/pesticides_forum.asp?id=540&link=%2Fuploadedfiles%2FWeb%5FAssets%2FPesticides%5FForum%2FPF115%2Epdf
- Poll C., Thiede A., Wermbter N., Sessitsch A., Kandeler E. (2003). Micro-scale distribution of microorganisms and microbial enzyme activities in a soil with long-term organic amendment. *European Journal of Soil Science* 54(4): 715-724.
- Poorter H., Garnier E. (2007). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In *Functional Plant Ecology* (2nd Edition), (Pugnaire F.I., Valladares F., eds.), CRC Press, Boca Raton: 67-100.
- Popay I., Field, R. (1996). Grazing animals as weed control agents. *Weed Technology* 10: 217-231.
- Poschlod P., Kiefer S., Tränkle U., Fischer S., Bonn S. (1998). Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science* 1(1): 75-90.
- Poschold P., Bakker J.P., Kahmen S. (2005). Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic and Applied Ecology* 6(2): 93-98.

- Postma J., Willemsen-de Klein M., van Elsas J.D. (2000). Effect of the indigenous microflora on the development of root and crown rot caused by *Pythium aphanidermatum* in cucumber grown on rockwool. *Phytopathology* 90(2): 125-133.
- Powell D.F. (1988). The response of non-target predatory arthropods to deltamethrin applied to winter wheat on two alternative dates in autumn. *Aspects of Applied Biology* 17(2): 235-236.
- Powles S., B, Preston, C, Bryan, I, B, Jutsum, A, R, (1997). Herbicide resistance: impact and management *Advances in Agronomy* 58: 57-93.
- Poyry J., Lindgren S., Salminen J., Kuussaari M. (2004). Restoration of butterfly and moth communities in semi-natural grasslands by cattle grazing. *Ecological Applications* 14(6): 1656-1670.
- Poyry J., Lindgren S., Salminen J., Kuussaari M. (2005). Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biological Conservation* 122(3): 465-478.
- Poyry J., Luoto M., Paukkunen J., Pykala J., Raatikainen K., Kuussaari M. (2006). Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* 115(3): 401-412.
- Prach K., Pysek P., Smlauer P. (1997). Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos* 79: 201-205.
- Prentice H.C., Lonn M., Lager H., Rosen E., Van Der Maarel E. (2000). Changes in allozyme frequencies in *Festuca ovina* populations after a 9-year nutrient/water experiment. *Journal of Ecology* 88(2): 331-347.
- Prentice H.C., Lonn M., Rosquist G., Ihse M., Kindstrom M. (2006). Gene diversity in a fragmented population of *Briza media*: grassland continuity in a landscape context. *Journal of Ecology* 94(1): 87-97.
- Prokopy R.J., Mason J.L., Christie M., Wright S.E. (1995). Arthropod pest and natural enemy abundance under second-level versus first-level integrated pest management practices in apple orchards: a 4-year study. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 57(1): 35-47.
- Proulx M., Mazumder A. (1998). Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581-2592.
- Puricelli E., Tiesca D. (2005). Weed density and diversity under glyphosate-resistant crop sequences. *Crop Protection* 24: 533-542.
- Purtauf T., Roschewitz I., Dauber J., Thies C., Tschamke T., Wolters V. (2005). Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(2): 165-174.
- Purvis G. (1992). A long-term study of the impact of methiocarb molluscicide on carabid populations and case history for interpretation of non-target pesticide effects in the field. *Aspects of Applied Biology* 31: 97-104.
- Purvis G., Abdoulla F. (2002). The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera: Carabidae) in arable land. *Pedobiologia* 46(5): 452-474.
- Purvis G., Bannon J.W. (1992). Non-target effects of repeated methiocarb slug pellet application on carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in winter-sown cereals. *Annals of Applied Biology* 121(2): 401-422.
- Putman R.J., Fowler A.D., Tout S. (1991). Patterns of use of ancient grassland by cattle and horses and effects on vegetational composition and structure. *Biological Conservation* 56(3): 329-347.
- Putman R.J., Moore N.P. (1998). Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal review* 28(4): 141-164.
- Pykala J. (2000). Mitigating human effects on European biodiversity through traditional animal husbandry. *Conservation Biology* 14(3): 705-712.
- Pykälä J. (2004). Cattle grazing increases plant species richness of most species trait groups in mesic semi-natural grasslands. *Plant Ecology* 175: 217-226.
- Pykälä J., Luoto M., Heikkinen R.K., Kontula T. (2005). Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe. *Basic and Applied Ecology* 6: 25-33.
- Pysek P., Jarosik, V, Kropac, Z, Chytrý, M, Wild, J, Tichý, L, (2005). Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities. *Agriculture Ecosystems & Environment* 109: 1-8.
- Pywell R.F., Bullock J.M., Tallowin J.B., Walker K.J., Warman E.A., Masters G. (2007). Enhancing diversity of species-poor grasslands: an experimental assessment of multiple constraints. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 81-94.
- Quimby P.C., Bruckart W.L., Deloach C., J., Knutson L., Ralphs M.H. (1991). Biological control of rangeland weeds. In *Noxious Range Weeds*, Westview Press, Boulder: 83-102.
- Quinn M.S., Robinson G.R. (1987). The effects of experimental subdivision on flowering plant diversity in a California annual grassland. *Journal of Ecology* 75: 837-856.
- Raaijmakers J.M., Bonsall R.E., Weller D.M. (1999). Effect of population density of *Pseudomonas fluorescens* on production of 2,4-diacetylphloroglucinol in the rhizosphere of wheat. *Phytopathology* 89(6): 470-475.
- Raaijmakers J.M., Paulitz T.C., Alabouvette C., Steinberg C., Moënné-Loccoz Y. (2008). The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant and Soil*: DOI 10.1007/s11104-008-9568-6.
- Rabalais N.N., Turner R.E., Scavia D. (2002). Beyond science into policy: Gulf of Mexico hypoxia and the Mississippi River. *BioScience* 52(2): 129-142.
- Rajaniemi T.K. (2002). Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology* 90(2): 316-324.
- Ranjard L., Echairi A., Nowak V., Lejon D.P.H., Nouaim R., Chaussod R. (2006b). Field and microcosm experiments to evaluate the effects of agricultural Cu treatment on the density and genetic structure of microbial communities in two different soils. *Fems Microbiology Ecology* 58(2): 303-315.
- Ranjard L., Lignier L., Chaussod R. (2006a). Cumulative effects of short-term polymetal contamination on soil bacterial community structure. *Applied and Environmental Microbiology* 72(2): 1684-1687.
- Ransome R.D. (1996). The management of feeding areas for greater horseshoe bats ? . *Engl. Nat. Res. Rep.* 174: 1-74.
- Rantalainen M.L., Fritze H., Haimi J., Pennanen T., Setälä H. (2005). Species richness and food web structure of soil decomposer community as affected by the size of habitat fragment and habitat corridors. *Global Change Biology* 11(10): 1614-1627.
- Rantalainen M.L., Haimi J., Fritze H., Setälä H. (2006). Effects of small-scale habitat fragmentation, habitat corridors and mainland dispersal on soil decomposer organisms. *Applied Soil Ecology* 34(2-3): 152-159.

- Raps A., Kehr J., Gugerli P., Moar W.J., Bigler F., Hilbeck A. (2001). Immunological analysis of phloem sap of *Bacillus thuringiensis* corn and the nontarget herbivore *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) for the presence of Cry1Ab. *Molecular Ecology* 10: 523-525.
- Rasmussen K.J. (1999). Impact of ploughless soil tillage on yield and soil quality: a Scandinavian review. *Soil & Tillage Research* 53(1): 3-14.
- Ratschker U.M., Roth M. (1997). The spider fauna of agroecosystems - effects of different forms of land use management and intensities on faunal parameters. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 11(1-6): 125-130.
- Raworth D.A., Robertson M.C., Bittman S. (2004). Effects of dairy slurry application on carabid beetles in tall fescue, British Columbia, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103(3): 527-534.
- Redzic S. (2007). Syntaxonomic diversity as an indicator of ecological diversity - case study Vranica Mts in the Central Bosnia. *Biologia* 62(2): 173-184.
- Reeleder R.D. (2003). Fungal plant pathogens and soil biodiversity. *Canadian Journal of Soil Science* 83(3): 331-336.
- Rehman S.U., Browning H.W., Nigg H.N., Harrison J.M. (2000). Increases in florida red scale populations through pesticidal elimination of *Aphytis holoxanthus* Debach in Florida citrus. *Biological Control* 18(2): 87-93.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reidsma P., Tekelenburg T., van den Berg M., Alkemade J.R.M. (2006). Impacts of land-use change on biodiversity: an assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114(1): 86-102.
- Reus J., Leendertse P., Bockstaller C., Fomsgaard I., Gutsche V., Lewis K., Nilsson C., Pussemier L., Trevisan M., van der Werf H., Alfarroba F., Blumel S., Isart J., McGrath D., Seppala T. (2002). Comparison and evaluation of eight pesticide environmental risk indicators developed in Europe and recommendations for future use. *Agriculture Ecosystems & Environment* 90(2): 177-187.
- Rew L.J., Wilson P.J., Froud-Williams R.J., Boatman N.D. (1992). Changes in vegetation composition and distribution within set-aside land, *Set-aside*, Cambridge University, 15th-18th september 1992, 50, Clarke J., ed., BCPC: 79-84.
- Reyers B., Jaarsveld A.S.v., McGeoch M.A., James A.N. (1998). National biodiversity risk assessment: a composite multivariate and index approach. *Biodiversity and Conservation* 7(7): 945-965.
- Reynolds H.L., Mittelbach G.G., Darcy-Hall T.L., Houseman G.R., Gross K.L. (2007). No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *Journal of Ecology* 95(4): 723-733.
- Reznik S.Y. (1991). The effects of feeding damage in ragweed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) on populations of *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Oecologia* 88(2): 204-210.
- Rhett R.G., Simmers J.S., Lee C.R. (1988). *Eisenia fetida* used as a biomonitoring tool to predict the potential bioaccumulation of contaminants from contaminated dredged material. In *Earthworms in waste and environmental management*, (Edwards C.A., Neuhauser E.F., eds.), SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands: 321-328.
- Rhine E.D., Fuhrmann J.J., Radosevich M. (2003). Microbial community responses to atrazine exposure and nutrient availability: Linking degradation capacity to community structure. *Microbial Ecology* 46(2): 145-160.
- Ricketts T.H., Regetz J., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C., Bogdanski A., Gemmill-Herren B., Greenleaf S.S., Klein A.M., Mayfield M.M., Morandin L.A., Ochieng A., Viana B.F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11(5): 499-515.
- Ricklefs R.E., Miller T.E. (2005). *Ecology*, De Boeck University, Paris, 821 p.
- Ricklefs R.E., Schluter D. (1993). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, University of Chicago Press, Chicago, 414 p.
- Riddick E.W., Dively G., Barbosa P. (2000). Season-long abundance of generalist predators in transgenic versus nontransgenic potato fields. *Journal of Entomological Science* 35(4): 349-359.
- Rigamonti I.E., Lozzia G.C. (2002). Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) on apple tree and spontaneous flora under different environmental and cultural conditions in Valtellina (Lombardy, Northern Italy). *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura* 34(1): 53-70.
- Rigby D., Woodhouse P., Young T., Burton M. (2001). Constructing a farm level indicator of sustainable agricultural practice. *Ecological Economics* 39(3): 463-478.
- Riley J. (2001). The indicator explosion: Local needs and international challenges - Preface. *Agriculture Ecosystems & Environment* 87(2): 119-120.
- Ritchie M.E., Tilman D., Knops J.H.M. (1998). Herbivore Effects on Plant and Nitrogen Dynamics in Oak Savanna *Ecology* 79: 165-177.
- Rodriguez A., Mamarot J. (1992). La jachère dans les rotations : étude des risques de salissement des terres, ACTA Point, 2, 39 p.
- Roem W.J., Berendse F. (2000). Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. *Biological Conservation* 92(2): 151-161.
- Romeis J., Babendreier D., Wackers F.L. (2003). Consumption of snowdrop lectin (*Galanthus nivalis* agglutinin) causes direct effects on adult parasitic wasps. *Oecologia* 134(4): 528-536.
- Romijn C., Luttik R., Canton J.H. (1994). Presentation of a General Algorithm to Include Effect Assessment on Secondary Poisoning in the Derivation of Environmental-Quality Criteria .2. Terrestrial Food-Chains. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 27(2): 107-127.
- Rook A.J., Dumont B., Iselstein J., Osoro K., WallisDeVries M.F., Parente G., Mills J. (2004). Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review. *Biological Conservation* 119(2): 137-150.
- Rook A.J., Tallowin J.R.B. (2003). Grazing and pasture management for biodiversity benefit. *Animal Research* 52(2): 181-189.
- Roper M.M., Gupta V. (1995). Management-Practices and Soil Biota. *Australian Journal of Soil Research* 33(2): 321-339.
- Ros M., Klammer S., Knapp B., Aichberger K., Insam H. (2006). Long-term effects of compost amendment of soil on functional and structural diversity and microbial activity. *Soil Use and Management* 22(2): 209-218.
- Roschewitz I., Gabriel D., Tschamtk T., Thies C. (2005). The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* 42(5): 873-882.
- Roschewitz I., Hucker M., Tschamtk T., Thies C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 218-227.

- Rosi-Marshall E.J., Tank J.L., Royer T.V., Whiles M.R., Evans-White M., Chambers C., Griffiths N.A., Pokelsek J., Stephen M.L. (2007). Toxins in transgenic crop byproducts may affect headwater stream ecosystems. *PNAS* 104(41): 16204-16208.
- Rosnoblet J., Girardin P., Weinzaepflen E., Bockstaller C. (2006). Analysis of 15 years of agriculture sustainability evaluation methods, 9. *ESA Congress*, Warsaw, Poland, 2006/09/04-06, Fotyma M., Kaminska B., eds.: 707-708.
- Rossi S., Hars J., Louguet Y., Masse-Provin N., Pol F., Le Potier M.F. (2006). Gestion d'un réservoir sauvage : la peste porcine du Sanglier (*Sus scrofa*). *Bulletin de l'Académie vétérinaire de France* 159(5): 389-392.
- Rossignol N., Bonis A., Bouzii J.B. (2006). Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology* 31(1-2): 62-72.
- Roulois V. (2006). Evaluation de l'impact de mesures environnementales sur un territoire ordinaire : méthodologie et premiers résultats, Université de Poitiers: 1-63.
- Roux-Michollet D. (2007). Effet de la désinfection à la vapeur des sols agricoles sur les communautés bactériennes fonctionnelles et leur environnement: résistance, résilience et dynamique de colonisation. PhD thesis, Soil microbiology, University Claude bernard-Lyon I, Lyon, 125 p.
- Rukayadi Y., Suwanto A., Tjahjono B., Harling R. (2000). Survival and epiphytic fitness of a nonpathogenic mutant of *Xanthomonas campestris* pv. *glycines*. *Applied and Environmental Microbiology* 66(3): 1183-1189.
- Russ J.M., Briffa M., Montgomery W.I. (2003). Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect. *Journal of Zoology* 259(3): 289-299.
- Russell E.P. (1989). Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18(4): 590-599.
- Russo D., Jones G. (2003). Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography* 26(2): 197-209.
- Russo D., Jones G., Miglizzo A. (2002). Habitat selection by the Mediterranean horseshoe bat, *Rhinolophus euryale* (Chiroptera : Rhinolophidae) in a rural area of southern Italy and implications for conservation. *Biological Conservation* 107(1): 71-81.
- Rydberg N.T., Milberg P. (2000). A survey of weeds in organic farming in Sweden. *Biological Agriculture & Horticulture* 18(2): 175-185.
- Ryser P., Langenauer R., Gigon A. (1995). Species richness and vegetation structure in a limestone grassland after 15 years management with six biomass removal regimes. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30(2): 157-167.
- Saarinén K., Jantunen J. (2005). Grassland butterfly fauna under traditional animal husbandry: Contrasts in diversity in mown meadows and grazed pastures. *Biodiversity and Conservation* 14(13): 3201-3213.
- Salamolard M., Butet A., Leroux A., Bretagnolle V. (2000). Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81(9): 2428-2441.
- Sall S.N., Masse D., Ndour N.Y.B., Chotte J.L. (2006). Does cropping modify the decomposition function and the diversity of the soil microbial community of tropical fallow soil? *Applied Soil Ecology* 31(3): 211-219.
- Sammul M., Kull K., Tamm A. (2003). Clonal growth in a species-rich grassland: result of a 20-year fertilization experiment. *Folia Geobotanica* 38(1): 1-20.
- Sanvido O., Widmer F., Winzeler M., Streit B., Szerencsist E., Bigler F. (2005). Coexistence de cultures avec ou sans OGM en Suisse. *Revue Suisse d'Agriculture* 37(5): 221-226.
- Sauberer N., Zülka K.P., Abensperg-Traun M., Berg H.M., Bieringer G., Milasowszky N., Moser D., Plutzar C., Pollheimer M., Storch C., Trostl R., Zechmeister H., Grabherr G. (2004). Surrogate taxa for biodiversity in agricultural landscapes of eastern Austria. *Biological Conservation* 117(2): 181-190.
- Sauphanor B., Bouvier J.C., Boissieu C., Rieux R., Simon S., Capowiez Y., Toubon J.F. (2005). Impacts biologiques des systèmes de protection en vergers de pommiers. *Phytoma, la défense des végétaux* 581: 32-36.
- Saxena D., Flores S., Stotzky G. (1999). Transgenic plants - Insecticidal toxin in root exudates from Bt corn. *Nature* 402(6761): 480-480.
- Saxena D., Stotzky G. (2001). *Bacillus thuringiensis* (Bt) toxin released from root exudates and biomass of Bt corn has no apparent effect on earthworms, nematodes, protozoa, bacteria, and fungi in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 33(9): 1225-1230.
- Schechtner G. (1993). Efficiency of liming on grasslands. *Bodenkultur* 44(2): 135-152.
- Scheepens P.C., Müller-Schärer H., Kempenaar C. (2001). Opportunities for biological weed control in Europe. *BioControl* 46: 127-138.
- Schellberg J., Möselers B.M., Kühbauch W., Rademacher I.F. (1999). Long-term effects of fertilizer on soil nutrient concentration, yield, forage quality and floristic composition of a hay meadow in the Eifel mountains, Germany. *Grass & Forage Science* 54(3): 195-207.
- Scheu S., Schulz E. (1996). Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates. *Biodiversity and Conservation* 5(2): 235-250.
- Schlöter M., Bach H.J., Metz S., Sehy U., Munch J.C. (2003). Influence of precision farming on the microbial community structure and functions in nitrogen turnover. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98(1-3): 295-304.
- Schmidt M.H., Roschewitz I., Thies C., Tschamtké T. (2005). Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* 42(2): 281-287.
- Schmidt M.H., Tschamtké T. (2005). Landscape context of sheetweb spider (Araneae : Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography* 32(3): 467-473.
- Schmidt N.M., Olsen H. (2003). The response of small mammal communities to cattle grazing on a coastal meadow. *Polish Journal of Ecology* 51(1): 79-84.
- Schmidt N.M., Olsen H., Bildsoe M., Sluydts V., Leirs H. (2005). Effects of grazing intensity on small mammal population ecology in wet meadows. *Basic and Applied Ecology* 6(1): 57-66.
- Schmutterer H. (1999). Side effects of neem products on insect pathogens and natural enemies of spider mites and insects. In *Azadirachta indica* A. Juss., (Singh R.P., Saxena R.C., eds.), Enfield USA: 147-162.
- Schneider O., Aubertot J.-N., Roger-Estrade J., Doré T. (2003). Analysis and modelling of the amount of oilseed rape residues left at the soil surface after different soil tillage operations, 7. *International Conference on Plant Pathology*, Tours, France, 3-5/12/2003.
- Schnepf E., Crickmore N., Van Rie J., Lereclus D., Baum J., Feitelson J., Zeigler D.R., Dean D.H. (1998). *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 62(3): 775-806.

- Schnitzler A., Muller S. (1998). Towards an ecological basis for the conservation of subalpine heath-grassland on the upper ridges of the Vosges. *Journal of Vegetation Science* 9(3): 317-326.
- Schuld M., Schmuck R. (2000). Effects of thiacloprid, a new chloronicotinyl insecticide, on the egg parasitoid *Trichogramma cacoeciae*. *Ecotoxicology* 9(3): 197-205.
- Schuster D.J., Calderon M. (1986). Interactions of host plant resistant genotypes and beneficial insects in cotton ecosystems. In *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects* (Boethel D.J., Eikenberry R.D., eds.), Ellis Horwood Limited, Chichester: 84-97.
- Schwab A., Dubois D., Fried P.M., Edwards P.J. (2002). Estimating the biodiversity of hay meadows in north-eastern Switzerland on the basis of vegetation structure. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93(1/3): 197-209.
- Schweiger O., Maelfait J.P., van Wingerden W., Hendrickx F., Billeter R., Speelmans M., Augenstein I., Aukema B., Aviron S., Bailey D., Bukacek R., Burel F., Diekötter T., Dirksen J., Frenzel M., Herzog F., Liira J., Roubalova M., Bugter R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1129-1139.
- Scimone M., Rook A.J., Garel J.P., Sahin N. (2007). Effects of livestock breed and stocking rate on sustainable grazing systems: 3. Effects on vegetation diversity. *Grass & Forage Science* 62(2): 172-184.
- Scopa A., Dumontet S. (2007). Soil solarization: Effects on soil microbiological parameters. *Journal of Plant Nutrition* 30(4-6): 537-547.
- 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.
- Sébillotte M., Allain S., Doré T., Meynard J.-M. (1993). La jachère et ses fonctions agronomiques, économiques et environnementales. Diagnostic actuel. *Comptes-Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 79: 105-118.
- Seeber J., Seeber G.U.H., Kossler W., Langel R., Scheu S., Meyer E. (2005). Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing. *Pedobiologia* 49(3): 221-228.
- Seghers D., Top E.M., Reheul D., Bulcke R., Boeckx P., Verstraete W., Siciliano S.D. (2003). Long-term effects of mineral versus organic fertilizers on activity and structure of the methanotrophic community in agricultural soils. *Environmental Microbiology* 5(10): 867-877.
- Seghers D., Verthe K., Reheul D., Bulcke R., Siciliano S.D., Verstraete W., Top E.M. (2003). Effect of long-term herbicide applications on the bacterial community structure and function in an agricultural soil. *Fems Microbiology Ecology* 46(2): 139-146.
- Selinger-Looten R., Muller S. (2001). Restauration d'un couvert prairial sur ancienne culture de maïs : Impact de la fauche et rôle de la banque de graines du sol. *Revue d'Ecologie* 56(1): 3-19.
- Senapati B.K., Lavelle P., Giri S., Pashanasi B., Alegre J., Decaëns T., Jiménez J.J., Albrecht A., Blanchart E., Mahieux M., Rousseaux L., Thomas R.J., Panigrahi P.K., Venkatachalam M. (1999). Soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. In *Earthworm management in tropical agroecosystems*, (Lavelle P. et al., eds.), CAB International, Oxford: 199-237.
- Sepp K., Ivask M., Kaasik A., Mikk M., Peepson A. (2005). Soil biota indicators for monitoring the Estonian agri-environmental programme. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 264-273.
- Serra-Cobo J., López-Roig M., Marqués-Bonet T., Lahuerta E. (2000). Rivers as possible landmarks in the orientation flight of *Miniopterus schreibersii*. *Acta Theriologica* 45(3): 347-352.
- Sessitsch A., Howieson J.G., Perret X., Antoun H., Martinez-Romero E. (2002). Advances in Rhizobium research. *Critical Reviews in Plant Sciences* 21(4): 323-378.
- Setälä H., McLean M.A. (2004). Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139(1): 98-107.
- Shelton M.D., Edwards C.R. (1983). Effects of weeds on the diversity and abundance of insects in soybeans. *Environmental Entomology* 12: 296-298.
- Shi S.J., Bending G.D. (2007). Changes to the structure of *Sphingomonas* spp. communities associated with biodegradation of the herbicide isoproturon in soil. *Fems Microbiology Letters* 269(1): 110-116.
- Shipley B., Vile D., Garnier E. (2006). From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812-814.
- Shirai Y. (2006). Laboratory evaluation of effects of transgenic Bt corn pollen on two non-target herbivorous beetles, *Epilachna vigintioctopunctata* (Coccinellidae) and *Galerucella vittaticollis* (Chrysomelidae). *Applied Entomology and Zoology* 41(4): 607-611.
- Shiskoff N., Bruckart W.L. (1993). Evaluation of infection of target and non-target hosts by isolates of the potential biocontrol agent *Puccinia jaceae* that infect *Centaurea* spp. *Phytopathology* 83: 894-898.
- Shrewsbury P.M., Raupp M.J. (2006). Do top-down or bottom-up forces determine *Stephanitis pyrioides* abundance in urban landscapes? *Ecological Applications* 16(1): 262-272.
- Shuster W.D., Edwards C.A. (2003). Interactions between tillage and earthworms in Agroecosystems. In *Soil tillage in Agroecosystems*, (El-Titi A., ed.), Press, CRC, London: 229-260.
- Siepel H. (1996). Biodiversity of soil microarthropods: the filtering of species. *Biodiversity and Conservation* 5(2): 251-260.
- Sih A., Kerby J., Bell A., Relyea R. (2004). Response to Schmidt. Pesticides, mortality and population growth rate. *Trends in Ecology & Evolution* 19(9): 460-461.
- Silvertown J., Poulton P., Johnston E., Edwards G., Heard M., Biss P.M. (2006). The Park Grass Experiment 1856-2006: its contribution to ecology. *Journal of Ecology* 94: 801-814.
- Simberloff D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83(3): 247-257.
- Simberloff D., Stiling P. (1996). Risks of species introduced for biological control. *Biological Conservation* 78: 185-192.
- Simon S., Defrance H., Sauphanor B. (2007). Effect of codling moth management on orchard arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 122(3): 340-348.
- Simon S., Sauphanor B., Lauri P.E. (2007). Control of fruit tree pests through manipulation of tree architecture. *Pest Technology* 1(1): 33-37.

- Sims S.R., Holden L.R. (1996). Insect bioassay for determining soil degradation of *Bacillus thuringiensis* subsp *kurstaki* CryIA(b) protein in corn tissue. *Environmental Entomology* 25(3): 659-664.
- Sims S.R., Martin J.W. (1997). Effect of the *Bacillus thuringiensis* insecticidal proteins CryIA(b), CryIA(c), CryIIA, and CryIIIA on *Folsomia candida* and *Xenylla grisea* (Insecta: Collembola). *Pedobiologia* 41(5): 412-416.
- Six J., Elliot E.T., Paustian K. (2000). Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 2099-2103.
- Six J., Frey S.D., Thiet R.K., Batten K.M. (2006). Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 70(2): 555-569.
- Slotow R., Hamer M. (2000). Biodiversity research in South Africa: comments on current trends and methods. *South African Journal of Science* 96(5): 222-224.
- Smart S.M., Bunce R.G.H., Firbank L.G., Coward P. (2002). Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscapes in Britain? *Agriculture Ecosystems & Environment* 91(1-3): 73-87.
- Smart S.M., Marrs R.H., Le Duc M.G., Thompson K., Bunce R.G.H., Firbank L.G., Rossall M.J. (2006). Spatial relationships between intensive land cover and residual plant species diversity in temperate farmed landscapes. *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1128-1137.
- Smith L.M., Haukos D.A. (2002). Floral diversity in relation to playa wetland area and watershed disturbance. *Conservation Biology* 16(4): 964-974.
- Smith R.S., Shiel R.S., Bardgett R.D., Millward D., Corkhill P., Evans P., Quirk H., Hobbs P.J., Kometa S.T. (2008). Long-term change in vegetation and soil microbial communities during the phased restoration of traditional meadow grassland. *Journal of Applied Ecology* 45: 670-679.
- Smith R.S., Shiel R.S., Bardgett R.D., Millward D., Corkhill P., Rolph G., Hobbs P.J., Peacock S. (2003). Soil microbial community, fertility, vegetation and diversity as targets in the restoration management of a meadow grassland. *Journal of Applied Ecology* 40(1): 51-64.
- Snyder W.E., Clevenger G.M., Eigenbrode S.D. (2004). Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia* 140(4): 559-565.
- Soberon J., Rodriguez P., Vazquez-Dominguez E. (2000). Implications of the hierarchical structure of biodiversity for the development of ecological indicators of sustainable use. *Ambio* 29(3): 136-142.
- Sosnoskie L., M, Herms, N.P, Cardina, J. (2006). Weed seedbank community composition in a 35-yr-old tillage and rotation experiment. *Weed Science* 54: 263-273.
- Southwood T.R.E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.
- Spahillari M., Hammer K., Gladis T., Diederichsen A. (1999). Weeds as part of agrobiodiversity. *Outlook on Agriculture* 28(4): 227-232.
- Spurgeon D.J., Weeks J.M., Van Gestel C.A.M. (2004). A summary of eleven years progress in earthworm ecotoxicology. *Pedobiologia* 47(5-6): 588-606.
- Stanley-Horn D.E., Dively G.P., Hellmich R.L., Mattila H.R., Sears M.K., Rose R., Jesse L.C.H., Losey J.E., Obrycki J.J., Lewis L. (2001). Assessing the impact of Cry1Ab-expressing corn pollen on monarch butterfly larvae in field studies, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 98: 11931±11936.
- Stark J.D., Banks J.E., Acheampong S. (2004). Estimating susceptibility of biological control agents to pesticides: influence of life history strategies and population structure. *Biological Control* 29(3): 392-398.
- Steffey K.L., Venditti M., Barrido B.R., Felsot A.S. (2004). Effect of *Bacillus thuringiensis* corn on natural enemies of the European corn borer. In *Agricultural Biotechnology: Challenges and Prospects*, Acs Symposium Series, 866, AMER CHEMICAL SOC, Washington: 139-150.
- Steinbauer M.J., Short M.W., Schmidt S. (2006). The influence of architectural and vegetational complexity in eucalypt plantations on communities of native wasp parasitoids: towards silviculture for sustainable pest management. *Forest Ecology and Management* 233(1): 153-164.
- Steinberg C., Edel-Hermann V., Alabouvette C., Lemanceau P. (2007). Soil suppressiveness to plant diseases. In *Modern Soil Microbiology*, (van Elsas J.D. et al., eds.), CRC Press: 455-478.
- Steinmann H.H., Gerowitt B. (1993). Mechanical control of *Galium aparine* in winter wheat. , IV. IFOAM-conference "Non-chemical Weed Control", Dijon (France), Thomas J.-M., ed., IFOAM: 257-261.
- Stotzky G. (2004). Persistence and biological activity in soil of the insecticidal proteins from *Bacillus thuringiensis*, especially from transgenic plants. *Plant and Soil* 266(1-2): 77-89.
- Strijker D. (2005). Marginal land in Europe, causes of decline. *Basic and applied ecology* 6: 99-106.
- Stromberg K.D., Kinkel L.L., Leonard K.J. (2004). Quantifying the effect of bacterial antagonists on the relationship between phyllosphere population sizes of *Xanthomonas translucens* pv. *translucens* and subsequent bacterial leaf streak severity on wheat seedlings. *Biological Control* 29(1): 58-65.
- Strong D.R. (1997). Fear no weevil? Perspectives. *Science* 277: 1058-1059.
- Sturz A.V., Christie B.R. (2003). Beneficial microbial allelopathies in the root zone: the management of soil quality and plant disease with rhizobacteria. *Soil & Tillage Research* 72(2): 107-123.
- Sturz A.V., Ryan D.A.J., Coffin A.D., Matheson B.G., Arsenault W.J., Kimpinski J., Christie B.R. (2004). Stimulating disease suppression in soils: sulphate fertilizers can increase biodiversity and antibiosis ability of root zone bacteria against *Streptomyces scabies*. *Soil Biology & Biochemistry* 36(2): 343-352.
- Suckling D.M., Walker J.T.S., Wearing C.H. (1999). Ecological impact of three pest management systems in New Zealand apple orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73(2): 129-140.
- Sullivan T.P., Sullivan D.S. (2006). Plant and small mammal diversity in orchard versus non-crop habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116(3-4): 235-243.
- Suominen O., Danell K. (2006). Effects of large herbivores on other fauna. In *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Danell K. et al., eds.), Cambridge University Press: 383-412.

- Svendsen T.S., Baker G.H. (2002). Survival and growth of *Aporrectodea longa* (Lumbricidae) fed on sheep and cow dung with and without moxidectin residues. *Australian Journal of Agricultural Research* 53(4): 447-451.
- Svendsen T.S., Gronvold J., Holter P., Sommer C. (2003). Field effects of ivermectin and fenbendazole on earthworm populations and the disappearance of dung pats from bolus-treated cattle. *Applied Soil Ecology* 24(3): 207-218.
- Svendsen T.S., Sommer C., Holter P., Gronvold J. (2002). Survival and growth of *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae) fed on dung from cattle given sustained-release boluses of ivermectin or fenbendazole. *European Journal of Soil Biology* 38(3-4): 319-322.
- Swanton C.J., Booth B.D., Chandler K., Clements D.R., Shrestha A. (2006). Management in a modified no-tillage corn-soybean-wheat rotation influences weed population and community dynamics. *Weed Science* 54(1): 47-58.
- Swengel A.B. (2001). A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodiversity and Conservation* 10(7): 1141-1169.
- Swift M.J., Heal O.W., J.M. A. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems, Studies in Ecology, Vol. 5. , Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K., 384 p.
- Swift M.J., Izac A.M.N., van Noordwijk M. (2004). Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104(1): 113-134.
- Tallowin J.R.B. (1996). Effects of inorganic fertilizers on flower-rich hay meadows: a review using a case study on the Somerset Levels, UK. *Grasslands and Forage Abstracts* 66(4): 147-152.
- Tallowin J.R.B., Kirkham F.W., Wilkins R.J., Smith R.E.N., Thomas G.H., Mountford O., Lakhani K.H. (1994). The effects of inorganic fertilizers in flower-rich hay meadows on the Somerset Levels, MAFF/DoE/English Nature Tadham Moor Project 1986-93, Institute of Grassland and Environmental Research, North Wyke, Devon.
- Tallowin J.R.B., Rook A.J., Rutter S.M. (2005). Impact of grazing management on biodiversity of grasslands. *Animal Science* 81: 193-198.
- Tallowin J.R.B., Smith R.E.N., Goodyear J., Vickery J.A. (2005). Spatial and structural uniformity of lowland agricultural grassland in England: a context for low biodiversity. *Grass & Forage Science* 60(3): 225-236.
- Tarmi S., Tuuri H., Helenius J. (2002). Plant communities of field boundaries in Finnish farmland. *Agricultural and Food Science in Finland* 11: 121-135.
- Tatoni T., Magnin F., Bonin G., Vaudour J. (1994). Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I - Vegetation and soil. *Acta Oecologica* 15: 431-447.
- ten Berge H.F.M., Burgers S.L.G.E., Schröder E.J., Hofstad E.J. (2002). 'Partial balance'-regression models for N_{min} . In A review of potential indicators for nitrate loss from cropping and farming systems in the Netherlands, (ten Berge H.F.M., ed.), Plant Research International B.V., Wageningen 25-60.
- 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 Soil Science* 5: 361-374.
- Tew T.E., Macdonald D.W., Rands M.R.W. (1992). Herbicide Application Affects Microhabitat Use by Arable Wood Mice (*Apodemus Sylvaticus*). *Journal of Applied Ecology* 29(2): 532-539.
- Thies C., Roschewitz I., Tschamtkke T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272(1559): 203-210.
- Thirumurthi S. (1995). Insecticidal effects on predator populations in tobacco fields. *Insect Environment* 1(2): 10-11.
- Thomas J.A. (2005). Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360(1454): 339-357.
- Thomas M.B., Wratten S.D., Sotherton N.W. (1992). Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *Journal of Applied Ecology* 29(2): 524-531.
- Thompson I.P., Bailey M.J., Fenlon J.S., Fernor T.R., Lilley A.K., Lynch J.M., McCormack P.J., McQuilken M.P., Purdy K.J., Rainey P.B., Whipps J.M. (1993). Quantitative and qualitative seasonal changes in the microbial community from the phyllosphere of sugar beet (*Beta vulgaris*). *Plant and Soil* 150: 177-191.
- Thomson J.R., Fleishman E., Mac Nally R., Dobkin D.S. (2007). Comparison of predictor sets for species richness and the number of rare species of butterflies and birds. *Journal of Biogeography* 34(1): 90-101.
- Thomson L.J., Hoffmann A.A. (2006). Field validation of laboratory-derived IOBC toxicity ratings for natural enemies in commercial vineyards. *Biological Control* 39(3): 507-515.
- Tichit M., Doyen L., Lemel J.Y., Renault O., Durant D. (2007). A co-viability model of grazing and bird community management in farmland. *Ecological Modelling* 206(3-4): 277-293.
- Tichit M., Durant D., Kernéis E. (2005). The role of grazing in creating suitable sward structures for breeding waders in agricultural landscapes. *Livestock Production Science* 96(1): 119-128.
- Tichit M., Renault O., Potter T. (2005). Grazing regime as a tool to assess positive side effects of livestock farming systems on wading birds. *Livestock Production Science* 96(1): 109-117.
- Tietjen W.J., Cady A.B. (2007). Sublethal exposure to a neurotoxic pesticide affects activity rhythms and patterns of four spider species. *Journal of Arachnology* 35(2): 396-406.
- Tilman D. (1990). Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- 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.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845. *Science* 294(5543): 843-845.
- Timms-Wilson T.M., Kilshaw K., Bailey M.J. (2004). Risk assessment for engineered bacteria used in biocontrol of fungal disease in agricultural crops. *Plant and Soil* 266(1-2): 57-67.
- Tobor-Kaplon M.A., Bloem J., Romkens P., de Ruiter P.C. (2005). Functional stability of microbial communities in contaminated soils. *Oikos* 111(1): 119-129.
- Tonhasca A. (1993). Effects of agroecosystem diversification on natural enemies of soybean herbivores. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 69(1): 83-90.

- Torres J.B., Ruberson J.R. (2007). Abundance and diversity of ground-dwelling arthropods of pest management importance in commercial Bt and non-Bt cotton fields. *Annals of Applied Biology* 150(1): 27-39.
- Tratalos J., Fuller R.A., Evans K.L., Davies R.G., Newson S.E., Greenwood J.J.D., Gaston K.J. (2007). Bird densities are associated with household densities. *Global Change Biology* 13(8): 1685-1695.
- Triplet P., Durant J., Bacquet S. (1997). Reproduction du vanneau huppé *Vanellus vanellus* et pratiques agricoles : caractéristiques des sites utilisés en plaine maritime picarde. *Alauda* 65: 121-130.
- Tscharntke T., Brandl R. (2004). Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49(1): 405-430.
- Tscharntke T., Greiler H.J. (1995). Insect Communities, Grasses, and Grasslands. *Annual Review of Entomology* 40: 535-558.
- Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter I., Thies C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* 8(8): 857-874.
- Tscharntke T., Rand T.A., Bianchi F. (2005). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42(4): 421-432.
- Tscharntke T., Steffan Dewenter I., Kruess A., Thies C. (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 12(2): 354-363.
- Tucker G.M. (1997). Priorities for bird conservation in Europe : the importance of farmed landscape. In *Farming and birds in Europe : The Common Agricultural Policy and its implications for birds conservation.*, (Pain D., Pienkowski M.W., eds.), Academic Press, San Diego, CA: 79-116.
- Tuovinen T. (1992). Predatory mites in Finnish apple orchards. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27(1-4): 609-613.
- Turner M.G. (2005). Landscape ecology in North America: Past, present, and future. *Ecology* 86(8): 1967-1974.
- Tuttle M.D. (1976). Population Ecology of the Gray Bat (*Myotis grisescens*): Factors Influencing Growth and Survival of Newly Volant Young. *Ecology* 57(3): 587-595.
- Unal G., Jepson P.C. (1991). The toxicity of aphicide residues to beneficial invertebrates in cereal crops. *Annals of Applied Biology* 118(3): 493-502.
- UNEP (2003). Monitoring and indicators : designing national-level monitoring programmes and indicators, Conventional Biological Diversity, UNEP/CBD/SBSTTA/9/10: 45 p. <http://www.cbd.int/2010-target/documents.shtml>
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M. (2000). In search of biological indicators for soil health and disease suppression. *Applied Soil Ecology* 15(1): 13-24.
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M., van Diepeningen A.D., de Vos O.J., Blok W.J. (2006). Relation between soil health, wave-like fluctuations in microbial populations, and soil-borne plant disease management. *European Journal of Plant Pathology* 115(1): 105-122.
- van Buskirk J., Willi Y. (2004). Enhancement of farmland biodiversity within set-aside land. *Conservation Biology* 18(4): 987-994.
- van Buskirk J., Willi Y. (2005). Meta-analysis of farmland biodiversity within set-aside land: reply to Kleijn and Baldi. *Conservation Biology* 19(3): 967-968
- van der Heijden M.G.A., Scheublin T.R., Brader A. (2004). Taxonomic and functional diversity in arbuscular mycorrhizal fungi - is there any relationship? *New Phytologist* 164(2): 201-204.
- van der Putten W.H., Mortimer S.R., Hedlund K., Van Dijk C., Brown V.K., Leps J., Rodriguez-Barrueco C., Roy J., FDiaz Len T.A., Gormsen D., Korthals G.W., Lavorel S., Santa Regina I., Smilauer P. (2000). Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia* 124(1): 91-99.
- van der Werf H.M.G., Petit J. (2002). Evaluation of the environmental impact of agriculture at the farm level: a comparison and analysis of 12 indicator-based methods. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93(1-3): 131-145.
- van Elsas J.D., Costa R. (2007). Molecular assessment of soil microbial communities with potential for plant disease suppression. In *Biotechnology and plant disease management*, (Punja Z.K. et al., eds.), CAB International, Wallingford UK: 498-517.
- van Elsas J.D., Duarte G.F., Rosado A.S., Smalla K. (1998). Microbiological and molecular biological methods for monitoring microbial inoculants and their effects in the soil environment. *Journal of Microbiological Methods* 32(2): 133-154.
- van Elsas J.D., Garbeva P., Salles J. (2002). Effects of agronomical measures on the microbial diversity of soils as related to the suppression of soil-borne plant pathogens. *Biodegradation* 13(1): 29-40.
- van Elsen T. (2000). Species diversity as a task for organic agriculture in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 77(1/2): 101-109.
- Van Lenteren J.C. (1993). Parasites and predators play a paramount role in insect pest management. In *Pest Management: Biologically Based Technologies* (Lumsden R.D., Vaughn J.L., eds.), Beltsville Agricultural Research Center, Beltsville, Maryland: 68-81.
- van Loon L.C., Rep M., Pieterse C.M.J. (2006). Significance of Inducible Defense-related Proteins in Infected Plants. *Annual Review of Phytopathology* 44(1): 135-162.
- Van Wieren S.E. (1998). Effects of large herbivores upon the animal community. In *Grazing and conservation management*, (Wallis De Vries M.F. et al., eds.), Kluwer Academic Publisher, Dordrecht: 185-214.
- Vellend M. (2005). Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *American Naturalist* 166(2): 199-215.
- Vellend M., Geber M.A. (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8: 767-781.
- Verboom B., Huitema H. (1997). The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology* 12(2): 117-125.
- Verboom B., Spoelstra K. (1999). Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Canadian Journal of Zoology* 77(9): 1393-1401.
- Vercesi M.L., Krogh P.H., Holmstrup M. (2006). Can *Bacillus thuringiensis* (Bt) corn residues and Bt-corn plants affect life-history traits in the earthworm *Aporrectodea caliginosa*? *Applied Soil Ecology* 32(2): 180-187.
- Verheyden H. (2005). Relation du Cerf et du milieu en Pyrénées Centrales. Rapport final, INRA-CEFS - FDC 31 - ONCFS-CNRA Faune de Montagne - CRPF, Toulouse.
- Verma M., Brar S.K., Tyagi R.D., Surampalli R.Y., Valero J.R. (2007). Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp.: Panoply of biological control. *Biochemical Engineering Journal* 37(1): 1-20.

- Vesk P.A., Leishman M.R., Westoby M. (2004). Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *Journal of Applied Ecology* 41(1): 22-31.
- Vessey J.K., Pawlowski K., Bergman B. (2005). Root-based N₂-fixing symbioses: Legumes, actinorhizal plants, *Parasponia* sp and cycads. *Plant and Soil* 274(1-2): 51-78.
- Vickery J.A., Tallwin J.R., Feber R.E., Asteraki E.J., Atkinson P.W., Fuller R.J., Brown V.K. (2001). The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38(3): 647-664.
- Viebahn M., Glandorf D.C.M., Ouwens T.W.M., Smit E., Leeflang P., Wernars K., Thomashow L.S., van Loon L.C., Bakker P. (2003). Repeated introduction of genetically modified *Pseudomonas putida* WCS358r without intensified effects on the indigenous microflora of field-grown wheat. *Applied and Environmental Microbiology* 69(6): 3110-3118.
- Vigl J., Boscheri S., Mantinger H. (1985). Effect of various insecticides and acaricides on predatory mites. *Obstbau Weinbau* 22(4): 108-112.
- Vile D., Shipley B., Garnier E. (2006). Ecosystem productivity relates to species' potential relative growth rate: a field test and a conceptual framework. *Ecology Letters* 9: 1061-1067.
- Vielle 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.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L., Rejmanek M., Westbrooks R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- Vlasenko N.G., Shtundyuk D.A. (1994). The effect of pesticides on the community of carabids in spring rape fields. *Agrokhimiya*(2): 89-94.
- Vogt H. (1992). Acaricide tests in apple orchards with special regard to their effects on beneficials and on the apple rust mite. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27(1-4): 659-667.
- Vogt H., Weigel A., Wyss E. (1998). Aspects of indirect plant protection strategies in orchards: are flowering strips an adequate measure to control apple aphids?, 6. *European Congress of Entomology*, České Budejovice, Rép. Tchèque, August 23-29 1998, Brunnhofer V., Soldan T., eds., Institute of Entomology, Academy of the Czech republic and University of South Bohemia: 625-626.
- Volkl W., Stechmann D.H. (1998). Parasitism of the black bean aphid (*Aphis fabae*) by *Lysiphlebus fabarum* (Hym., Aphidiidae): the influence of host plant and habitat. *Journal of Applied Entomology* 122(5): 201-206.
- Volkmar C., Kreuter T. (2006). Biodiversity of spiders (Araneae) and carabid beetles (Carabidae) on fields in Saxony. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 15: 97-102.
- Volkmar C., Lubke-Al Hussein M., Jany D., Hunold I., Richter L., Kreuter T., Wetzel T. (2003). Ecological studies on epigeous arthropod populations of transgenic sugar beet at Friemar (Thuringia, Germany). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 95(1): 37-47.
- von Tiedemann A. (2002). The suppressiveness potential of plants - An approach for "increasing the richness of the soil". *Berichte Über Landwirtschaft*: 57-66.
- Wagner H.H., Wildi O., Ewald K.C. (2000). Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15: 219-227.
- Waldhardt R. (2003). Biodiversity and landscape - summary, conclusions and perspectives. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1/3): 305-309.
- Walker K.J., Stevens P.A., Stevens D.P., Mountford J.O., Manchester S.J., Pywell R.F. (2004). The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological Conservation* 119(1): 1-19.
- Walker S., Wilson J.B., Lee W.G. (2005). Does fluctuating resource availability increase invasibility? Evidence from field experiments in New Zealand short tussock grassland. *Biological Invasions* 7(2): 195-211.
- Wall D.H., Adams G.A., Parsons A.N. (2001). Soil Biodiversity. In *Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st Century*, (Chapin F.S. et al., eds.), Springer Verlag, New York: 47-82.
- Wall D.H., Moore J.C. (1999). Interactions underground - Soil biodiversity, mutualism, and ecosystem processes. *BioScience* 49(2): 109-117.
- Wallis de Vries M.F. (1998). Large herbivores as key factors for nature conservation. In *Grazing and conservation management*, (Wallis de Vries M.F. et al., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 1-20.
- Wallis de Vries M.F., Raemakers I. (2001). Does extensive grazing benefit butterflies in coastal dunes? *Restoration Ecology* 9(2): 179-188.
- Walsh A.L., Harris S. (1996). Foraging habitat preferences of vespertilionid bats in Britain. *Journal of Applied Ecology* 33(3): 508-518.
- Wamelink G.W.W., de Jong J.J., van Dobben H.F., van Wijk M.N. (2005). Additional costs of nature management caused by deposition. *Ecological Economics* 52(4): 437-451.
- Wang B., Qiu Y.L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16(5): 299-363.
- Wang Q.S., Shen D.A., Ma Z.Q. (1993). Effects of different pesticides on populations of main pest insects and natural enemies at the seedling stage in soyabean fields. *Entomological Knowledge* 30(6): 333-335.
- Wardhaugh K.G., Mahon R.J. (1991). Avermectin residues in sheep and cattle dung and their effects on dung-beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) colonization and dung burial. *Bulletin of Entomological Research* 81(3): 333-339.
- Wardhaugh K.G., Ridsdill-Smith T.J. (1998). Antiparasitic drugs, the livestock industry and dung beetles - cause for concern? *Australian Veterinary Journal* 76(4): 259-261.
- Wardle D.A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9(7): 870-886.
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N., Setälä H., Van der Putten W.H., Wall D.H. (2004). Ecological linkage between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1634-1637.
- Warren J., Paul A.G. (2006). A comparison of invertebrate populations and their relationship with rates of faecal decomposition in organic and conventionally managed pastures. *Biological Agriculture & Horticulture* 24(1): 61-71.
- Wartelle R. (2002). Impact de la Jachère Environnement Faune Sauvage sur la biodiversité : le volet arthropodes. *Faune Sauvage* 256: 74-77.
- Warwick S., I, Légère A., Simard M.J., James T. (2007). Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population. *Molecular Ecology* 17(5): 1387-1395.
- Watson A.K., Wymore L.A. (1992). L'approche classique dans la lutte biologique dirigée contre les mauvaises herbes. TEC & DOC ed. In *La lutte biologique*, (Morin G., ed.), 17, Lavoisier: 343-360.

- Way M.J., Cammell M.E. (1981). Effects of weeds and weed control on invertebrate pest ecology. *In Proc. Univ. York and Br. Ecol. Soc. and Feder. Br. Plant Pathol.*, Pitman, London: 443-458.
- Weber D., Hintermann U., Zangger A. (2004). Scale and trends in species richness: considerations for monitoring biological diversity for political purposes. *Global Ecology and Biogeography* 13(2): 97-104.
- Weibull A.C., Östman O. (2003). Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4(4): 349-361.
- Weibull A.-C., Bengtsson J., Nohlgren E. (2000). Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23(6): 743-750.
- Weibull A.-C., Östman O., Granqvist Å. (2003). Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* 12(7): 1335-1355.
- Weiher E., Keddy P. (1999). Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats, Cambridge University Press, Cambridge, 418 p.
- Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B.M., Thomashow L.S. (2002). Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 40: 309-348.
- Wellstein C., Otte A., Waldhardt R. (2007). Impact of site and management on the diversity of central European mesic grassland *Agriculture, Ecosystems & Environment* 122(2): 203-210
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Whalen J.K., Hamel C. (2004). Effects of key soil organisms on nutrients dynamics in temperate agroecosystems. *Journal of Crop Improvement* 11(1/2): 175-207
- Whalen J.K., Parmelee R.W., Edwards C.A. (1998). Population dynamics of earthworm communities in corn agroecosystems receiving organic or inorganic fertilizer amendments. *Biology and Fertility of Soils* 27(4): 400-407.
- Whalon M.E., Croft B.A. (1986). Immigration and Colonization of Portable Apple-Trees by Arthropod Pests and Their Natural Enemies. *Crop Protection* 5(6): 376-384.
- Wheatley G.A., Hardman J.A. (1964). Insecticides and chlorinated hydrocarbons and organic phosphorus compounds and residues in soil and water, carrots and earthworms. *Rept. Natl. Veg. Res. Sta.* A5: 63-65.
- Wheeler B.D., Shaw S.C. (1991). Above-ground crop mass and species richness of the principal types of herbaceous rich-fen vegetation of lowland England and Wales. *Journal of Ecology* 79(2): 285-301.
- White T.A., Barker D.J., Kenneth J.M. (2004). Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101(1): 73-84.
- Whittaker R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Willems J.H., van Nieuwstadt M.G.L. (1996). Long-term after effects of fertilization on above-ground phytomass and species diversity in calcareous grassland. *Journal of Vegetation Science* 7(2): 177-184.
- Williams B.L., Grayston S.J., Reid E.J. (2000). Influence of synthetic sheep urine on the microbial biomass, activity and community structure in two pastures in the Scottish uplands. *Plant and Soil* 225(1-2): 175-185.
- Willis K.J., Whittaker R.J. (2002). Species diversity - Scale matters. *Science* 295: 1245-1246.
- Wilson E.O. (1992). The Diversity of Life, Harvard University Press, Harvard, 432 p.
- Wilson S.D., Shay J.M. (1990). Competition, fire, and nutrients in a mixed-grass prairie. *Ecology* 71(5): 1959-1967.
- Winstone L., Iles D.R., Kendall D.A. (1996). Effects of rotation and cultivation on polyphagous predators in conventional and integrated farming systems. *Aspects of Applied Biology* 47: 111-118.
- With K.A., Pavuk D.M., Worchuck J.L., Oates R.K., Fisher J.L. (2002). Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* 12(1): 52-65.
- Witsack W., Engler I., Schneider K., Schnitter P.H. (1997). Development of zoocenotic structures in nine-year-old agricultural and pastoral fallows. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 11(1/6): 95-98.
- Wolfe M.S. (1985). The Current Status and Prospects of Multiline Cultivars and Variety Mixtures for Disease Resistance. *Annual Review of Phytopathology* 23: 251-273.
- Wolfe M.S. (2000). Crop strength through diversity. *Nature* 406(6797): 681-682.
- Wolsing M., Prieme A. (2004). Observation of high seasonal variation in community structure of denitrifying bacteria in arable soil receiving artificial fertilizer and cattle manure by determining T-RFLP of nir gene fragments. *FEMS Microbiology Ecology* 48(2): 261-271.
- Wolters V. (2001). Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology* 37(4): 221-227.
- Wolters V., Ekschmitt K. (1997). Gasteropods, isopods, diplopods and chilopods: neglected groups of the decomposer food web. *In Fauna in soil ecosystems: recycling, processes, nutrient fluxes and agricultural production*, (Benckiser G., ed.), Marcel Dekker, NewYork - Base - Hong Kong: 265-306.
- Woodcock B.A., Pywell R.F., Roy D.B., Rose R.J., Bell D. (2005). Grazing management of calcareous grasslands and its implications for the conservation of beetle communities. *Biological Conservation* 125(2): 193-202.
- Woodhouse S.P., Good J.E.G., Lovett A.A., Fuller R.J., Dolman P.M. (2005). Effects of land-use and agricultural management on birds of marginal farmland: a case study in the Llyn peninsula, Wales. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107(4): 331-340.
- Woodward F.I., Diament A.D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5: 202-212.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin F.S.I., 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 Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E., Villar R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Wyss E. (1995). The effects of weed strips on aphids and aphidophagous predators in an apple orchard. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75(1): 43-49.
- Yamazaki K., Sugiura S., Kawamura K. (2003). Ground beetles (Coleoptera : Carabidae) and other insect predators overwintering in arable and fallow fields in central Japan. *Applied Entomology and Zoology* 38(4): 449-459.

- Yardim E.N., Edwards C.A. (1998). The influence of chemical management of pests, diseases and weeds on pest and predatory arthropods associated with tomatoes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 70(1): 31-48.
- Yeates G.W., Bongers T. (1999). Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 113-135.
- Yeates G.W., Skipp R.A., Gray R.A.J., Chen L.Y., Waghorn T.S. (2007). Impact on soil fauna of sheep faeces containing a range of parasite control agents. *Applied Soil Ecology* 35(2): 380-389.
- Zablotowicz R.M., Krutz L.J., Reddy K.N., Weaver M.A., Koger C.H., Locke M.A. (2007). Rapid development of enhanced atrazine degradation in a dundee silt loam soil under continuous corn and in rotation with cotton. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55(3): 852-859.
- Zangerl A.R., McKenna D., Wraight C.L., Carroll M., Ficarello P., Warner R., Berenbaum M.R. (2001). Effects of exposure to event 176 *Bacillus thuringiensis* corn pollen on monarch and black swallowtail caterpillars under field conditions, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 98: 11908-11912.
- Zechmeister H.G., Schmitzberger I., Peterseil J., Wrabka T. (2003). The influence of land-use practices and economics on plant species richness in meadows. *Biological Conservation* 114(2): 165-177.
- Zhang N.X., Deng X., Chen J.F. (1986). Introduction and application of *Typhlodromus occidentalis* Nesbitt. *Plant Protection* 12(2): 17-18.
- Zhang Q.C., Wang G.H., Yao H.Y. (2007). Phospholipid fatty acid patterns of microbial communities in paddy soil under different fertilizer treatments. *Journal of Environmental Sciences-China* 19(1): 55-59.
- Zielezny Y., Groeneweg J., Vereecken H., Tappe W. (2006). Impact of sulfadiazine and chlorotetracycline on soil bacterial community structure and respiratory activity. *Soil Biology & Biochemistry* 38(8): 2372-2380.
- Zobel M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266-269.
- Zoebelein G. (1988). Long-term field studies about pesticide effects on ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomologia Generalis* 13(3-4): 175-187.
- Zwahlen C., Hilbeck A., Howald R., Nentwig W. (2003). Effects of transgenic Bt corn litter on the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Molecular Ecology* 12(4): 1077-1086.

Chapitre 2.

Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes

Coordinateurs :

Sandra Lavorel
Jean-Pierre Sarthou

Autres auteurs :

Gabriel Carré
Bruno Chauvel
Jérôme Cortet
Isabelle Dajoz
Christian Dupraz
Anne Farruggia et coll.
Sébastien Lavergne
Fabien Liagre
Jean-Pierre Lumaret
Fabien Quétier
Jean Roger-Estrade
Bernhard Schmid
Sylvaine Simon et coll.
Christian Steinberg
Muriel Tichit
Bernard Vaissière
Diederik van Tuinen
Cécile Villenave

Sommaire

2.1. Introduction	4
2.1.1. Rappel des définitions et cadrage	4
2.1.2. Schéma conceptuel	4
2.1.2.1. Distinction entre services intrants et produits par les agroécosystèmes	4
2.1.2.2. Services et dommages produits par la biodiversité des agroécosystèmes	5
2.1.2.3. Principaux mécanismes liant la diversité aux services des écosystèmes	5
2.1.3. Articulation entre services des écosystèmes, fonctions écologiques et groupes d'organismes	6
2.1.4. Quantification du fonds bibliographique utilisé	7
2.2. Effets de la diversité par service	12
2.2.1. Services intrants de l'agriculture	12
2.2.1.1. Stabilité structurale du sol : contrôle de l'érosion, résistance à la compaction	12
2.2.1.2. Régulation du cycle de l'eau : disponibilité à l'échelle de la parcelle et du paysage agricole	18
2.2.1.3. Fertilité des sols	21
2.2.1.4. Régulation du climat local	41
2.2.1.5. Pollinisation	44
2.2.1.6. Contrôle biologique des bioagresseurs	47
2.2.1.7. Contrôle des invasions biologiques	62
2.2.1.8. Résistance aux maladies et parasites des animaux domestiques	67
2.2.2. Services produits contribuant au revenu agricole direct	71
2.2.2.1. Production végétale	71
2.2.2.2. Production animale	105
2.2.3. Services produits hors revenu agricole direct	118
2.2.3.1. Disponibilité en eau	118
2.2.3.2. Qualité des eaux	118
2.2.3.3. Régulation du climat global et régional	122
2.2.3.4. Mitigation des incendies	128
2.2.3.5. Santé des humains	129
2.2.3.6. Conservation de la biodiversité patrimoniale et ordinaire	135
2.2.3.7. Valeur esthétique et culturelle	139
2.2.4. Boucles de rétroaction	144
2.3. Synthèse par groupe d'organismes des services écologiques des agroécosystèmes	149
2.4. Mécanismes des services écologiques et implications pour la gestion des agroécosystèmes	155
2.4.1. Applicabilité des résultats issus d'études théoriques des effets de la biodiversité sur les fonctions écologiques	155
2.4.1.1. Les expérimentations en communautés assemblées sont-elles réalistes ?	155
2.4.1.2. Convergences et divergences entre les relations biodiversité-services pour des communautés assemblées expérimentalement et des situations agricoles	162
2.4.2. Mécanismes pertinents et conséquences pour la gestion des services via la biodiversité	165
2.4.2.1. Diversité végétale	166
2.4.2.2. Bioagresseurs	171
2.4.2.3. Pollinisateurs	190
2.4.2.4. Pédofaune	194
2.4.3. Modifications des relations biodiversité – fonctions / services des écosystèmes par la gestion et autres effets anthropiques	195
2.4.3.1. Effets de la fertilisation	195
2.4.3.2. Effets des perturbations de la végétation et du sol	197
2.4.3.3. Interactions avec la protection chimique des cultures	199
2.4.3.4. Effets de l'introduction d'espèces pour la gestion	203
2.4.3.5. Interactions avec les changements globaux	211

2.4.4. Biodiversité et multi-fonctionnalité.....	213
2.4.4.1. Relations entre biodiversité et fourniture de services multiples	213
2.4.4.2. Interactions et boucles de rétroaction entre diversité végétale, diversité des arthropodes et services de régulation biologique (pollinisation et contrôle biologique des ravageurs).....	215
2.5. Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes :	
Conclusions	217
2.5.1. Services intrants	217
2.5.2. Services de production contribuant au revenu agricole direct	218
2.5.2.1. Production végétale.....	218
2.5.2.2. Production animale.....	219
2.5.3. Services produits hors revenu agricole direct	220
2.5.4. Synthèse : Dix conclusions marquantes de l'analyse par service	221
2.5.5. Synthèse et perspectives pour la gestion des services des agroécosystèmes au travers de la biodiversité.....	223
2.5.5.1. Limites méthodologiques des études expérimentales	223
2.5.5.2. Effets attendus de la gestion sur les services écologiques via leurs effets sur la biodiversité	223
Annexes	232
Annexe 1. Méthodologie de recherche bibliographique : deux exemples.....	233
Annexe 2. Effets de la diversité par service – Conclusions de la section 2.2	238
Annexe 3. Mécanismes et leviers d'action sur les services écologiques par la gestion de la biodiversité dans les agroécosystèmes – Conclusions de la section 2.4.....	257
Références bibliographiques citées dans le chapitre 2.....	267

2.1. Introduction

2.1.1. Rappel des définitions et cadrage

Les principales définitions et concepts utilisés dans ce chapitre ont été présentés dans les chapitres précédents. Nous rappellerons que la notion d'agrobiodiversité recouvre la diversité associée à l'agriculture, en plus de la diversité directement manipulée par l'agriculture, ou diversité "planifiée" (Swift et al., 2004; Jackson et al., 2007). Le Chapitre 2 s'est donc intéressé tout particulièrement au rôle de cette diversité associée pour les services ou dommages écologiques, mais considère aussi la diversité planifiée dans le cas des végétaux.

Agrobiodiversity: the variety and variability of living organisms that contribute to food and agriculture in the broadest sense, and the knowledge associated with them. Agrobiodiversity may be considered to include the full biodiversity in agricultural landscape, which includes planned agrobiodiversity (chosen by the farmer – crops and livestock) and associated agrobiodiversity (all other biota colonizing and surviving according to the local management and environment).

Ce chapitre considérera l'ensemble des composantes de la biodiversité, y compris dans ses dimensions taxinomiques / génétiques, trophiques et spatiales (Noss, 1990; Diaz et al., 2006). Ces différentes composantes seront considérées pour différents niveaux d'organisation, en particulier génétique, spécifique et taxonomique supérieure. Une importance particulière sera accordée à la diversité fonctionnelle. Pour chacun des services et fonctions écologiques associées, les informations disponibles sur les effets des différentes composantes de la biodiversité ont été analysées : diversité quantitative (par exemple richesse spécifique, nombre de groupes fonctionnels), structure des communautés (équitabilité des abondances de différentes espèces...), traits fonctionnels (notamment ceux des espèces dominantes, variabilité des traits fonctionnels dans la communauté), complexité trophique, structure spatiale...

2.1.2. Schéma conceptuel

Le Chapitre 2 s'appuiera sur les schémas conceptuels de Zhang et al. (2007) (Figure 2.1-1), de Noss (1990) et de Díaz et al. (2006) pour articuler les services écosystémiques dans le cadre de l'agriculture. Il s'agit de mettre en avant deux éléments de structuration principaux.

2.1.2.1. Distinction entre services intrants et produits par les agroécosystèmes

La classification des services écologiques fournies par le Millennium Ecosystem Assessment (MA) a permis de formaliser les analyses autour de quatre grandes catégories de services : approvisionnement, régulation, culturels et support. Cette classification sert de référence et assure la comparabilité d'études individuelles, mais elle a aussi été critiquée récemment, notamment pour le flou des définitions des services de régulation et de support. Afin de rendre la classification plus opérationnelle, les services écologiques fournis par la biodiversité des agroécosystèmes peuvent également être séparés en trois grandes autres catégories :

- 1) les **services intrants**, qui contribuent à la fourniture de ressources et au maintien des supports physico-chimiques de la production agricole (maintien de la structure ou de la fertilité des sols, par exemple), que nous appellerons ici **services intrants de ressources**, et les services qui assurent la régulation des interactions biotiques positives ou négatives (pollinisation, contrôle des bioagresseurs, protection de la santé des animaux domestiques...), que nous appellerons **services intrants de régulation biotique** ;
- 2) les **services de production** contribuant au revenu agricole : il s'agit bien sûr essentiellement de la production végétale, en considérant le niveau mais aussi la stabilité temporelle et la qualité des produits, de la production animale incluant là aussi la qualité des produits ;

3) les **services produits hors revenu agricole direct**, qui incluent le contrôle de la qualité des eaux, la séquestration du carbone ou la valeur esthétique des paysages notamment.

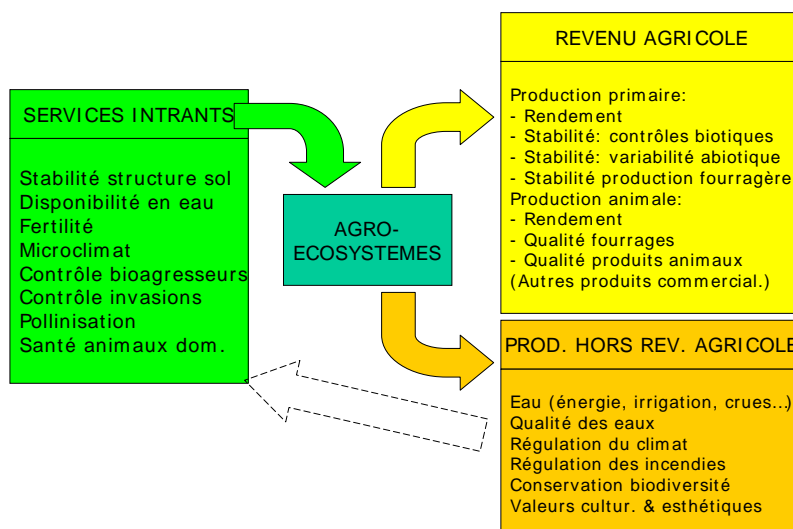


Figure 2.1-1. Schéma conceptuel de l'organisation des services des agroécosystèmes adopté pour ce chapitre. Modifié d'après Zhang et al. (2007).

2.1.2.2. Services et dommages produits par la biodiversité des agroécosystèmes

Il faut souligner que les relations entre composantes de la biodiversité et services agroécosystémiques sont complexes, car :

- une composante donnée de la biodiversité peut avoir des effets positifs, négatifs ou neutres sur un service donné ; ainsi, certains insectes prédateurs sont auxiliaires lorsqu'ils se nourrissent de ravageurs de cultures, et ont alors un effet positif sur le service de contrôle biologique des bioagresseurs, mais se nourrissent d'autres auxiliaires prédateurs de plus petite taille en période de disette, et ont alors un effet négatif sur ce service ;
- un service donné dépend souvent de plusieurs types d'organismes et/ou processus, l'effet individuel de chacun sur le service étant parfois difficile à connaître : les fleurs de nombreuses espèces cultivées sont visitées par plusieurs espèces d'insectes dont l'abeille domestique, et toutes s'avèrent contribuer au succès reproducteur final dans des proportions encore mal connues ;
- une composante donnée de la biodiversité peut avoir des effets différents sur différents services : certains insectes sont ravageurs d'une culture à un stade phénologique donné, et ont alors un effet négatif sur le service de stabilité de la production primaire, mais s'avèrent améliorer sa pollinisation lorsqu'ils interviennent à un stade plus avancé.

2.1.2.3. Principaux mécanismes liant la diversité aux services des écosystèmes

Les mécanismes gouvernant les relations entre biodiversité et services fournis par les agroécosystèmes renvoient à trois hypothèses et mécanismes associés qui seront détaillés dans les analyses des différents services (Figure 2.1-2) :

Hypothèse d'échantillonnage : les chances de recruter les "meilleures" espèces augmentent avec l'augmentation du nombre d'espèces (Huston et al. 2000) ;

Hypothèse de complémentarité : les espèces utilisant leurs ressources de façons diverses et celles-ci variant d'une espèce à une autre, les ressources globales d'un écosystème sont mieux utilisées lorsque de nombreuses espèces sont présentes (Loreau & Hector, 2001) ;

Hypothèse de redondance-résilience : la relation positive entre la diversité des espèces et le bon fonctionnement de l'écosystème tient à quelques espèces seulement et l'ajout d'autres espèces

n'améliore pas le fonctionnement (redondance ; Lawton & Brown, 1993) ; mais en cas de perturbations amenant à la perte d'espèces, les espèces auparavant redondantes et fonctionnellement proches des espèces auparavant efficaces, sont potentiellement aptes à remplacer ces dernières, permettant ainsi de maintenir le milieu stable (résilience ; Bengtsson et al., 2003).

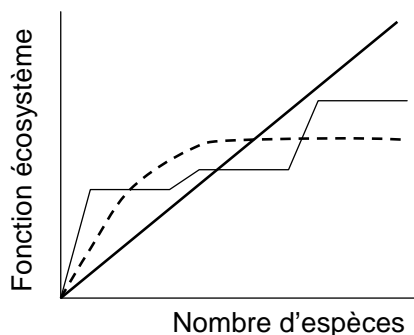


Figure 2.1-2. Principaux mécanismes expliquant les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes : hypothèse d'échantillonnage (ligne brisée), hypothèse de complémentarité (ligne droite), hypothèse de redondance-résilience (ligne tiretée).

Ces mécanismes responsables des relations entre biodiversité, et en particulier richesse spécifique, et fonctionnement-stabilité des écosystèmes, et leur signification en termes de bénéfices effectifs de cette diversité, ont fait l'objet de très vives controverses à la fin des années 1990 et au début des années 2000. Il s'agissait d'une part d'identifier dans quelle mesure les effets de la richesse spécifique, par exemple sur la production primaire de prairies permanentes, étaient le plus souvent le fait d'effets d'échantillonnage (cas bien connu pour les agriculteurs des légumineuses dont la présence en mélange améliore fortement le rendement fourrager). D'autre part, certains ont argué qu'on ne pouvait pas défendre la notion de valeur fonctionnelle de la biodiversité s'il s'agissait juste d'effets d'échantillonnage, dans la mesure où il suffit alors de choisir les "bonnes" espèces (ou variétés), comme le font tous les agriculteurs du monde, et non de préserver un niveau élevé de biodiversité. A cet argument a été opposé celui de la méconnaissance des fonctions de différentes espèces (y compris les espèces rares), qui peuvent se révéler dans des conditions particulières. Le débat a maintenant trouvé le chemin d'un consensus, les enjeux pour les études plus récentes étant notamment d'identifier dans quelles conditions des effets de complémentarité se manifestent, comme par exemple sur le long *versus* le court terme, et de rechercher les mécanismes fonctionnels de la complémentarité ou des effets d'espèces particulières.

Enfin, la notion complémentaire d'espèce (ou groupe fonctionnel) clé ou ingénieur (Bond, 1993; Lawton, 1994) est apparue importante pour décrire les effets d'espèces dont le rôle est unique pour le fonctionnement d'un écosystème. Cette notion a en particulier été appliquée aux organismes des sols qui déterminent la structure physique des sols, ou à certains herbivores dont le rôle détermine l'ensemble du fonctionnement de certains écosystèmes.

2.1.3. Articulation entre services des écosystèmes, fonctions écologiques et groupes d'organismes

L'objectif de cette sous-partie est de préciser les services des écosystèmes concernés par le chapitre, les fonctions et propriétés écosystémiques mesurables qui sous-tendent leur fourniture, et les organismes impliqués. Une des difficultés de l'analyse des services écologiques résulte de la confusion fréquente dans la bibliographie entre services et fonctions écologiques. Alors que les fonctions écologiques sont les objets usuels d'étude en agronomie et en écologie, les services tels que présentés par exemple dans la nomenclature du Millennium Ecosystem Assessment (2003) sont définis par la demande de la société, et sont souvent basés sur un ensemble de fonctions écologiques. La Figure 2.1-3 présente la démarche appliquée pour ce chapitre, qui a consisté à : 1) identifier la liste de services pertinents pour l'analyse (voir Figure 2.1-1), 2) pour chaque service identifier les fonctions écologiques impliquées, et 3) pour chaque fonction analyser le rôle des différentes composantes de la biodiversité pour différents groupes d'organismes impliqués.

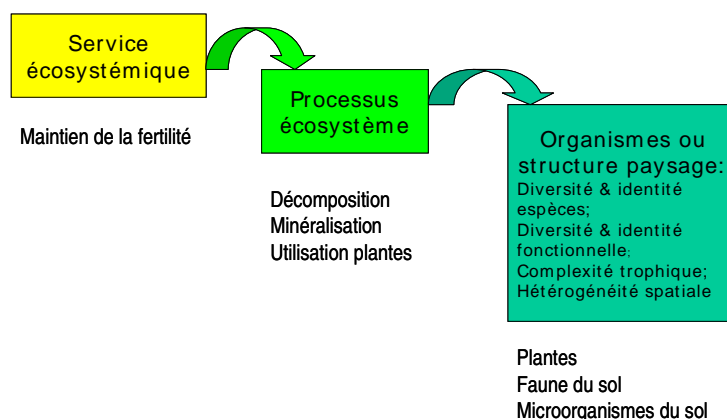


Figure 2.1-3. Démarche d'analyse appliquée pour le chapitre 2. Une illustration des composantes de l'analyse est présentée pour le service de maintien de la fertilité des sols.

Le Tableau 2.1-1 présente la liste des services pris en compte dans ce chapitre, et les fonctions écologiques qui contribuent à leur fourniture. Les données de ce tableau sont issues de l'expertise des participants. Ce tableau a servi de base à l'analyse des relations entre biodiversité et services écologiques présentée dans la section 2.2. On notera que **les inter-relations entre services et fonctions sont souvent des relations de type plusieurs à plusieurs**. Par exemple, la production primaire est impliquée dans toute une série de services. **Beaucoup de services résultent de la combinaison de plusieurs fonctions, rendant complexe l'évaluation du rôle de la biodiversité dans leur fourniture.**

Certains groupes d'organismes contribuent à différents services et fonctions mais très peu de travaux, voire aucun parfois, ne se sont attachés à analyser leurs effets d'un point de vue quantitatif ou fonctionnel *stricto sensu* (comme le prouvera l'analyse présentée en section 2.2.). Une synthèse de la contribution de la biodiversité par groupe d'organismes, orthogonale à cette approche, délibérément structurée autour des services, sera présentée dans la section 2.3. Néanmoins une importante bibliographie analyse leur implication dans différentes fonctions, sur la base de classifications taxinomiques ou fonctionnelles, notamment pour l'ensemble de la faune du sol. A titre d'exemple, une analyse des rôles fonctionnels de différents groupes de la faune du sol est présentée dans les encadrés 2.2-4 et 2.2-9 de la section 2.2.

2.1.4. Quantification du fonds bibliographique utilisé

En fonction du point de vue adopté, on peut dire que les études portant sur les rôles de la biodiversité pour les services dans les agroécosystèmes sont soit très nombreuses, soit au contraire plutôt rares. En effet, il existe une littérature conséquente sur laquelle se base fortement la synthèse des connaissances qui suit (2.2.), correspondant à des études manipulant la biodiversité dans certains types d'agroécosystèmes (parfois sur des microcosmes qui en dérivent) pour évaluer son importance vis-à-vis de fonctions et propriétés écosystémiques *a priori* importantes pour la fourniture de services dans les systèmes agricoles, et/ou sur des services eux-mêmes. Ceci recouvre, par exemple :

- des études manipulant la diversité de certains groupes d'organismes du sol (richesse spécifique de la macrofaune ou de la mésofaune, complexité des réseaux trophiques dans le sol, diversité microbienne..., généralement sur des microcosmes de sol de prairie ou de culture) pour évaluer son rôle pour la fertilité du sol ou des fonctions clés sous-tendant ce service ;
- des études manipulant (par cages d'exclusion) la diversité des auxiliaires de culture ou des pollinisateurs pour évaluer leur efficacité de contrôle des agresseurs de culture ou l'efficacité de la pollinisation ;
- des études, qui sont les plus nombreuses, manipulant la diversité des plantes (la plupart du temps dans des prairies semées gérées extensivement) pour évaluer l'importance des divers aspects de la diversité végétale sur la production primaire, et plus rarement la fertilité du sol, le contrôle des invasions ou le comportement des herbivores domestiques.

Tableau 2.1-1. Fonctions et propriétés écosystémiques sous-tendant les différents services dont la fourniture est affectée par la biodiversité des agro-écosystèmes

	Services	Fonctions / propriétés écosystème
Services intrants	Stabilité structurale du sol (contrôle de l'érosion, résistance à la compaction)	Structuration des sols : porosité, agrégation Stabilisation par les racines Matière organique du sol
	Disponibilité en eau pour la production primaire	Cycle eau
	Fertilité des sols	Dynamique de la MO : minéralisation, décomposition Dynamique des éléments nutritifs : transformations élémentaires, solubilisation
	Régulation du micro-climat	Variations journalières et saisonnières de température, hygrométrie ; brise-vent
	Pollinisation	Transfert et dispersion du pollen
	Contrôle des bioagresseurs	Habitats et ressources pour les auxiliaires Prédation, parasitisme, pathogénicité
	Contrôle des invasions biologiques	Résistance aux invasions
	Santé des animaux domestiques	Résistance des animaux aux maladies et parasites Limitation de la toxicité alimentaire Limitation des allergies
Services produits contribuant au revenu agricole direct	Production végétale (alimentaire, fibres, énergie, etc.)	Production primaire : rendement Production primaire : stabilité des rendements (climat, phytophages, pathogènes...)
	Production animale	Qualité des fourrages (azote, fibres, molécules particulières) Motivation alimentaire Production secondaire (produits laitiers et carnés) Qualités organoleptiques des produits
Services produits hors revenu agricole direct	Disponibilité en eau (potable, irrigation, hydro-électricité, industrie...)	Evapotranspiration Interception des précipitations Flux latéraux d'eau Capacité de rétention en eau du sol
	Purification de l'eau	Cycles N et P : piégeage / lessivage / transformations (p.ex. dénitrification) Biodégradation des xénobiotiques Séquestration des xénobiotiques Rétention des pathogènes
	Régulation du climat global et régional	Séquestration C (sol et végétation) Emissions de gaz à effet de serre Propriétés de surface : albédo, rugosité...
	Mitigation des incendies	Inflammabilité Connectivité spatiale
	Conservation de la diversité ordinaire et patrimoniale	Habitat et ressources Migration, allogamie, interactions biotiques Habitats Hétérogénéité spatio-temporelle
	Valeur esthétique, touristique et spirituelle	Patrons spatiaux Biodiversité quantitative ou qualitative

Cette littérature forme le cœur des sources disponibles, et on a autant que faire se peut évité d'utiliser des publications qui corrélent des variations de biodiversité et des variations concomitantes de niveaux de service par simple comparaison d'agroécosystèmes différant nettement par d'autres variables clé (sol, climat, niveau de fertilisation...). Il est en effet difficile de distinguer dans ces cas le rôle des changements de biodiversité de l'influence d'autres variables du milieu naturel et de la gestion.

Cette approche rigoureuse est d'autant plus difficile qu'on cherche à aborder les services en conditions agricoles réelles, en particulier en ce qui concerne le rendement des cultures, la valeur agronomique des pâturages, y compris du point de vue de la qualité de leurs produits, ou la pollinisation à l'échelle d'un territoire agricole. Les études expérimentales des effets de la diversité des paysages sont quant à elles quasiment impossibles, et seules des observations de contrastes entre paysages de différents niveaux de complexité, ou sur les effets d'aménagements particuliers (bandes enherbées, haies...) permettent de déduire les relations entre diversité des paysages et fonctions sous-tendant les services écologiques.

Au final, la littérature ainsi définie est bien prolifique, environ 400 articles sur ce sujet, dont des méta-analyses, ayant été analysés rien que pour cette expertise. Et pourtant, peu de ces études permettent de fournir des connaissances mobilisables par les décideurs, qui aideraient notamment à identifier des marges de manœuvre permettant de mieux intégrer objectifs de production agricole et objectifs en terme de biodiversité : beaucoup de ces études, on le verra, restent très académiques et largement déconnectées de préoccupations agronomiques. Les travaux faisant exception sont plutôt rares et sont essentiellement ceux ayant porté sur les services de régulation biologique.

Le Tableau 2.1-2 fait état de la bibliographie mobilisée pour ce chapitre ; la méthodologie générale et le bilan de recherche bibliographique sont résumés ci-après. L'Annexe 1 détaille la méthodologie utilisée dans le cas des auxiliaires entomophages et pollinisateurs, et dans celui des microorganismes du sol sauf mycorhizes.

Tableau 2.1-2. Nombres de références mobilisées à divers degrés pour l'expertise

	Corpus général	Corpus mobilisé¹	Corpus cité
Végétation prairiale	>2 200	>600	>250
Cultures annuelles	1 024	440	110
Diversité génétique intraspécifique des végétaux	512	36	36
Adventices	>800	>200	>150
Faune du sol	>1 000	560	275
Microorganismes du sol dont mycorhizes	>1 400	>650	>390
Mycorhizes	189	134	53
Productions animales	>300	>200	>150
Arthropodes épigés et hypergés	>14 000	>550	>400

Liste des synthèses principales utilisées pour ce chapitre :

- Synthèses globales (tous écosystèmes) : Pfisterer et al. (2005), Balvanera et al. (2006), Díaz et al. (2005, 2006), Cardinale et al. (2006, 2007)
- Synthèses services ou organismes particuliers :
 - Braumann et al. (2007) : cycle de l'eau
 - Kremen et al. (2007) : pollinisation
 - Barrios (2007), Brussard et al. (2007) : biodiversité des sols
 - Farrugia et al. (2008) : végétation et herbivores domestiques

¹ Le corpus mobilisé correspond à l'ensemble des références utiles pour l'expertise, i.e. références citées *in extenso* dans le texte et en liste bibliographique plus références n'ayant fait l'objet que de décomptes sans avoir été citées. Le corpus cité correspond quant à lui à la première catégorie de références (citées *in extenso*).

- Synthèses spécifiques à l'agriculture :
 - Zhang et al. (2007) : services des écosystèmes pour l'agriculture
 - Swift et al. (2004), Jackson et al. (2007) : biodiversité et services des agroécosystèmes
 - Bennett & Balvanera (2007) : multi-fonctionnalité

Méthodologie générale de la recherche bibliographique

La quasi-totalité des experts mobilisés ont eu recours à des équations de recherche constituées de mots clés individuels ou regroupés en sous-ensembles par un système hiérarchique emboîté de parenthèses, toutes les associations entre ensembles et sous-ensembles de divers niveaux ("Groups", "Systems", "Functions", "Parameters") se faisant à l'aide d'opérateurs ("AND", "OR", "NOT") destinés à établir des intersections, des assemblages ou des exclusions de listes de références (voir exemple en Annexe 1). Ces équations visaient à obtenir essentiellement, à partir de bases de données bibliographiques telles que CAB Abstracts, Web of Knowledge, Web of Science, PubMed, Science Direct et REVELEC, des publications scientifiques (articles de revues, chapitres d'ouvrage, actes de colloque...) à comité de lecture et de niveau international. Les années prospectées dépendaient du domaine traité et correspondaient pour la plupart aux 10 à 50 dernières années. Les principes de recherche des références pertinentes dans ce corpus de quelques dizaines à quelques milliers de références mobilisées, selon les thèmes biologiques, par les équations de recherche, ont quelque peu varié d'un expert à l'autre. Néanmoins, ils ont *a minima* consisté pour la plupart à effectuer, grâce aux fonctions des logiciels de gestion des références bibliographiques (logiciel EndNote versions 7 à 10 pour la quasi-totalité), des recherches à partir de mots clés individuels ou assemblés à nouveau en équations, et à lire les résumés et mots clés de tout ou partie des références du corpus.

Les auteurs ont par ailleurs utilisé leur propre bibliographie, fait appel à des collègues et autres spécialistes afin de compléter le corpus global de références et ont également complété ce corpus bibliographique de niveau international par des références issues de revues techniques à portée nationale (Cultivar, Perspectives Agricoles, TCS...).

Les références les plus pertinentes, notamment celles relatives à des travaux de synthèse et méta-analyses, et des références de travaux expérimentaux particulièrement importants, ont fait l'objet d'une analyse détaillée, y compris des sources bibliographiques citées à l'intérieur afin de compléter encore la liste des références à prendre en compte. Enfin, lors de la rédaction même de l'expertise, à la faveur de questions émergeant sur le taux de couverture par la recherche ou l'expérimentation technique d'un sujet particulier, de dernières références ont été recherchées.

Bilan thématique général de la recherche bibliographique

Le bilan général qu'ont pu tirer les experts sur les résultats des recherches bibliographiques fait état de certaines **lacunes de la recherche scientifique** sur les effets de la diversité *per se* de certains groupes d'organismes, tels les **cultures annuelles** en zones tempérées, les **intercultures** et **cultures intercalaires** (les nombreux travaux publiés sont très orientés vers la maîtrise des problèmes environnementaux), la **diversité génétique intraspécifique des végétaux**, les **champignons mycorrhizogènes du sol** et la **faune du sol** (les publications s'intéressant aux effets de la diversité *per se* des organismes du sol mettent en œuvre des niveaux de diversité très simplifiés et ne concernent pas directement les systèmes agricoles ; néanmoins, celles traitant de l'impact d'espèces ou groupes trophiques particuliers pour les processus du sol en contexte agricole, par simples comparaisons de présences *versus* absences d'organismes, sont par contre très nombreuses). Dans une moindre mesure, car il s'agit surtout de références scientifiques plus ou moins anciennes (traitant essentiellement de la biologie, nuisibilité et problématiques de contrôle et d'homogénéisation des flores adventices), cela concerne aussi les **mauvaises herbes** et les services qu'elles peuvent rendre (stabilité structurale, contrôle biologique des bioagresseurs). Le corpus bibliographique concernant les effets sur divers services de la diversité dans les **prairies permanentes** est quant à lui très riche, mais son degré de pertinence et d'applicabilité aux situations agricoles est très variable selon les services (voir section 2.4). Pour des raisons touchant à des difficultés méthodologiques inhérentes à la nature même du

matériel biologique, un constat de même nature peut être fait pour l'ensemble des **microorganismes du sol** (bactéries et champignons). Les services liés à la diversité *per se* des prairies permanentes et touchant au domaine des **productions animales** bénéficient de travaux certes réalistes et pertinents, mais plus ou moins avancés selon les sujets (par exemple, les effets de la diversité végétale des prairies sur les performances quantitatives des animaux, les qualités organoleptiques des produits carnés et la santé des animaux, sont des sujets de recherche qui démarrent, alors que les effets de la diversification fourragère sur la sécurisation de l'approvisionnement fourrager au niveau des exploitations agricoles sont bien documentés et font même l'objet d'un livre à paraître). Enfin, les effets de la diversité *per se* des communautés d'**arthropodes épigés et hypergés** sur les services de pollinisation et de contrôle biologique des ravageurs, sont, contrairement à ce que pourrait suggérer l'extrême abondance de la bibliographie en général sur ces groupes d'organismes (et dont de nombreuses références ont néanmoins très utilement servi à nourrir cette expertise), très peu renseignés car les recherches sont relativement récentes sur les sujets (notamment concernant la pollinisation).

2.2. Effets de la diversité par service

Cette section présente les résultats de l'analyse écologique par service et selon le schéma conceptuel retenu (Figure 2.1-1) sur la base de Zhang et al. (2007). L'analyse combine donc les résultats pour différents groupes d'organismes impliqués dans les fonctions pertinentes pour chaque service (Tableau 2.2-1).

Synthèses bibliographiques sur les effets de la biodiversité sur les services écologiques

L'analyse des publications de synthèse des relations entre biodiversité et services écologiques (voir fin de la section précédente) concernant l'ensemble des écosystèmes et pas seulement les agrosystèmes ni les climats tempérés, a permis de dégager quelques messages forts :

- les effets positifs de la biodiversité végétale sur la productivité primaire suivent une fonction logistique et se décomposent en deux types d'effets :
 - effets de la diversité fonctionnelle via le mécanisme de complémentarité,
 - effets d'espèces ou de groupes d'espèces particuliers (légumineuses, par exemple) ;
- les plantes contrôlent les fonctions et donc les services de l'ensemble de l'écosystème via leur productivité ("*mass input*"), leur qualité, leur diversité chimique et leur structure physique ;
- la biodiversité du sol présente une forte redondance entre taxons ce qui explique le rôle prépondérant de sa diversité fonctionnelle ;
- les effets de la biodiversité vis-à-vis des fonctions liées à la stabilité (résilience à la variabilité environnementale, résistance aux invasions) sont moins manifestes ;
- le niveau du paysage, dans l'organisation spatiale des systèmes biologiques, s'avère jouer un rôle particulièrement important ; de la diversité du paysage dépendent :
 - l'offre en habitats pour les espèces ayant un rôle fonctionnel clé (les auxiliaires, par exemple),
 - la fourniture de services essentiels (la disponibilité et la qualité des eaux, par exemple) pour lesquels elle contribue positivement ou négativement ;
- étant donné que plusieurs groupes d'organismes interviennent dans plusieurs services (multifonctionnalité de la biodiversité), il est nécessaire de considérer ces derniers par ensembles (syndromes) plutôt qu'individuellement ; réciproquement, certains services dépendent de plusieurs groupes d'organismes (services multifactoriels).

Le tableau 2.2-1 présente les résultats principaux de la synthèse la plus complète et la plus récente publiée dans le cadre du Millennium Ecosystem Assessment (MA) (Diaz et al., 2006). Il est à souligner que cette analyse a été conduite non sur la base d'une analyse bibliographique quantitative et exhaustive, mais d'une synthèse qualitative des données publiées par les experts impliqués dans le travail d'expertise du MA. Elle s'appuie tout de même sur la méta-analyse de Balvanera et al. (Balvanera et al., 2006).

2.2.1. Services intrants de l'agriculture

2.2.1.1. Stabilité structurale du sol : contrôle de l'érosion, résistance à la compaction

La stabilité structurale des sols est le résultat complexe des activités de la faune et des microorganismes qui structurent les sols, de la stabilisation des sols par les racines, et de l'accumulation de matière organique. Notre analyse examine successivement le rôle de la diversité de différents végétaux et organismes du sol dans chacune de ces fonctions.

Ecosystem Services	Main Components of Diversity Involved and Mechanisms That Produce the Effect
Amount of biomass produced by plants considered important by humans	<p>*** Functional composition—Faster-growing, bigger, more locally adapted plants produce more biomass, irrespective of the number of species present; in species-poor systems, coexisting plants with different resource use strategies or that facilitate each other's performance may take up more resources.</p> <p>** Number of species—Within a constant resource and disturbance regime, a large species pool is more likely to contain groups of complementary or facilitating species and highly productive species, both of which could lead to higher productivity of the community.</p>
Stability of biomass production by plants considered important by humans	<p>*** Genetic diversity—Large genetic variability within a crop species buffers production against losses due to diseases and environmental change.</p> <p>*** Number of species—Cultivation of more than one species in the same plot or landscape maintains production over a broader range of conditions.</p>
Preservation of the fertility of soils that sustain the production of plants and animals considered important by humans	<p>*** Functional composition—Life history characteristics and resource use strategy of dominant plants determine the capacity of ecosystem processes to remain unchanged or return to their initial state in the face of perturbations.</p> <p>*** Functional composition—Fast-growing, nutrient-rich plants enhance soil fertility; dense root systems prevent soil erosion.</p>
Regulation of quantity and quality of water available to humans, domestic animals, and crops	<p>*** Arrangement and size of landscape units—Intact riparian corridors and extensive areas with dense vegetation cover reduce erosion and improve water quality.</p> <p>*** Functional composition—Vegetation dominated by large, fast-growing, big-leaved, deep-rooted plants has high transpiration rate, reducing stream flow.</p>
Pollination essential for the immediate production of fruits by, and the perpetuation of, important plant species	<p>*** Functional composition of pollinator assemblage—Loss of specialized pollinators leads to genetic impoverishment and lower number and quality of fruits.</p> <p>** Number of species of pollinator assemblage—Lower number of pollinator species leads to genetic impoverishment of plant species.</p>
Resistance to invasive organisms that have negative ecological, economic, and/or cultural impacts	<p>** Arrangement and size of landscape units—Large and/or well-connected landscape units allow movement of pollinators among plants of the same species, thus maintaining plant genetic pool.</p> <p>*** Functional composition—Some key native species are very competitive or can act as biological controls to the spread of aliens.</p> <p>*** Arrangement of landscape units—Landscape corridors (e.g., roads, rivers, and extensive crops) can facilitate the spread of aliens; size and nature of suitable corridors are likely to be different for different organisms.</p>
Pest and disease control in agricultural systems	<p>** Number of species—All else being equal, species-rich communities are more likely to contain highly competitive species and to contain less unused resources, and therefore be more resistant to invasions.</p> <p>*** Genetic diversity of crops—High intraspecific genetic diversity reduces density of hosts for specialist pests and, thus, their ability to spread.</p> <p>** Number of crop, weed, and invertebrate species—High number of species acts similarly as genetic diversity and also increases habitat for natural enemies of pest species.</p> <p>** Spatial distribution of landscape units—Natural vegetation patches intermingled with crops provide habitat for natural enemies of insect pests.</p>
Regulation through biophysical feedbacks of climatic conditions suitable to humans and the animals and plants they consider important	<p>*** Arrangement and size of landscape units—Size and spatial arrangement of landscape units over large areas influence local-to-regional climate by lateral movement of air masses of different temperature and moisture; the threshold for effect is patch size of about 10 km diameter, depending on wind speed and topography.</p> <p>** Functional composition—Height, structural diversity, architecture, and phenology modify albedo, heat absorption, and mechanical turbulence, thus changing local air temperature and circulation patterns.</p>
Regulation through carbon sequestration in the biosphere of climatic conditions suitable to humans and the animals and plants they consider important	<p>*** Arrangement and size of landscape units—Carbon loss is higher at forest edges, therefore as forest fragments decline in size or area/perimeter ratio, a larger proportion of the total landscape is losing carbon.</p> <p>** Functional composition—Small, fast-growing, fast-decomposing, short-lived plants retain less carbon in their biomass than large, slow-growing, slow-decomposing, long-lived plants.</p> <p>* Number of species—High number of species can slow down the spread of pests and pathogens, which are important agents of carbon loss from ecosystems.</p>
Protection against natural hazards (storms, floods, hurricanes, fires) that cause damage to humans and the animal production systems that they depend on	<p>*** Arrangement and size of landscape units—Large patches of structurally complex vegetation or small, close-by patches are likely to offer more shelter to nearby ecosystems, and buffer them against flooding, sea intrusion, and wind.</p> <p>*** Functional composition—Deep-rooted plants are less susceptible to uprooting by hurricanes; extensive, mat-forming, superficial root systems protect soil against erosion by floods and storms; deciduous canopy types decrease flammability.</p>

Asterisks indicate importance and/or degree or certainty (***) (** > *) of the link between the ecosystem service in question and different components of biodiversity. Biodiversity components refer to plant assemblages unless otherwise specified. The putative mechanisms have been empirically tested in some cases, but remain speculative in others (modified from [3]). The list of ecosystem services is illustrative, rather than exhaustive.
DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277.t001

Tableau 2.2-1. Les composantes de la biodiversité affectent les services des écosystèmes de manière multiple et complexe (d'après Diaz et al., 2006).

. Structuration des sols : porosité, agrégation

(a) Effets de la diversité de la faune du sol sur la structuration des sols

Manipulations expérimentales de la diversité

Lorsque les études de l'effet des organismes du sol et de leur diversité sur la structure du sol sont conduites en conditions expérimentales avec du sol initialement déstructuré, la présence d'organismes de la pédofaune et l'augmentation de leur **diversité fonctionnelle** (présence d'espèces appartenant à différents groupes fonctionnels) ont des répercussions favorables sur la structure du sol. Ceci a été démontré à court terme (22 jours) avec des vers endogés ou/et épigés (Bossuyt et al., 2006). Une étude a évalué l'effet non plus des vers de terre mais de l'ensemble de la faune du sol répartie en trois groupes (microfaune, mésofaune, macrofaune). La mésofaune (enchytréides, collembolés et acariens) ainsi que la macrofaune (incluant vers de terre, limaces, larves d'insectes et coléoptères staphylinidés) lorsqu'elles sont présentes en plus de la microfaune (nématodes et protozoaires) permettent la création d'une structure avec une porosité plus importante (Davidson & Grieve, 2006).

Lorsque le sol est utilisé en conservant sa structure naturelle initiale, les modifications de la structure du sol en présence de différentes espèces de vers, quelle que soit leur diversité, ne sont pas forcément significatives, du fait de la résilience de ces structures dans le sol même en l'absence des organismes qui la produisent (Davidson & Grieve, 2006). Toutefois dans certains types de sol, Shaw et Pawluk (1986) ont trouvé que la présence simultanée de deux espèces de vers induisait la création d'une structure plus favorable que celle créée en présence de l'une ou l'autre des espèces. De même, en milieu tropical, en 28 mois, la présence conjointe de vers endogés géophages de grande taille et de petite taille est responsable du maintien de la formation d'une structure du sol (Blanchart et al., 1997).

Données d'application agronomique

Certaines pratiques agricoles conduisent à des modifications d'abondance, de richesse spécifique ou d'équitabilité, des vers de terre dans le sol (voir Chapitre 1). L'augmentation de l'activité et de la diversité (richesse spécifique et équitabilité) des vers de terre dans des vignobles français suite à des apports de matières organiques à base d'écorces conduit à une augmentation du volume des zones bioturbées, ainsi que de la macroporosité (Peres et al., 1998). L'abondance et la richesse spécifique accrues des vers de terre en agriculture biologique conduit à l'amélioration de la structure du sol par l'augmentation de la stabilité des macroagrégats du sol (Siegrist et al., 1998).

Conclusion - Peu d'études abordent l'effet de la diversité de la faune du sol sur la structure du sol ; elles concernent la macrofaune et plus particulièrement les ingénieurs du sol, qui sont les organismes capables de transformer physiquement le milieu dans lequel ils vivent. C'est l'activité de différents types d'organismes, c'est-à-dire la diversité taxinomique de niveau supérieur et la diversité fonctionnelle associée, qui permet la création des agrégats stables et de la porosité favorable à la circulation de l'eau et à la croissance des racines. Toutefois, il est important de noter, en l'absence de déstructuration mécanique liée au passage d'engins agricoles par exemple, que la structure agrégée du sol d'origine biologique à une durée de vie plus longue que celle des organismes et qu'elle peut donc être encore présente bien que les organismes aient disparu depuis des mois.

(b) Intérêt de la biodiversité des champignons mycorrhizogènes pour le maintien de la structure du sol

Le maintien d'une structure poreuse dans le sol est essentiel pour permettre les échanges gazeux, ainsi que la filtration de l'eau (Diaz-Zorita et al., 2002). Les champignons et en particulier les mycorrhizogènes à arbuscules (MA) qui peuvent représenter jusqu'à 50% de la biomasse microbienne du sol (Olsson & Ronningen, 1999), jouent un rôle primordial dans l'agrégation des particules de sols (Tisdall & Odes, 1982; Miller & Jastrow, 2000; Rillig, 2004). Une **corrélation positive entre la présence des hyphes fongiques et la stabilité des agrégats** dans des écosystèmes a été décrite (Miller & Jastrow, 2000). De même, la stabilité des agrégats par les hyphes fongiques, a pu être mise en relation avec la synthèse de glomaline, protéine d'origine fongique dont la fonction est encore inconnue, mais qui est sécrétée en grande quantité par le champignon (Bossuyt et al., 2001; Rillig et al., 2002). Cette

Encadré 2.2-1. Un exemple brésilien

Un exemple tout à fait intéressant de l'effet de la diversité des organismes du sol sur la structure physique provient de l'étude de la conversion de forêt en pâturages au Brésil. Même si ces études sont hors du cadre géographique de l'expertise, il a semblé important de les relater. Chauvel et al. (1999) ont montré que dans certains pâturages, une espèce de vers de terre "compactante" peut devenir dominante et extrêmement abondante ; dans ce cas elle induit la formation d'une croûte imperméable en surface du sol qui limite dramatiquement l'infiltration de l'eau. Toutefois, Barros et al. (2001) ont pu montrer que le phénomène était réversible et qu'en présence d'une faune du sol diversifiée (faune existant dans le sol sous forêt), en un an, cette croûte pouvait être complètement résorbée et la structure du sol permettre à nouveau une infiltration de l'eau satisfaisante.

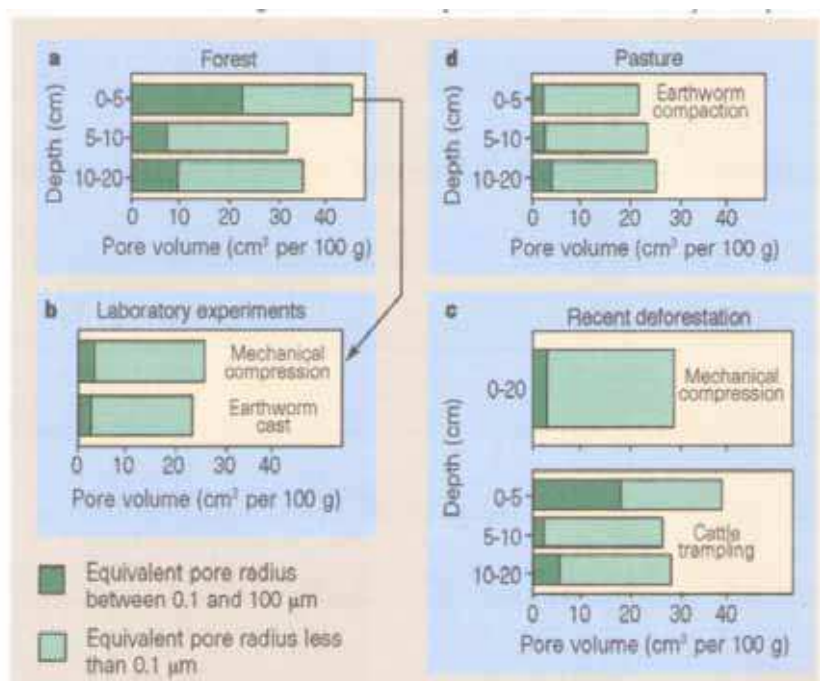


Figure 1 Effect of mechanical and biological action on soil pore distribution in central Amazonia. Data are deduced from mercury porosimetry analysis[®]. The pore size distribution shows a bimodal pattern, indicating that there are two types: the largest pores, which have an equivalent pore radius (EPR) between 0.1 and 100 µm, are biological in origin or are fine fissures, and are essential for gas exchange and the infiltration and retention of free water; the smaller pores, with an EPR of less than 0.1 µm, are found in compact clumps of kaolinite. **a**, In primary forest, biodiverse soil macrofauna and roots regulate soil pore volume. **b**, Laboratory experiments in which the forest surface horizon is compacted by mechanical compression (10³ kPa) of soil with a water potential of -10 kPa, or by mechanical working and dispersion in the earthworm gut. **c**, Effects of recent deforestation due to heavy machinery and trampling by cattle (after manual clearance). **d**, Ungrazed, manually deforested pasture shows accumulation of compact surface casts in the layer 0-5 cm deep.

© 1999 Macmillan Magazines Ltd

NATURE | VOL 398 | 4 MARCH 1999 | www.nature.com

Effet de l'action mécanique et biologique sur la distribution des pores dans des sols en Amazonie centrale

a. Dans la forêt primaire, la faune du sol qui est diverse et les racines régulent le volume de pores du sol.

b. Expériences de laboratoire dans lesquelles le sol de surface de forêt a été compacté soit mécaniquement (-10 PKa), soit par le passage par le tube digestif d'un ver de terre : la diminution des pores de grande taille est équivalente dans les deux cas.

c. Au champ, la déforestation suivie d'une compression mécanique conduit à une plus forte réduction de la macroporosité que le piétinement par le bétail.

d. Des prairies non pâturées déforestées manuellement présentent une faible macroporosité liée à l'accumulation de turricules (= déjections de vers de terre) compacts produits par une espèce de ver de terre dominante (Chauvel et al., 1999). La réduction de la diversité de la macrofaune des sols peut conduire à la compaction des sols comparable au passage de machines agricoles lourdes.

stabilité améliore la circulation de l'air, de l'eau et des nutriments et freine l'érosion du sol. La capacité des champignons à maintenir la structure du sol est aussi fonction de la diversité fongique (Piotrowski et al., 2004), en raison du développement important du réseau d'hyphes dans le sol, développement très variable suivant l'espèce de champignons (Cavagnaro et al., 2005; Avio et al., 2006; Rillig et al., 2006). Les champignons MA servent aussi de support pour des bactéries, qui en sécrétant des polysaccharides constituant la matrice de biofilms jouent un rôle important dans la structure et le maintien du sol. Des différences au niveau de la diversité des bactéries associées aux champignons MA ont été observées en fonction de l'espèce du champignon (Andrade et al., 1997; Toljander et al., 2005). Ces différences sont partiellement liées aux exsudats du champignon (Toljander et al., 2007), qui influent non seulement sur la structure des communautés bactériennes, mais aussi sur la capacité d'agrégation du sol. En étudiant les bactéries associées avec différentes cultures de champignons MA, Rillig et al. (2005), ont pu mettre en évidence des différences au niveau de la structure des agrégats suivant l'origine des bactéries, et ce, sans hyphes fongiques vivants. Ces données montrent une interaction fine entre les champignons MA, et avec l'ensemble de la microflore associée.

Conclusion - La structuration du sol en agrégats de taille et de structure variables est assurée en grande partie par le développement d'hyphes mycéliens et la production d'exopolysaccharides par ces champignons. Néanmoins, les aptitudes sont variables et complémentaires d'une espèce à l'autre, notamment chez les champignons MA, ce qui nécessite que leur diversité soit grande pour que cette structuration (et ses conséquences pour la circulation des gaz, de l'eau, des éléments minéraux et la séquestration du C) puisse se réaliser de manière pérenne.

. Stabilisation du sol par les racines

Il n'existe pas de bibliographie concernant directement les effets de la diversité spécifique et fonctionnelle des plantes sur la stabilisation du sol par les racines. En revanche, nombre d'études démontrent les **effets positifs ou négatifs de certains types de plantes, en relation avec l'architecture de leur système racinaire et avec leur phénologie**. Il faut rappeler également que les plantes exsudent des composés organo-minéraux et qu'elles absorbent des composés minéraux au niveau des racines, affectant positivement ou négativement la microflore du sol (effet rhizosphère) dont on a vu précédemment le rôle dans la structuration du sol. Ces interactions révèlent la complexité des mécanismes et l'importance de la diversité à la surface et sous la surface du sol pour assurer sa stabilité.

Dans le cas des **cultures annuelles**, les **cultures intercalaires** sont régulièrement utilisées pour leurs fonctions de stabilisation des sols car elles permettent de maintenir une couverture après la récolte de la culture principale (Glessman, 1998). Ce rôle pourrait également être rempli par les adventices (Glessman, 1998), mais on peut douter de la compatibilité entre un recouvrement suffisant pour que cet effet s'exerce et une production acceptable des cultures. Les auteurs indiquent, sans que cela soit chiffré, que les pratiques de désherbage mécaniques favorisent l'érosion, mais on ne peut pas dire pour autant que la présence de mauvaises herbes favorise le maintien des sols. La **rotation culturale**, en diminuant la fréquence d'occurrence à la même période d'opérations culturales qui dégradent la structure du sol, favorise le maintien d'une structure favorable (Boizard et al., 2000), sans que ceci ne passe explicitement par un effet biologique de la biodiversité. En système de **culture pérenne** (vigne, verger, petits fruits), l'utilisation d'une couverture végétale (naturelle ou semée) se développant sur l'inter-rang, en particulier une légumineuse, permet d'améliorer la portance et la structure du sol et le bilan humique, et de réduire l'érosion (Carsouille, 1986).

Les **prairies permanentes** permettent une meilleure stabilisation des sols et une limitation de l'érosion par rapport à des couverts prairiaux ayant des périodes où le recouvrement est faible (par ex. prairies annuelles) (revue par Thiébaud et al., 2001). Leur colonisation par des ligneux bas suite à l'extensification des pratiques (Tasser et al., 2003), ou à l'invasion par des espèces exotiques (principalement en zones arides, par ex. Duda et al., 2003), conduit à une perte de stabilité car l'architecture racinaire des herbacées pérennes, et en particulier des graminées de grande taille, permet une meilleure stabilité que celle des ligneux bas. Certaines espèces invasives herbacées peuvent aussi conduire à une modification de la stabilité des sols de prairies, via leurs effets sur la matière organique, sur l'activité biologique dans la rhizosphère et sur la structure physique. Les exemples connus concernent principalement les prairies naturelles de l'ouest des Etats-Unis (par ex. sous l'effet de l'invasion par

l'annuelle *Bromus tectorum* ; Belnap & Phillips, 2001), sous des climats méditerranéens ou semi-arides, mais leur pertinence pour l'agriculture en zone tempérée est à considérer dans la perspective des changements climatiques.

La **structure du paysage** joue un rôle essentiel dans le contrôle de l'érosion. Ainsi, une plus forte complexité du paysage, avec des structures linéaires (haies, bordures enherbées...), des parcelles de petite taille, et l'existence de couverts de piégeage des sédiments (prairies permanentes, formations boisées), permet de limiter la perte de sol à l'échelle du bassin versant (Souchère et al., 2003; Souchère et al., 2005).

Conclusion - Certains types de plantes ont des effets positifs ou négatifs en relation avec l'architecture de leur système racinaire et avec leur phénologie. Une plus forte complexité du paysage permet de limiter la perte de sol à l'échelle du bassin versant. La stabilisation du sol par les racines des plantes dépend non de la diversité quantitative des espèces, mais de leur identité fonctionnelle, et en particulier de la structure de leur système racinaire et de leur phénologie. Ces caractéristiques peuvent être exploitées par la gestion, que ce soit pour les intercultures, les rotations culturales ou la structure du paysage.

. Stabilisation de la matière organique du sol

(a) Effets de la diversité végétale sur la stabilisation de la matière organique du sol

Les effets de la **diversité végétale** sur la matière organique du sol des prairies permanentes n'ont pas été quantifiés. En revanche, il existe quelques exemples où des **espèces exotiques invasives** conduisent à une modification de quantité et de qualité de la matière organique. Ainsi, dans les prairies tempérées aux Etats-Unis, l'invasion par *Elymus junceus* augmente la teneur en matière organique (Dormaar et al., 1995). L'invasion des parcours par des ligneux fixateurs d'azote provoque le même effet (par ex. espèces d'Acacia sous climat méditerranéen en Afrique du Sud ; Stock et al., 1995).

L'accroissement du **temps de résidence de la matière organique** (et donc une augmentation des pools de nutriments) après extensification de la gestion des prairies résulte des changements de composition spécifique : *Lolium perenne* et *Trifolium repens* remplacés par des graminées cespitueuses de grande taille après arrêt de la fauche, et par des espèces rhizomateuses après extensification du pâturage (Loiseau et al., 2005). En effet, les **traits fonctionnels des communautés** affectent la teneur en matière organique des sols. Par exemple, les teneurs en C et N total des sols de friches post-culturelles sont corrélées aux traits foliaires moyens des couverts (teneurs en azote et en matière sèche) (Garnier et al., 2004).

L'effet de la **rotation culturale** sur la composante physique du champ cultivé passe par l'action des racines sur le sol (alterner des plantes aux systèmes racinaires différents permet une action plus favorable sur le sol qu'en monoculture), par l'accroissement de l'activité biologique (qui favorise les processus de stabilisation des agrégats ; Cosentino et al., 2006) et par un accroissement très significatif du stock d'humus lorsque l'on introduit des prairies dans la rotation (Hussain et al., 1988; Bullock, 1992). Cet effet précédent très bénéfique des prairies est d'ailleurs plus complexe, l'accroissement des restitutions de carbone au sol entraînant un effet positif sur la stabilité structurale des agrégats (et donc la résistance à la battance ; Kay et al., 1988) et accroissant significativement la biodiversité et l'activité biologique de la parcelle cultivée. Cet effet est de même nature que celui de la jachère (Doré, 2000).

Ces processus conduisant à une stabilité plus importante de la structure participent à une diminution du risque érosif. Des rotations plus diversifiées entraînent aussi, **à l'échelle du bassin versant**, une plus grande diversité des modes d'occupation du sol qui, comparée à une occupation uniforme, favorise la lutte contre l'érosion (Boller et al., 1997; Tamene et Vlek, 2007).

Conclusion - Les traits fonctionnels des espèces sauvages ou cultivées, ou leur moyenne à l'échelle de la communauté, peuvent influencer sur la stabilisation de la matière organique du sol. Les bénéfices d'une complémentarité fonctionnelle entre espèces, concernant en particulier leur système racinaire, peuvent être exploités lors des rotations culturales, avec des répercussions positives de l'échelle de la parcelle à celle du paysage agricole.

(b) Effets de la diversité des organismes du sol sur la stabilisation de la matière organique

La bibliographie ne permet pas de déterminer les effets de la diversité de la faune du sol sur la stabilisation de la matière organique au-delà des effets de groupes d'organismes particuliers, tels les lombriciens (voir Encadré 2.2-4).

Parmi les microorganismes, les champignons ont un rôle enzymatique (décomposition des structures complexes comme la lignine, réorganisation et immobilisation) et mécanique (structuration du sol par les hyphes, micro-agrégation) (Six et al., 2000) particulièrement important. Le turn-over de la matière organique assuré par les champignons est plus faible que celui assuré par les bactéries, les champignons incorporant plus de C dans leur biomasse (constitution pariétale complexe) d'où le calcul d'un ratio champignons/bactéries pour caractériser le potentiel de séquestration du carbone dans les sols (Bailey et al., 2002; Six et al., 2006; Thiet et al., 2006). Hormis cette comparaison entre les deux domaines microbiens (bactéries et champignons), peu de données dans la littérature font état de la diversité taxinomique ou/et fonctionnelle associée à la stabilisation de la matière organique dans les sols (Drissner et al., 2007). Il semble nécessaire de combler cette lacune.

Conclusion - La bibliographie ne permet pas de déterminer les effets sur la stabilisation de la matière organique du sol, de la diversité taxinomique et/ou fonctionnelle de la faune du sol et des microorganismes, au-delà des effets de groupes d'organismes particuliers tels les lombriciens et les champignons respectivement.

. Conclusion

La bibliographie disponible ne permet pas de démontrer un effet direct de la biodiversité en termes quantitatifs sur la stabilité des sols, principalement parce que les études expérimentales sont très peu nombreuses. Les effets connus concernent plutôt la présence de groupes fonctionnels, voire d'espèces, particuliers, que ce soit parmi la faune du sol (par ex. les lombriciens), les microorganismes (p.ex. les champignons) ou chez les végétaux (p.ex. les graminées pérennes de grande taille). Chez les plantes, il est possible d'identifier les traits fonctionnels favorisant la stabilité du sol, mais un éventuel effet de la diversité fonctionnelle via la complémentarité resterait à démontrer pour les mélanges plurispécifiques. La complémentarité fonctionnelle dans le temps est exploitée dans les rotations culturales.

Du point de vue de l'agriculture, l'amplitude des effets directs des modalités de gestion sur la structure des sols semble généralement supérieure à ceux que pourrait avoir la biodiversité. En revanche, une gestion incluant des apports de matières organiques peut indirectement participer à la stabilité des sols en favorisant la biodiversité des organismes du sol.

2.2.1.2. Régulation du cycle de l'eau : disponibilité à l'échelle de la parcelle et du paysage agricole

La disponibilité en eau pour l'agriculture est déterminée à l'échelle de la parcelle par les effets de la végétation et des sols sur l'évapotranspiration, la capacité de rétention en eau du sol et l'interception des précipitations, et à l'échelle du paysage par les flux latéraux (ruissellement, transferts profonds). Les effets de la diversité végétale sur ces fonctions sont analysés dans cette section. Les effets des organismes du sol sont discutés en relation avec leurs effets sur la structuration des sols traités dans la section 2.2.1.1.

. Echelle de la parcelle

Etudes expérimentales

Les plantes jouent un rôle essentiel dans le cycle de l'eau car elles prélèvent l'eau du sol et la rendent à l'atmosphère de manière contrôlée par la transpiration au travers des stomates. Ainsi, lorsqu'une forêt est coupée et remplacée par une prairie, la transpiration et les précipitations locales peuvent être réduites de moitié (Brauman et al., 2007). Cependant les connaissances actuelles ne permettent pas de quantifier les effets du nombre d'espèces d'une forêt ou d'une prairie sur l'évapotranspiration,

l'infiltration ou l'interception. Il existe en effet très peu d'études ayant analysé expérimentalement les effets de la diversité végétale sur le cycle de l'eau.

Néanmoins un effet indirect de la diversité végétale peut être prédit puisque les systèmes les plus divers tendent à produire des couverts plus importants et une biomasse plus forte (cf. 2.2.2.1.), ce qui conduirait à une augmentation de la transpiration (Pfisterer et al., 2005). De la même manière, on peut prédire par effet indirect de la diversité végétale une augmentation de l'interception des précipitations et de l'absorption de l'eau. En effet, ces processus augmentent avec le recouvrement, la biomasse aérienne et souterraine, et la longueur de racines fines (Gross et al., 2008). Si l'ensemble de ces paramètres tendent à augmenter avec la richesse spécifique et en particulier la présence de légumineuses (Spehn et al., 2005), alors une augmentation de l'interception des précipitations et de l'absorption de l'eau, et donc un effet négatif sur l'humidité du sol sont attendus. Une manipulation du nombre d'espèces de prairie au Portugal a en effet montré une augmentation de l'humidité du sol superficiel, aux dépens de celle des couches inférieures, en réponse à l'augmentation du nombre d'espèces. Cette humidification était aussi associée à une augmentation de la transpiration et des échanges hydriques (Caldeira et al., 2001).

Bien que ceci ait été largement étudié pour les espèces ligneuses (Fischer et al., 2004; Monclus et al., 2006), l'effet de la **diversité génétique** des couverts végétaux cultivés (par exemple de mélanges variétaux) sur le cycle de l'eau n'a pas été analysé expérimentalement.

La composition spécifique des communautés prairiales influence l'humidité des sols *via* les **caractéristiques fonctionnelles moyennes des couverts**, telles que leur biomasse (vivante et litière) et leur surface foliaire, qui influent sur l'interception des précipitations et sur la transpiration, et leur morphologie racinaire (architecture et longueur totale de racines) qui détermine la capacité d'absorption de l'eau du sol (Gross 2007, et références citées par Eviner & Chapin, 2003). Sous climat méditerranéen en particulier, la présence de groupes de plantes ayant des phénologies différentes peut conduire à une augmentation de l'utilisation de la ressource en eau (Hooper & Vitousek, 1998).

Le mélange de plusieurs types fonctionnels de plantes, notamment avec des profondeurs d'enracinement diversifiées et/ou des phénologies différentes permet donc une meilleure exploitation de la ressource hydrique, donc une plus forte évapotranspiration et une diminution du ruissellement et du drainage profond.

Les **espèces exotiques invasives** fournissent une illustration de ces effets. Dans les prairies nord-américaines, le remplacement des graminées pérennes natives par des annuelles exotiques à cycle précoce (par ex. *Bromus tectorum*, *Bromus diandrus*, *Cynosurus echinatus*) réduit l'évapotranspiration et préserve donc l'humidité du sol pendant la période estivale (Borman et al., 1992; Holmes & Rice, 1996; Kremer & Running, 1996), bien que dans certains cas l'effet soit inverse (*Centaurea solstitialis* ; Dukes, 2000; Gerlach, 2000). La baisse d'évapotranspiration peut aussi avoir des effets négatifs, en favorisant le ruissellement (cas de *Centaurea maculosa* ; Lacey et al., 1989). Les ligneux exotiques quant à eux sont réputés pour leurs effets négatifs sur la disponibilité en eau suite à l'augmentation de l'évapotranspiration qu'ils causent (Le Maître et al., 2000; Dukes & Mooney, 2002; Dukes & Mooney, 2004).

La bibliographie ne fournit par contre aucun élément permettant d'apprécier quantitativement les effets de la **diversité de la faune du sol** sur la disponibilité en eau, et notamment la capacité de rétention de l'eau par les sols. On peut seulement inférer que si la diversité fonctionnelle favorise la porosité et la structuration des sols (cf. 2.2.1.1.), l'infiltration pourra alors être améliorée.

S'il semble manifeste que la **microflore**, comme la microfaune d'ailleurs, par leurs activités améliorent la structure du sol et la circulation de l'eau favorisant ainsi la disponibilité de cette dernière pour les plantes (Gobat et al., 1998; Bossuyt et al., 2001), la causalité entre la biodiversité de la microflore (respectivement de la microfaune) et la nutrition en eau de la plante n'est pas clairement mise en évidence (Brussaard et al., 2007). Cependant les champignons, notamment les champignons mycorrhizogènes ont, selon leur appartenance taxinomique et fonctionnelle, des aptitudes variables pour faciliter la nutrition hydrique des plantes (Marulanda et al., 2003; Auge, 2004; Allen, 2007). Le niveau de tolérance du trèfle aux périodes de sécheresse par exemple est conditionné par le type de champignons endomycorrhizogènes avec lequel la plante a réalisé la symbiose (Meddich et al., 2000).

Application à l'agriculture

Adventices : Dans les systèmes de culture, la ressource en eau est gérée par des pratiques culturales (drainage, irrigation, hersage, sarclage, binage) de manière à optimiser le rendement des cultures. Néanmoins, l'eau constitue souvent une ressource limitante lors de la présence concomitante d'adventices et de la plante cultivée qui vont utiliser au même moment et dans les mêmes horizons de sols (pas de différenciation phénologique). La bibliographie comprend donc essentiellement des études sur les relations de compétition ou sur les méthodes d'apport de la ressource (Duthil, 1973). Le phénomène est surtout connu pour les cultures de printemps où la limitation en eau peut se faire sentir de la germination jusqu'à la production finale. La compétition interspécifique réduit la biomasse finale des différentes espèces par réduction de l'efficacité de la photosynthèse (Szente et al., 1993). Mais c'est généralement dès le début du cycle de développement que les phénomènes de compétition peuvent être observés du fait d'une meilleure occupation du sol par le système racinaire des adventices dans les horizons de surface (Sadeghi et al., 2007) et d'une réduction de la biomasse foliaire de la plante cultivée (Mortensen et Coble, 1989), ce qui réduit dans un second temps l'efficacité de la culture dans son occupation du milieu (compétition pour la lumière). **Dans le cas des adventices à cycle synchrone avec la plante cultivée, la diversité végétale qu'elles constituent est donc un handicap à la production agricole lorsque la ressource en eau est limitante.**

A contrario, l'utilisation de cultures associées peut permettre une meilleure utilisation de la ressource en eau grâce d'une part à un étagement du système racinaire des espèces présentes et d'autre part à un effet ombrage d'une espèce sur l'autre qui peut diminuer la demande en eau (ETP) et donc augmenter la production de biomasse au final. Les cultures intercalaires et de couverture limitent aussi l'évaporation du sol aux périodes sensibles (estivale), en particulier lorsque la culture principale n'est pas en croissance ou a déjà été récoltée, ce qui permet une meilleure rétention de l'eau dans la parcelle. Mais une bonne connaissance de la biologie et de la physiologie des espèces en présence permettant une utilisation graduelle de la réserve reste indispensable pour tirer partie de ces complémentarités fonctionnelles dans le contexte de la production agricole (Duthil, 1973; Dupraz, 2005). De la même manière, en jouant sur la complémentarité des systèmes racinaires entre années cette fois, les **rotations culturales** utilisent mieux les ressources en eau du sol que des monocultures.

L'effet positif de la différenciation des profondeurs d'enracinement et de phénologie sur l'utilisation de la ressource hydrique est également exploité en **agroforesterie**, en particulier dans le cas des *dehesas* ou *montados* de la péninsule ibérique.

Sous climat méditerranéen ou semi-aride où le couvert est discontinu, notamment dans les **parcours**, l'**hétérogénéité spatiale** structurée par la distribution des ligneux joue un rôle clé dans le fonctionnement hydrologique (Ludwig et al., 2005). Les îlots formés par les ligneux conduisent à une rétention d'eau supérieure à celle d'un couvert homogène avec la même proportion de ligneux. Cette amélioration de la disponibilité en eau favorise la productivité fourragère (Ludwig et al., 1999). Cette propriété est notamment exploitée dans les systèmes où les ligneux sont manipulés par la gestion, tels que l'agroforesterie, y compris les *dehesas* et *montados* (Joffre et al., 1999). A l'accès aux ressources en eau plus profondes (cf. supra), s'ajoutent les effets de l'ombrage qui limite l'évapotranspiration, et une amélioration de la qualité des sols *via* l'augmentation de teneur en matière organique, qui permet une meilleure capacité de rétention de l'eau.

. Echelle du paysage

A l'échelle du paysage, nombre d'études ont montré un effet des variations de couvert forestier total sur la disponibilité en eau pour les parcelles en aval (synthèse par Brauman et al., 2007). Cependant, peu d'études ont pu quantifier formellement les effets de la diversité spatiale. L'hétérogénéité spatiale du paysage influe sur l'évapotranspiration et les transferts d'eau des sols vers l'atmosphère lorsqu'elle se place sur des échelles relativement vastes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Ma et al., 2007). La présence de structures linéaires boisées (par ex. haies) produit à la fois une interception des flux latéraux et une augmentation de l'évapotranspiration. La présence de haies en bordure des parcelles cultivées contribue en effet de façon significative à la réduction du vent (effet mécanique) et de l'ETP (effet physiologique) (d'après Duthil, 1973). En ralentissant le déplacement des masses d'air,

la haie régule les températures et maintient l'état hygrométrique du milieu pendant les heures les plus chaudes. L'efficacité de la haie brise-vent dépend néanmoins de son orientation, de sa perméabilité, de sa hauteur et de la nature des espèces implantées.

. Conclusion

La diversité végétale peut être gérée pour améliorer la ressource en eau pour la production agricole, que ce soit en culture annuelle, pérenne ou en prairie permanente, ou encore en agroforesterie. La disponibilité en eau est contrôlée par la biomasse et les traits fonctionnels moyens des couverts (surface foliaire, longueur de racines). La complémentarité fonctionnelle entre espèces cultivées ou non, notamment en ce qui concerne les profondeurs d'enracinement et la phénologie, permet d'augmenter la ressource disponible. Inversement, il est nécessaire de contrôler les espèces d'adventices ou exotiques qui ont un cycle synchrone avec les cultures et/ou un même profil racinaire.

La présence et la diversité des organismes du sol et en particulier des ingénieurs de l'écosystème, par leur influence sur la structure du sol et sur l'infiltration de l'eau, peuvent contribuer à limiter les phénomènes de ruissellement et à ainsi à augmenter la rétention en eau.

L'eau apparaît comme un facteur affectant la diversité microbienne, mais peu d'information concerne directement le rôle que la biodiversité microbienne peut avoir sur la disponibilité de l'eau, si ce n'est sa qualité sanitaire.

Enfin, la diversité du paysage, et notamment de sa composante boisée (y compris les haies), est un élément important à gérer pour maîtriser la ressource en eau pour la production agricole. En effet, les ligneux ont à la fois des effets négatifs sur la disponibilité en eau au sein de parcelles et des effets positifs via la limitation de l'évapotranspiration potentielle. Le bilan de leur action est difficilement prévisible a priori.

2.2.1.3. Fertilité des sols

La fertilité des sols est influencée par un ensemble de processus biotiques qui peuvent augmenter ou diminuer la disponibilité des nutriments pour la croissance des plantes : décomposition et minéralisation de la matière organique, processus de transformations élémentaires et de solubilisation, immobilisation par la microflore, fixation atmosphérique de l'azote (en particulier *via* la symbiose bactéries-légumineuses), absorption du phosphore *via* les symbioses mycorhiziennes, et prélèvement par les plantes.

. Décomposition et minéralisation de la matière organique

(a) Plantes : diversité de la matière organique et décomposabilité

La **diversité spécifique des litières** conduit dans une majorité de cas (67% des cas analysés dans une récente méta-analyse ; Gartner & Cardon, 2004) à des effets non-additifs sur leur décomposition. Soit, dans la plupart des cas, la décomposition est plus rapide que la moyenne des vitesses de décomposition des espèces constitutives, *via* des transferts de nutriments au sein du matériel en décomposition, et/ou une amélioration de la structure physique du substrat, et/ou une stimulation des activités des organismes du sol. Soit elle est au contraire ralentie, en particulier si une ou plusieurs espèces émettent des composés inhibiteurs (composés secondaires polyphénoliques, par ex.).

Dans des prairies semées avec des niveaux de richesse spécifique croissants, la **décomposition de matériel standard**, qui mesure le pouvoir de décomposition du milieu sous l'effet de ces communautés végétales, n'est pas toujours plus rapide avec une richesse croissante (Spehn et al., 2005). Cet effet n'est pas expliqué par la présence et l'abondance relative des légumineuses dans les communautés. La diversité spécifique et la composition des prairies ne semblent donc pas influencer l'environnement (abiotique et biotique) de décomposition. Elles n'influencent pas non plus la vitesse de décomposition ou la décomposabilité des litières des communautés elles-mêmes, même lorsque

leur teneur en azote augmente. La décomposition apparaît contrôlée par l'identité des espèces et/ou des groupes fonctionnels présents dans les mélanges.

Une couverture de **légumineuses** favorise effectivement la décomposition et la minéralisation des résidus de cultures céréalières (Breland, 1994 – décomposition de couverts de trèfle ; Odhiambo & Bomke, 2000; Rosecrance et al., 2000), bien que l'amplitude des effets positifs dépende à la fois de la légumineuse et de la céréale ou la graminée fourragère en mélange (Odhiambo & Bomke, 2000).

Plusieurs études récentes ont montré que la décomposabilité des litières de friches culturales et de prairies permanentes était expliquée par les propriétés moyennes des couverts, en particulier les **propriétés des feuilles des espèces dominantes** (teneurs en azote et lignine ; résistance à l'étirement ; Cortez et al., 2007; Quested et al., 2007; Fortunel et al., in press). Ces effets se répercutent sur l'accumulation de litière sous prairie (Quétier et al., 2007) et la séquestration de nutriments (azote et phosphore) dans les litières (Kazakou et al., 2007).

Enfin, l'effet des variations de **diversité génétique** sur la décomposition de la litière dans les cultures pérennes n'a pas été abordé expérimentalement. Ceci pourrait potentiellement avoir un effet important lorsque diverses variétés ou divers génotypes d'espèces fourragères diffèrent par leurs propriétés physico-chimiques (par ex. teneur en tannins, lignine, ratio C/N), comme ceci a été montré dans le cas d'espèces ligneuses (Madritch & Hunter, 2002; Madritch & Hunter, 2003; Madritch & Hunter, 2004).

Conclusion - On dispose d'un corpus de connaissances relativement important démontrant que ce n'est pas la diversité spécifique (ou fonctionnelle) au sens purement quantitatif du terme qui augmente la décomposition des litières, mais la composition chimique des espèces, et les éventuelles interactions (positives ou négatives) biochimiques entre litières de différentes espèces qui déterminent la vitesse de décomposition. On peut néanmoins retenir que la présence de légumineuses, en prairie ou comme culture de couverture, peut favoriser la décomposition, alors que la présence d'espèces avec de fortes teneurs en composés complexes, dont en particulier la lignine, a un effet inhibiteur.

(b) Effets de la diversité de la faune du sol sur la décomposition et la minéralisation du carbone

Analyse globale

L'effet de la diversité des organismes du sol sur la décomposition et la minéralisation du carbone a été testé essentiellement dans des systèmes artificiels, c'est-à-dire en microcosmes constitués de sol et de litières (résidus végétaux provenant de plantes annuelles ou pérennes) pendant des durées variables allant de quelques jours à plusieurs années. La décomposition est le plus souvent quantifiée comme la perte de masse de la litière au cours du temps.

Dans la mesure où de nombreux types d'organismes du sol contribuent à la décomposition de la matière organique fraîche ou la matière organique du sol, différents types de diversité ont été manipulés, et ce, pour différents types d'organismes.

Sur les sept études analysées traitant des effets de la biodiversité des organismes du sol sur la performance du processus de décomposition de matières organiques fraîchement apportées au sol, une augmentation de la diversité conduit à une augmentation de la perte de masse de litière sur la durée de l'expérience dans six cas, elle est sans effet dans quatre cas, et négative dans un cas.

D'autres études évaluent la décomposition au travers de mesures de la minéralisation du carbone (et du dégagement de CO₂). Aucune tendance ne sort de l'effet de l'augmentation de la diversité des organismes de la micro-, de la méso et de la macrofaune sur cette mesure (dans deux cas, diminution du dégagement de CO₂ lorsque la diversité augmente; dans quatre cas, effet nul ; dans trois cas, effets positifs). Toutefois le regroupement de ces études a peu de sens car les types d'organismes manipulés diffèrent tout comme les niveaux de diversité manipulés ; et les effets sont mesurés à des échelles de temps différentes.

En présence de plusieurs groupes fonctionnels (vers de terre, isopodes, chilopodes), le nombre d'espèces n'influe pas sur la décomposition. C'est l'augmentation de la diversité fonctionnelle qui augmente la fonction (Heemsbergen et al., 2004 ; Figure 2.2-1).

Décomposition de la litière Effet net de la diversité

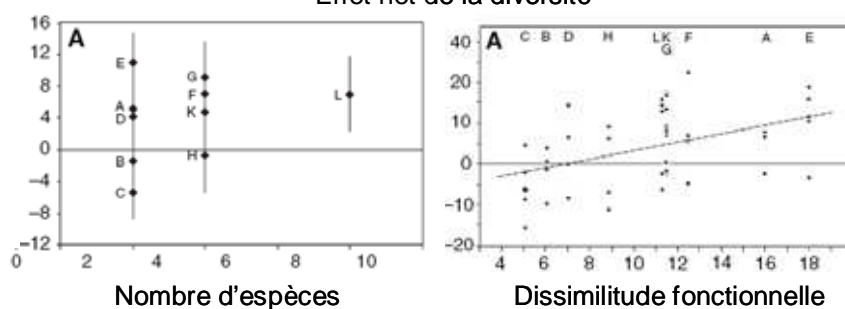


Figure 2.2-1. Effets de la diversité de la macrofaune du sol sur la décomposition de la litière. En présence de plusieurs groupes fonctionnels (vers de terre, isopodes, chilopodes), le nombre d'espèces n'influe pas sur la décomposition. C'est l'augmentation de la diversité fonctionnelle qui augmente la fonction. D'après Heemsbergen et al., 2004.

Analyse détaillée

Augmentation de la richesse spécifique au sein d'un taxon. Plusieurs expériences ont comparé l'effet d'une seule espèce de collemboles à celui de plusieurs espèces présentes simultanément : en général l'augmentation du nombre d'espèce est sans effet sur la perte de masse d'une litière (Cortet et al., 2002); Cragg et Bardgett, 2001; Faber et Verhoef, 1991). Cragg et Bardgett (2001) montrent que dans certains cas une augmentation de la richesse spécifique s'accompagne d'une augmentation de la décomposition. Toutefois, le plus souvent la décomposition dépend plus des espèces présentes que du nombre d'espèces. En particulier, elle dépend plus des **caractéristiques écologiques de l'espèce dominante** et n'est pas simplement fonction du groupe trophique ou de la biomasse (Figure 2.2-2). De même, pour les vers de terre, Postma-Blaauw et al. (2006) montrent que le niveau de décomposition dépend plus des espèces présentes que de leur nombre.

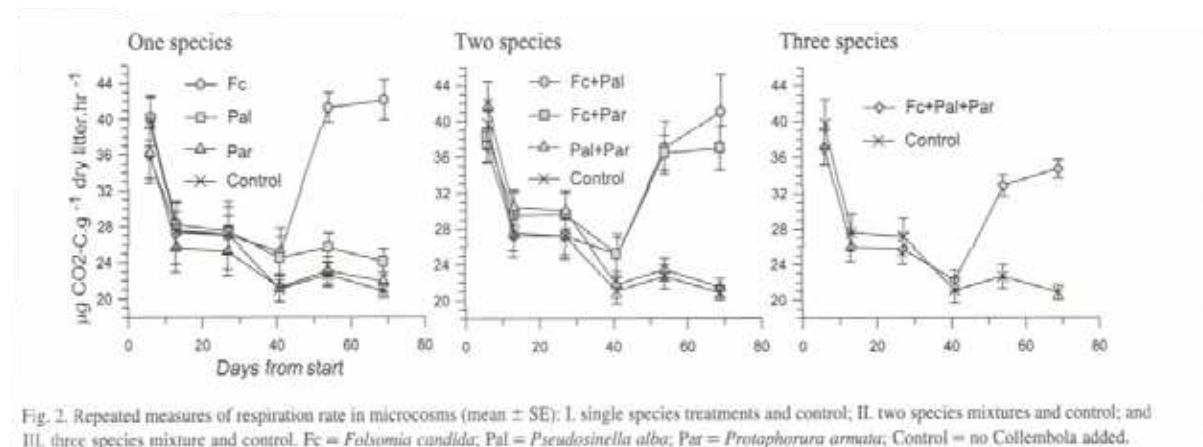


Figure 2.2-2. Mesures répétées de taux de respiration en microcosmes. Traitements à une, deux ou trois espèce(s) de collemboles, comparés au témoin sans introduction de collemboles (Cragg & Bardgett, 2001).

La respiration du sol n'est pas liée au nombre d'espèces de collemboles présentes mais est liée à la présence d'espèces clés : dans ce cas, la présence de *Folsomia candida*, seul ou en association avec d'autres espèces, est responsable de plus forts taux de respiration.

Augmentation de la richesse spécifique de différents types d'organismes ou du nombre de types d'organismes. Dans une expérience en microcosmes, Griffiths et al. (2000) ont manipulé la diversité des microorganismes et de la microfaune (protozoaires, nématodes) en la réduisant par fumigation ; une plus forte décomposition est mesurée pendant environ 100 jours lorsque la biodiversité (richesse spécifique) est réduite, puis la décomposition redevient identique quelle que soit la diversité des organismes du sol. Dans une expérience comparable incluant microorganismes et protozoaires, aucun effet de la modification de la diversité n'est mesuré sur la décomposition (Griffiths et al., 2001).

De même, l'augmentation de la richesse spécifique des consommateurs primaires en présence de prédateurs (trois espèces de nématodes bactériovores plus trois espèces de nématodes fongivores *versus* une espèce de bactériovores plus une espèce de fongivores) est sans effet sur la décomposition (Mikola et Setälä, 1998b). Là encore, les effets dépendent plus des espèces présentes que de leur nombre.

La présence d'un enchytréide détritivore, en plus de 5 espèces de collemboles, n'a pas d'effet sur la perte de masse de la litière (Cortet et al., 2002).

Lorsque la macrofaune est présente, en plus de la mésofaune et de la microfaune, dans les dispositifs expérimentaux conduits par Bradford et al. (2002), la décomposition est plus forte. De même, Coûteaux et al. (1996) montrent un effet positif de l'augmentation de la diversité, la décomposition étant la plus importante lorsque tous les organismes suivants sont présents : microflore et protozoaires, nématodes, collemboles et isopodes.

Heemsbergen et al. (2004) montrent que ce n'est pas l'augmentation du nombre d'espèces de macrofaune qui génère une augmentation des taux de décomposition mais la présence simultanée d'espèces présentant une dissimilitude fonctionnelle importante (Figure 2.2-3).

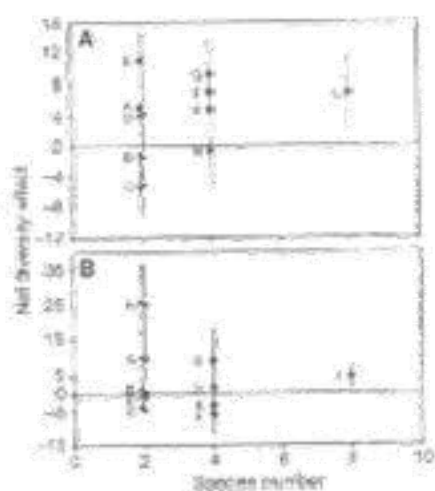


Fig. 1. Net diversity effect on soil respiration (A) and leaf litter mass loss (B) in relation to species number. Each dot represents a treatment (mean $n = 5$ per treatment); error bars represent standard errors. Letters next to the dots refer to the actual species combination given in table S1. A non-significant regression between species number and soil respiration (linear regression, $F_{1,10} = 1.46$, $P = 0.22$) and leaf litter mass loss (linear regression, $F_{1,10} = 0.29$, $P = 0.60$) indicates that negative or positive net diversity effects were not related to species number.

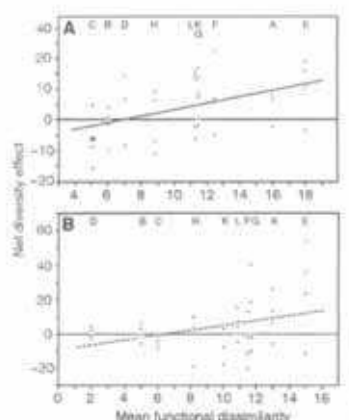


Fig. 2. Net diversity effect on soil respiration (A) and leaf litter mass loss (B) in relation to mean functional dissimilarity (10) of species in the community. Each series of dots represents a treatment ($n = 5$ replicates per treatment; some dots overlap). Letters at the top of the figure refer to the species combination given in table S1 (10). A significant positive regression between the mean functional dissimilarity of the communities and the net diversity effect for soil respiration (linear regression, $F_{1,10} = 11.97$, $P = 0.001$) and leaf litter mass loss (linear regression, $F_{1,10} = 7.48$, $P = 0.009$) indicates that positive net diversity effects are more pronounced in communities consisting of functionally dissimilar species. Functional dissimilarity was related to neither species number nor taxonomic group number.

Figure 2.2-3. A gauche : Effet de la diversité sur la respiration et la perte de masse de la litière en relation avec le nombre d'espèces. A droite : Effet de la diversité sur la respiration et la perte de masse de la litière en relation avec la dissimilitude fonctionnelle. D'après Heemsbergen et al. 2004.

La respiration du sol et la perte de masse de litière ne sont pas corrélées au nombre d'espèces de macro-détritivores présentes (plusieurs espèces de vers de terre, plusieurs espèces d'isopodes, plusieurs espèces de chilopodes et plusieurs espèces de diplopodes) mais sont reliées à la dissimilitude fonctionnelle. Plus les taxons présents incluent des taxons présentant une dissimilitude fonctionnelle importante, plus la respiration et la perte de masse de la litière sont élevées. La dissimilitude fonctionnelle n'est pas liée au nombre d'espèces ni au nombre de groupes taxinomiques.

Augmentation de la longueur de la chaîne trophique ou de la richesse fonctionnelle. La présence de consommateurs primaires, en plus de la microflore, peut avoir un effet positif (nématodes microbivores ; Mikola et Setälä, 1998a) ou négatif (collemboles : Cortet et al., 2002) sur la décomposition et la minéralisation du C. Dans ces deux expériences, la présence d'un prédateur (un acarien prédateur et un nématode prédateur respectivement) des consommateurs primaires inverse

l'effet sur la décomposition ou la minéralisation du carbone. De même que Cortet et al. (2002), Vreeken-Buijs et al. (1998) montrent un effet positif de la présence de microarthropodes prédateurs des microarthropodes fongivores sur la décomposition.

Stabilité de la fonction décomposition après un stress. Les études présentées jusque-là ont porté sur la performance de la fonction de décomposition, quelques travaux abordent l'aspect de la stabilité de la fonction suite à des perturbations.

Dans une première expérience, Griffiths et al. (2000) montrent qu'en conséquence de la diminution de la diversité des microflore, microfaune et mésofaune (microorganismes et protozoaires, nématodes, rotifères et enchytréides) obtenue par fumigation du sol, la décomposition devient moins stable (résistance et résilience) à des perturbations ou à des stress (pollution au cuivre et chaleur). Toutefois, cet effet est attribué "au premier stress" que constitue la fumigation (utilisée pour réduire la diversité) plus qu'à la diminution de la diversité elle-même. Une expérience ultérieure, étudiant également l'effet d'une réduction de la diversité de la microflore et de la microfaune (obtenue par dilution), ne montrent aucun effet de cette réduction sur la stabilité de la décomposition, ce qui souligne le caractère redondant de la diversité fonctionnelle associée à la décomposition (Griffiths et al., 2001a).

Enfin, en utilisant comme moteur de modification de la diversité du sol non plus une méthode expérimentale mais des conditions environnementales ou culturelles différentes, Griffiths et al. (2001b) n'ont pas mis en évidence d'effet de différents déterminants de la diversité (diversité végétale faible ou forte ; parcelle en agriculture biologique *versus* en mode conventionnel ; site non pollué *versus* site pollué par de hydrocarbures) sur la stabilité de la décomposition. La décomposition a toutefois été stimulée dans le site pollué aux hydrocarbures comparativement au site non pollué (pas de relation directe avec une diversité modifiée).

Synthèse

La **complexité des relations entre décomposition de la matière organique et organismes du sol** est très importante du fait de la diversité des organismes potentiellement impliqués ; si une modification de la diversité n'a pas d'effet sur la fonction cela peut être pour un grand nombre de raisons qui ne peuvent pas toutes être testées expérimentalement.

On constate pour la macrofaune, pour la mésofaune également, mais plus encore pour la microfaune (et en particulier les nématodes) que le nombre d'espèces ré-introduites dans les expérimentations est en général beaucoup plus faible que le nombre d'espèces présentes dans les agro- ou écosystèmes, ce qui limite la portée de ces études.

L'augmentation de la richesse spécifique des organismes du sol permet dans une majorité des cas d'augmenter la décomposition. Toutefois, différentes études ont montré que quelques espèces sont suffisantes en laboratoire pour assurer une décomposition réalisée dans la nature par un très grand nombre d'espèces (Swift (1976) et Giller et al. (1997) cités par Swift et al., 2004), ce qui indique une **forte redondance fonctionnelle**.

En effet, l'impact de la diminution de la richesse spécifique de la mésofaune du sol sur le fonctionnement de la communauté des détritivores est généralement faible et peut être prédit si l'on connaît la **position dans la chaîne trophique des espèces perdues et le nombre d'espèces fonctionnellement similaires** appartenant au même groupe trophique qui restent présentes. Ces résultats supportent l'hypothèse d'une forte redondance fonctionnelle au sein de chaque groupe trophique de la microfaune et mésofaune des sols et de fortes différences fonctionnelles entre les organismes.

A contrario, il arrive qu'en l'absence de certains taxons, la décomposition soit bloquée. Hoogerkamp et al. (1983) relatent l'accumulation de matières organiques en surface du sol en l'absence de *Lumbricus terrestris*. Dans ces polders des Pays-Bas, les résidus végétaux ne se décomposent pas, bien qu'il y ait de nombreux autres décomposeurs. Il existe donc également des **espèces clés** indispensables qui dépendent des conditions climatiques, du substrat, de la nature des ressources organiques à décomposer.

Conclusion - De même que pour les plantes, les études concernant les effets de la diversité de la faune du sol sur la décomposition montrent que ce n'est pas le niveau de richesse spécifique de ces organismes qui conditionne le degré et la vitesse de décomposition, car il existe d'une part une redondance fonctionnelle qui peut être importante au sein de certains groupes (de la microfaune en particulier) mais également des espèces clés (mésafaune : certains enchytréides ; macrofaune : certains lombriciens) qui peuvent se montrer déterminantes.

(c) Intérêt de la biodiversité microbienne pour la décomposition de la matière organique

La décomposition de la matière organique est un processus clé équivalent à celui de production primaire dans le fonctionnement de l'écosystème. La micro- et la mésofaune interviennent dès le début du processus par une action mécanique indispensable. La réalisation d'assemblages indique que le **nombre de niveaux trophiques, le type d'espèces et la présence de certaines espèces majeures**, clés, au sein de la communauté déterminent la réalisation de cette fonction détritiver, alors que l'importance de la diversité taxinomique au sein des groupes fonctionnels réalisant une même étape dans le processus n'est pas établie (Hattenschwiler et al., 2005). Parmi les décomposeurs, les **champignons saprophytes** jouent un rôle essentiel dans les cycles des nutriments et du carbone en particulier grâce à leur production d'enzymes extracellulaires (Setälä & McLean, 2004; Six et al., 2006). La **richesse spécifique des champignons décomposeurs** présents dans une litière est très importante. Des consortiums multi-spécifiques colonisent un même résidu organique pour dégrader les substrats les plus récalcitrants (lignine, cellulose...) et sont suivis par d'autres consortiums poursuivant la dégradation de substrats devenus accessibles et assurent, grâce à cette **complémentarité fonctionnelle**, une décomposition complète de la matière organique et la réalisation des cycles biogéochimiques (Swift et al., 1998). Cette richesse spécifique cache une **redondance fonctionnelle importante** (Deacon et al., 2006). Des expérimentations réalisées en microcosmes et reposant sur des assemblages de plus en plus complexes de taxons fongiques (de 1 à 43) confirment la redondance fonctionnelle observée en situation de diversité forte, mais soulignent également **la fragilité de cette redondance lorsque la diversité est plus faible** (Setälä & McLean, 2004). Néanmoins, les consortiums de décomposeurs sont sensibles aux perturbations, à la pollution et aux changements de conditions environnementales, en particulier à l'activité de la mésofaune (collembole, Enchytraeidae oligochaete, acariens) et sont donc en constant déséquilibre (van der Heijden et al., 2004). Une réduction de la diversité microbienne consécutive à des perturbations externes (applications répétées de sulfate de cuivre) conduit à une diminution du taux de décomposition de la matière organique (Kuan et al., 2006). Il semble donc essentiel que la biodiversité des champignons saprophytes décomposeurs de la matière organique dans un agroécosystème, notamment prairial, soit préservée et maintenue pour assurer le bon fonctionnement de ce cycle (Deacon et al., 2006). D'autres expériences en conditions contrôlées précisent à l'inverse que les conséquences d'une réduction de la diversité peuvent être tamponnées par une grande variabilité de la nature des composants de la matière organique (Tiunov & Scheu, 2005). Il a été montré cependant que dans des systèmes prairiaux où la pression de pâturage est forte, la diversité microbienne diminue, et la part relative des bactéries dans le processus de décomposition devient prépondérante par rapport à celle des champignons, dominants dans les systèmes peu ou pas pâturés (Bardgett et al., 2001).

En grande culture, la qualité de la décomposition de la matière organique intervient dans le mode de gestion des résidus. Une diversité bactérienne importante est associée à la dégradation de résidus difficiles comme les pailles de blé, alors qu'une plus faible diversité bactérienne est associée à la décomposition de résidus plus facilement décomposables comme le ray-grass (Dilly et al., 2004).

Conclusion - La décomposition de la matière organique dans le sol repose sur un réseau biotique comprenant de multiples niveaux trophiques interdépendants. Chacun de ces niveaux est assuré par une grande diversité taxinomique de microorganismes représentant des groupes fonctionnels au sein desquels les champignons ont un rôle majeur. Ces groupes fonctionnels multi composants fournissent chacun une même fonction et permettent la réalisation du cycle de décomposition indépendamment d'une éventuelle érosion de la diversité taxinomique jusqu'à un seuil minimal, en dessous duquel le service écologique ne sera plus rendu.

. Dynamique des nutriments : transformations élémentaires, solubilisation

(a) Effets de la diversité de la faune du sol sur la minéralisation des nutriments

L'effet de la diversité des organismes du sol sur la minéralisation des nutriments dans le sol a été étudié principalement pour l'azote, en microcosmes. Cinq études sur les treize recensées concernent des systèmes forestiers. Les durées des études sont très variables, d'environ un mois à trois ans. Tout comme pour la décomposition, de nombreux organismes du sol appartenant à différents groupes fonctionnels et taxinomiques peuvent contribuer de façon significative à la minéralisation de l'azote. Les différentes études sur le sujet concernent l'ensemble de ces organismes et les modifications de diversité sont de plusieurs types (richesse spécifique au sein d'un taxon, diversité fonctionnelle au sein d'un taxon, longueur de la chaîne trophique, etc.).

Il est difficile d'évaluer la minéralisation de l'azote dans le sol dans la mesure où l'azote présent sous forme minérale est peu stable dans le sol. On mesure une teneur en N-minéral et non la minéralisation elle-même. C'est pourquoi il est souvent plus pertinent de mesurer l'effet sur la croissance de la plante, car en condition de nutrition azotée limitante la plante va pouvoir exploiter l'azote minéral disponible compatible avec ses besoins. Souvent les études ont également pour objectif de déterminer l'effet de la diversité des organismes du sol sur la production végétale et dans ce cas, des plantules de plantes annuelles ou pérennes sont également présentes dans les dispositifs ; ces végétaux utilisent l'azote minéral pour leur nutrition et modifient sa disponibilité dans le sol. Nous avons donc séparé les résultats des études avec plantes des études sans plante.

Treize études abordent les effets de la biodiversité des organismes du sol sur la minéralisation de l'azote (mesurée par les teneurs en azote minéral N-NO_3^- et N-NH_4^+ dans le sol ou dans les lessivats provenant du sol au cours et en fin d'expérience) ; six avec plantes, six sans plantes et une avec et sans plante.

En l'absence de plante

En l'absence de plante, dans trois cas, l'augmentation de la diversité de la pédofaune n'a pas eu d'effet significatif sur la concentration finale en azote minéral dans le sol ; dans un cas, elle a eu un effet négatif ; dans deux cas, elle a eu un effet variable en fonction des taxons présents.

Si l'introduction de nématodes microbivores ou de certaines espèces de collemboles ou de groupes fonctionnels de vers de terre dans les microcosmes qui en sont dépourvus peut induire une augmentation des quantités d'azote minéralisé (Mikola et Setälä, 1998a; Cragg et Bardgett, 2001; Sheehan et al., 2006), l'augmentation de la diversité de ces organismes n'induit pas dans les expériences suivantes de modifications des concentrations en N-minéral dans le sol ou les lessivats (Postma-Blaauw et al., 2005; Cragg & Bardgett, 2001; Faber & Verhoef, 1991; Mikola & Setälä, 1998b ; Griffiths et al., 2001a).

Dans une étude, l'introduction d'un nématode prédateur des nématodes microbivores (fongivores et bactériovores) induit une diminution de la minéralisation de l'azote (Mikola et Setälä, 1998a).

Les deux études qui ont mesuré l'effet de la présence conjointe de vers de terre appartenant aux différents groupes fonctionnels (épigés, endogés et anéciques) montrent que l'effet d'une plus importante diversité (présence de plusieurs groupes fonctionnels) dépend des groupes présents. Les associations peuvent avoir un effet positif (exemple : sur la teneur en N-NO_3^- du sol pour l'association anéciques plus endogés ; Sheehan et al., 2006), neutre (exemple sur les teneurs en NO_3^- et NH_4^+ des lessivats ; Sheehan et al., 2006) ou négatif sur les quantités d'azote minéral du sol (épigés plus endogés ; Postma-Blaauw et al., 2006).

Conclusion - Dans ces études où le nombre d'espèces manipulées est faible, les effets des modifications de la biodiversité dépendent plus des caractéristiques des espèces utilisées que de l'augmentation de la richesse spécifique ou de l'augmentation de la diversité fonctionnelle.

En présence de plantes

Dans les six études réalisées en présence de plantes, quatre n'ont montré aucun effet de l'augmentation de la diversité de la pédofaune sur la concentration en azote minéral dans le sol ou les lessivats ; dans

un cas, elle a eu un effet négatif sur la quantité de N-NH_4^+ lessivé et dans deux cas sur la teneur en N-minéral total du sol.

La présence conjointe des collemboles et des nématodes microbivores n'induit pas de modification de la minéralisation de l'azote comparativement au cas où ces deux groupes sont présents isolément (Bardgett et Chan, 1999).

Les autres études concernent des manipulations de la micro- et mésofaune, essentiellement collemboles et acariens, et contrairement aux études précédemment citées, elles font intervenir dans les traitements les plus divers un grand nombre d'espèces, comparable au nombre d'espèces présentes dans les sols naturels. La diversité maximale dépasse les 20 espèces et concerne plusieurs groupes d'organismes dans les études de Laakso et Setälä (1999), Cole et al. (2004), Liiri et al. (2002a, 2002b).

Setälä et al. (1998) et Laakso et Setälä (1999) montrent que la structure de la communauté de la mésofaune (ou la longueur de la chaîne trophique, et en particulier la présence de prédateurs des organismes microbivores) ne contrôle que faiblement la minéralisation des nutriments.

En complément de ces résultats d'expériences, les résultats de modélisation obtenus par Hunt et Wall (2002) sont également intéressants. Sur les quinze groupes fonctionnels introduits dans le modèle, seulement deux (bactéries et champignons saprophytes) induisent une disparition des autres groupes. Et sur les six délétions qui affectaient l'abondance des autres groupes seulement trois (bactéries, champignons, nématodes phytophages) induisaient une différence de plus de 10% d'une fonction de l'écosystème dont la minéralisation de l'azote (et la production primaire). Ces résultats pointent une fois de plus la **redondance fonctionnelle** au sein des organismes du sol lorsque les conditions du milieu sont maintenues inchangées.

*Conclusion - Les effets des modifications de la biodiversité de la pédofaune sur la minéralisation de l'azote sont variables et dépendent plus des caractéristiques des espèces utilisées que de l'augmentation de la richesse spécifique ou de la diversité fonctionnelle. Ces études mettent également en évidence l'importance des **traits d'histoire de vie des espèces au sein d'un groupe fonctionnel**. Des organismes appartenant au même groupe taxinomique et/ou trophique mais présentant des traits d'histoire de vie et des écologies différents (comme par exemple au sein des nématodes bactériophages, des collemboles ou des vers de terre) ont des effets différents sur la minéralisation de l'azote (Faber et Verhoef, 1991; Postma-Blaauw et al., 2005, 2006). La redondance fonctionnelle sera donc fonction de la diversité ou non des traits d'histoire de vie au sein des groupes fonctionnels.*

(b) Effets de la diversité microbienne du sol sur la minéralisation des nutriments

La diversité taxinomique et fonctionnelle des microorganismes impliqués dans les étapes des cycles biogéochimiques détermine leur réalisation, assurant la mise à disposition du carbone, de l'azote, et d'une manière le recyclage des nutriments et leur minéralisation pour la croissance des plantes (Bardgett et al., 2005). Une diversité microbienne réduite a un effet négatif sur le recyclage des nutriments et le fonctionnement de l'agroécosystème à travers soit une mauvaise exploitation des composés organiques par les microorganismes, soit une réduction de la complémentarité des niches fonctionnelles (Loreau, 2001). En réalisant, en systèmes contrôlés, des assemblages de plus en plus complexes (diversité croissante) de communautés microbiennes en situation de monoculture ou de polyculture (six espèces végétales mélangées) dans un sol calcaire préalablement désinfecté, Bonkowski et Roy (Bonkowski & Roy, 2005) ont montré que les substrats carbonés les plus complexes ne sont pas ou peu décomposés par les microorganismes dans les échantillons de sol dont la diversité microbienne est faible, et que la mobilisation de l'azote présent dans la matière organique diminue dans ces mêmes sols (Bonkowski & Roy, 2005). Ces résultats sont cependant partiellement contredits par ceux obtenus par une approche analogue réalisée sur un sol de prairie, mais sans plante, et dans lequel la réduction de la diversité bactérienne aux espèces dominantes n'affecte pas la diversité fonctionnelle relative à la dénitrification et la nitrification (West & Messmer, 2006).

Conclusion - La diversité taxinomique et fonctionnelle des microorganismes impliqués dans les étapes des cycles biogéochimiques détermine leur réalisation, assurant la mise à disposition du carbone, de l'azote, et d'une manière générale le recyclage des nutriments et leur minéralisation pour la croissance des plantes.

. Bénéfices de la diversité microbienne pour la nutrition minérale des plantes

(a) Diversité microbienne et fixation d'azote atmosphérique

Les symbioses entre bactéries et plantes correspondent principalement à des symbioses fixatrices d'azote et impliquent l'actinobactérie *Frankia* avec des plantes actinorhiziennes (les alnacées par exemple) ou, en sol cultivé, des protéobactéries comme les *Rhizobium* avec de nombreuses légumineuses (Vessey et al., 2005; Downie, 2007). La réalisation de cette association symbiotique assure la transformation de l'azote N_2 de l'air en ammonium NH_3 utilisable directement par la plante pour sa croissance et notamment pour la synthèse de protéines. Les *Rhizobium* n'appartiennent pas à un phylum unique de bactéries mais à plusieurs groupes phylogénétiques dont font également partie des bactéries non-symbiotiques. Cette diversité est reflétée par le fait qu'ils appartiennent à plusieurs genres (*Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium* et *Sinorhizobium*).

L'absence de *Bradyrhizobium japonicum* dans les sols européens avant son inoculation à la fin des années 1970 était un frein à la production de soja sur le continent. Plus généralement, la culture et la productivité des protéagineux sont conditionnées par la présence de ces protéobactéries dans les sols agricoles (Catroux et al., 2001; Downie, 2007) mais également par leur diversité. Celle-ci s'entend au **niveau infraspécifique** compte tenu de la relation spécifique liant la plante hôte et l'espèce bactérienne avec laquelle s'établit la symbiose (Hartmann et al., 1998; Lafay & Burdon, 2006). Ainsi, une diversité infraspécifique a été mise en évidence au sein de l'espèce *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* réalisant la symbiose fixatrice d'azote avec le pois (*Pisum sativum*). Les différents génotypes définis par une combinaison de marqueurs génétiques neutres (espace intergénique 16S-23S de l'ADN ribosomal) et de marqueurs liés à la fonction symbiotique (le gène *nodD*, codant pour le récepteur des signaux de nodulation de la plante-hôte), vont produire des nodules de forme et de taille différentes qui vont déterminer la taille du système racinaire et des parties aériennes de la plante et en conséquence, la quantité globale d'azote fixée par la plante, même si la concentration en azote par feuille (c'est-à-dire l'efficacité de la symbiose) reste constante (Laguerre et al., 2007). Or l'abondance relative des différents génotypes de *R. leguminosarum* dans le sol est conditionnée par le précédent cultural, la monoculture de maïs affectant négativement cette diversité alors que des rotations blé-maïs la préservent (Depret et al., 2004).

La croissance et le développement des plantes non fixatrices d'azote et particulièrement du maïs, peuvent être facilités par la présence dans le sol de bactéries fixatrices libres d'azote, appartenant aux genres *Azospirillum* sp. ou *Azotobacter* sp., mais la quantité d'azote fournie aux plantes est dix fois moindre que celle notée dans le cas de l'interaction symbiotique (Figure 2.2-4). La présence de ces microorganismes dans les sols permet d'assurer un meilleur développement des plantes tout en réduisant les apports de fertilisant azoté (Barrios, 2007). Les bactéries fixatrices d'azote ont en commun un opéron dans lequel une vingtaine de gènes *nif* contrôle la synthèse d'un complexe enzymatique nitrogénase responsable de la réduction de l'azote moléculaire en ammoniac. A partir d'ADN extrait du sol, de la rhizosphère et de tissus racinaires de maïs, il a été possible d'analyser la diversité d'un de ces gènes, le gène *nifH*, et d'estimer la diversité de la communauté bactérienne fixatrice d'azote dans différentes parcelles cultivées en maïs. Il est apparu que la diversité des bactéries fixatrices libres d'azote ne se limite pas aux 2 seuls genres dominants *Azospirillum* et *Azotobacter* mais concerne également d'autres protéobactéries (*Methylocystis*, *Beijerinckia*, *Geobacter*, *Rhodovulum*, *Methylobacterium*, *Gluconacetobacter*, *Methylocella*, *Delftia*, etc) dont les rapports d'occurrence et d'abondance varient selon les compartiments sol nu, rhizosphère, tissus racinaires (Roesch et al., 2008). Cette distribution de la diversité laisse présager une présélection par la plante des bactéries pouvant se développer au voisinage et dans ses tissus racinaires. Une interaction entre l'intensité du pâturage et la diversité végétale de la prairie pourrait également affecter la structure des communautés bactériennes fixatrices d'azote ; néanmoins, les conséquences de ces modifications sur la production primaire ne sont pas établies (Patra et al., 2006).

D'autres fonctions liées au cycle de l'azote affectent la nutrition des plantes. En particulier, la première étape de la nitrification, comme l'oxydation de l'ammonium, serait réalisée par les archaebactéries plus que par les eubactéries, mais le service rendu pourrait rapidement devenir un dommage si les nitrates produits sont lessivés jusqu'aux nappes souterraines (Leininger et al., 2006).

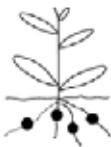


<p>System of N₂ fixation</p> <p>(N₂ → NH₃)</p> <p>and microorganisms involved</p>	 <p><u>Symbiosis</u> (e.g., <i>Rhizobium</i>, <i>Actinomycetes</i>)</p>	 <p><u>Associations</u> (e.g., <i>Azospirillum</i>, <i>Azotobacter</i>)</p>	 <p><u>Free living</u> (e.g., <i>Azotobacter</i>, <i>Klebs- ella</i>, <i>Rhodospirillum</i>)</p>	
<p>Energy source (organic carbon)</p>	<p>Sucrose and its metabolites (from the host plant)</p>	<p>Root exudates from the host plant</p>	<p>Heterotroph: Plant residues</p>	<p>Autotroph: Photo- synthesis</p>
<p>Estimates of amounts fixed (kg N ha⁻¹ yr⁻¹)</p>	<p>Legumes: 50-400 Nodulated non- legumes: 20-300</p>	<p>10-50</p>	<p>1-2</p>	<p>10-80</p>

Figure 2.2-4. Diversité et efficacité des modes de fixation biologique d'azote par différents groupes microbiens (Barrios, 2007).

Conclusion - La fixation d'azote par les bactéries du sol est une fonction distribuée dans plusieurs groupes taxinomiques, ce qui confère une certaine redondance à cette fonction. Cela ne signifie pas que cette diversité taxinomique soit inutile. Au contraire, elle assure la réalisation de la fixation symbiotique qui est dépendante d'une relation spécifique plante-bactérie. En effet, l'absence du partenaire bactérien adéquat dans le sol limite le développement de l'espèce végétale d'intérêt. De la même manière, une diversité importante de bactéries fixatrices libres d'azote constitue le pool de génotypes parmi lequel se trouveront les bactéries les mieux adaptées à la rhizosphère de la plante bénéficiant de l'azote fixé.

(b) Intérêt de la biodiversité des champignons mycorrhizogènes à arbuscules pour l'alimentation minérale des plantes

L'autre type d'association symbiotique favorable à la croissance et au développement des plantes est réalisé par des champignons mycorrhizogènes favorisant la nutrition phosphatée des plantes (Graham, 2000). Par ailleurs, la diversité des champignons endomycorrhizogènes présents dans le sol contribue à déterminer la diversité végétale (van der Heijden et al., 1998a).

Les champignons mycorrhizogènes à arbuscules (MA), ou endomycorhizes, qui forment une symbiose avec 92% des familles de plantes (Wang & Qiu, 2006), n'ont pas de spécificité d'hôte à proprement parler. Néanmoins, de nombreuses recherches ont permis de mettre en évidence que la diversité des plantes est influencée par celle des champignons MA (Grime et al., 1987; Gange et al., 1990; van der Heijden et al., 1998b; Hartnett & Wilson, 1999; Klironomos et al., 2000; Bever et al., 2001; O'Connors et al., 2002). Parmi les apports de la symbiose endomycorhizienne, l'un des plus étudiés est l'amélioration de la **nutrition phosphatée** (Smith & Read, 1997; Graham, 2000). Le phosphate étant un élément peu mobile, et fortement lié aux particules de sol, une zone de déplétion se crée rapidement autour des racines, réduisant la capacité des plantes à incorporer le phosphate (Marschner & Dell, 1994; Roose & Fowler, 2004). La symbiose endomycorhizienne permet grâce à la présence du mycélium fongique d'augmenter la zone de prospection autour des racines (Koide, 1991; Smith & Read, 1997). En effet, les hyphes du champignon MA étant plus fins (1/60) que les racines adventives des plantes, ils peuvent mieux explorer les agrégats de sol; d'autre part la taille de ce réseau peut atteindre jusqu'à 20 m par gramme de sol (Cavagnaro et al., 2005). Outre la contribution de l'extension du réseau mycélien à la structuration du sol et donc à la circulation de l'eau, de l'air et des nutriments dont bénéficient les plantes, l'étendue du réseau mycélien est un des facteurs importants influant sur la capacité des champignons MA à améliorer la nutrition phosphatée. Des travaux portant sur la différence de taille du réseau de différentes espèces de champignons MA (Cavagnaro et al., 2005), ont permis de montrer que celui-ci variait d'environ 6 m/g de sol pour *Gigaspora rosea* à 20 m/g de sol pour *Glomus intraradices*. D'autres études mesurant l'ensemble du mycélium associé avec une plante de *M. sativa* dans un système de culture bidimensionnel ont permis de montrer que l'ensemble des hyphes pouvait atteindre une longueur totale de plus de 40 m pour un isolat de *G. intraradices*, et 14 m pour un isolat de *G. mosseae* (Avio et al., 2006). Ces différences d'étendue du réseau mycélien pouvaient être corrélées avec l'influence bénéfique pour la plante, à savoir la biomasse des plantes

ainsi que le contenu en phosphate (Avio et al., 2006). Dans des expériences similaires, le poids sec de la plante était doublé après une colonisation par *G. intraradices* par rapport à une colonisation par *Gig. rosea*, et la teneur en phosphate de la plante était trois fois plus importante en présence de *G. intraradices* qu'en présence de *Gig. rosea* (Cavagnaro et al., 2005). Une situation intermédiaire était observée en présence de *G. mosseae*, tant au niveau de l'étendue du réseau mycélien que de l'apport au niveau du poids sec et de la teneur en phosphate (Cavagnaro et al., 2005). **Les champignons mycorhizogènes à arbuscules ont des modes de croissance très divers, suivant leurs positions taxinomiques avec des conséquences variables pour les espèces végétales impliquées dans la symbiose.** Les champignons appartenant au genre *Glomus* ont la majorité de leur biomasse dans les racines qu'ils colonisent rapidement, ceux du genre *Gigaspora* colonisent moins rapidement les racines et se développent surtout dans le sol (Hart & Reader, 2002) et ceux du genre *Acauslopora* ont un comportement intermédiaire (Maherali & Klironomos, 2007). D'autre part, la structure du sol influe aussi diversement sur la capacité des champignons MA à développer leur mycélium extra-radicalaire. Ainsi la taille des particules de sable influait négativement sur le développement de *G. intraradices* alors que le développement de *G. mosseae* n'était pas affecté (Drew et al., 2003). Néanmoins *G. intraradices* a des capacités de prélever du phosphate dans des zones plus distales des racines que *G. mosseae* en raison de sa capacité à étendre son réseau (Drew et al., 2003; Avio et al., 2006). En plus des différences au niveau des espèces, une grande variabilité au sein de celles-ci a aussi été observée. Ainsi en comparant le comportement de 24 isolats de 4 espèces différentes appartenant toutes au genre *Glomus*, une grande variabilité tant au niveau du développement des hyphes extra-radicalaires que dans l'apport en phosphate a été mise en évidence (Munkvold et al., 2004). Néanmoins une nette corrélation positive entre l'étendue du réseau mycélien, l'apport de phosphate et le poids des parties aérienne et racinaire est observée (Munkvold et al., 2004).

Conclusion - Les champignons mycorhizogènes à arbuscules (MA), qui forment une symbiose avec la majorité des plantes cultivées, améliorent l'alimentation hydrique et la nutrition minérale de celles-ci car ils leur fournissent l'eau et des oligo-éléments auxquels leur système racinaire (volume de sol exploré) et leur équipement enzymatique (solubilisation du P) ne donnent pas accès. Grâce au réseau mycélien, la zone de prélèvement des minéraux autour des racines est fortement augmentée et le champignon permet un transport des éléments peu mobiles jusqu'à la plante par l'intermédiaire des filaments fongiques. Ils peuvent avoir en outre un caractère bioprotecteur pour la plante en limitant la probabilité d'infection par un microorganisme phytopathogène. Bien que la spécificité d'hôte de la relation symbiotique plante-champignon MA soit très large, des associations symbiotiques réalisables grâce à la diversité de champignons MA existant dans le sol et des molécules signaux échangées entre la plante et les champignons, sont plus efficaces que d'autres, et leur diversité permet de répondre aux différences saisonnières auxquelles les plantes sont soumises. Elles déterminent ainsi la productivité primaire en affectant la croissance voire l'établissement de certaines espèces végétales.

. Effets de la diversité végétale sur le cycle de l'azote

Bien avant que les mécanismes de leur effet bénéfique soient compris, les légumineuses ont été utilisées pour améliorer la fourniture d'azote aux cultures. Les Romains avaient reconnu l'intérêt d'alterner une légumineuse avec une céréale il y a plus de 2000 ans (Karlen et al., 1994). La fixation biologique d'azote atmosphérique est en effet un processus essentiel d'apport d'azote au sol. Un hectare de trèfle blanc fixe de 100 à 160 kg d'azote par an, un hectare de luzerne de 130 à 600 kg (Recous, 2006). Ce processus est dû à des bactéries du genre *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium*, qui vivent en symbiose avec les plantes, essentiellement des légumineuses. Mais la fixation d'azote atmosphérique peut aussi être due, quoique dans une moindre proportion, à des algues bleues, à des associations d'algues, à des bactéries libres (genres *Azotobacter*, *Clostridium*). Si les techniques culturales qui permettent de valoriser la fixation symbiotique (rotation, gestion des résidus, de l'interculture) sont ancestrales, la fixation libre demeure un objet de recherche scientifique, dont il est difficile de savoir à l'heure actuelle dans quelle mesure on pourrait l'utiliser pour améliorer le bilan azoté de la parcelle cultivée. Après avoir brièvement évoqué ce sujet, nous distinguerons l'utilisation que l'on peut faire des légumineuses pour améliorer l'alimentation azotée des cultures de rente en rotation et en association (mélanges ou cultures sous couvert). Enfin, nous examinerons comment des couverts plus diversifiés peuvent améliorer l'efficacité de l'utilisation de l'azote.

(a) Fixation libre d'azote atmosphérique

L'activité des bactéries du sol assurant la fixation libre est souvent limitée par la disponibilité en carbone (Giller et al., 1984; Cummings, 2004). La quantité de carbone fournie par les racines (vivantes ou mortes) est donc un facteur important de leur activité (Giller et Day, 1985). Les mécanismes impliqués sont cependant très complexes, les bactéries n'utilisant pas directement les produits carbonés exsudés par les racines, mais des produits de dégradation fabriqués à partir de cette source de carbone par d'autres microorganismes du sol. On peut ainsi penser qu'en augmentant la diversité des cultures (en rotation ou en association) on accroisse et on diversifie les sources de carbone pour les bactéries fixatrices d'azote, ce qui aurait un effet favorable sur la fourniture d'azote minéral. Cet effet a été montré sur prairie permanente (Patra et al., 2006), mais aucune étude n'a, à notre connaissance, permis de le tester dans des systèmes de culture avec cultures annuelles (en grande culture ou en maraîchage), même si les mesures d'accumulation d'azote sur le long terme mettent en évidence une contribution de la fixation libre d'azote dans la rhizosphère. Ainsi, Jenkinson (1977), sur la très célèbre expérimentation de Broadbalk à Rothamsted, a estimé sur une période de 115 ans une quantité moyenne annuelle d'azote excédentaire de 40 kg/ha, en l'absence de légumineuses dans la rotation, dont une partie ne peut être attribué qu'à la fixation libre dans la rhizosphère. Dans ces systèmes, l'activité des microorganismes fixateurs est stimulée par l'enfouissement des résidus de récolte et le carbone excrété par les racines.

Les estimations de la quantité maximale d'azote que cette fixation libre pourrait fournir aux cultures annuelles montrent que l'ordre de grandeur est d'une à deux dizaines de kg d'N minéral par hectare (Martin et Puckridge, 1982). Quelques expériences d'inoculation du sol par des bactéries fixatrices d'azote ont été menées, (Shankarajah, 2007, sur canne à sucre par exemple), mais cette technique est difficilement applicable à grande échelle. De manière plus indirecte, Kiran et al., (2006) ont montré le rôle de certains pesticides (monocrotophos et butachlor) sur la croissance et l'activité de plusieurs cyanobactéries, avec des résultats contrastés (à faible dose les produits stimulent la croissance, mais l'inhibent à forte dose). De même, les investigations menées sur l'impact éventuel de maïs OGM sur les communautés de bactéries fixatrices d'azote (Biro et al., 2004) ne sont pas concluantes. Quelques travaux suggèrent que la présence d'un mulch pourrait accroître la présence de bactéries du genre *Azotobacter* (MeiYing, 2000, en verger).

Conclusion : La contribution de la fixation libre à la fourniture d'azote aux plantes est un processus qui, quantitativement, reste très faible. Il y a peu d'espoir que l'on puisse utiliser ce mécanisme pour mettre au point des modes alternatifs de fertilisation (par exemple en ensemençant le sol avec des souches bactériennes fixatrices). Il reste encore beaucoup à faire pour mieux comprendre l'effet de la conduite des systèmes de culture sur la fixation libre, et a fortiori pour valoriser cet effet en accroissant la diversité au sein de la parcelle cultivée.

(b) Fixation d'azote atmosphérique par la symbiose bactéries-légumineuses

Légumineuses en rotation et cultures intermédiaires

La pratique d'une rotation ou la mise en place d'une culture intermédiaire ont toujours plusieurs objectifs, parfois contradictoires (Olesen, 1999), que l'on peut classer en trois groupes suivant la composante de la fertilité du sol qui est concernée : physique (érosion, structure, transferts d'eau), biologique (effets sur les cycles de pathogènes, le contrôle des adventices, l'activité biologique) ou chimique (effets sur la quantité et la biodisponibilité des éléments minéraux). Ces différents aspects sont évoqués au titre des services concernés (cf. 2.2.1.1., 2.2.1.2. et 2.2.2.1. Stabilité de rendement des cultures face aux sources biotiques de variabilité).

S'agissant du cycle de l'azote, deux processus sont principalement concernés : la fourniture d'azote *via* le processus de fixation symbiotique et le piégeage de l'azote pendant la période d'interculture automnale et hivernale grâce à la mise en place de CIPAN². Ce dernier aspect sera abordé au titre du service de maintien de la qualité des eaux (cf. 2.2.3.2.). La littérature agronomique concernant l'effet

² Culture Intermédiaire Piège A Nitrate (*catch-crop* des Anglo-Saxons) : également baptisé "engrais vert", ce type de culture intermédiaire a pour but premier d'éviter la lixiviation des nitrates en hiver.

des légumineuses sur le cycle de l'azote à l'échelle de la parcelle est extrêmement abondante. L'objectif est d'assurer une alimentation en azote optimale tout en limitant les pertes. Il faut donc relever trois défis, particulièrement délicats en agriculture biologique : (i) maximiser la fixation symbiotique durant la culture de la légumineuse, (ii) réussir la synchronisation entre les fournitures d'N par le sol (issues de la minéralisation nette des résidus de la légumineuse) avec la demande de la culture qui suit et, enfin, (iii) éviter que le stock d'azote accumulé pendant la culture de la légumineuse ne soit perdu par lixiviation durant l'hiver, par volatilisation ou par dénitrification.

Dans beaucoup de systèmes d'agriculture biologique, la capacité des légumineuses à fixer l'azote atmosphérique permet l'autosuffisance en cet élément. Même si la quantité fixée dépend grandement du climat, du sol, de l'espèce et de la variété de légumineuse, on peut considérer en climat tempéré, qu'en moyenne environ 200 kg/ha d'azote minéral sont fixés par la légumineuse (Robson et al., 2002). Cependant une grande partie de cet azote est exporté avec les grains (Fisher, 1996). Il a même été montré dans certains cas une carence azotée sur la culture suivant la légumineuse (Peoples et al., 1995). Lorsqu'on ne peut pratiquer une culture intermédiaire qui soit une légumineuse (un engrais vert), il faut donc choisir l'espèce et la variété de manière à maximiser la quantité de résidus enfouis après la récolte.

Conclusion - Globalement l'effet sur la fourniture d'azote à la culture suivante par l'utilisation de légumineuses en rotation et cultures intermédiaires est positif, quoique très variable. La fourniture à la culture suivante, une fois la récolte effectuée, se situe, en moyenne pour un climat tempéré, dans une fourchette de 40 à 160 kg/ha (Prew et Dyke, 1979; Sprent & t'Manteje, 1996; Stopes et al., 1996).

Association de cultures

En climat tempéré, le cas d'association le plus classique est celui qui, afin d'améliorer la production fourragère (en qualité et en quantité) associe une légumineuse (en général du trèfle blanc) et une graminée (en général un ray-grass). Actuellement, on note un regain d'intérêt pour des associations autrefois très communes (et qui le sont restées en Agriculture Biologique) combinant une (voire plusieurs) céréale(s) à paille et une (plus rarement plusieurs) légumineuse(s). Ce sont les méteils. La récolte peut se faire en ensilage ou en grains. Dans ce dernier cas, les deux cultures sont récoltées simultanément et le grain reste mélangé (pour l'alimentation animale) mais on peut également envisager de séparer les deux récoltes, pour une utilisation en alimentation humaine.

Le transfert d'azote des légumineuses aux plantes qui leur sont associées dans des systèmes mixtes a connu un regain d'intérêt durant les deux dernières décennies, principalement dans les systèmes fourragers (Høgh-Jensen and Schjoerring, 2000), mais également dans les associations de cultures annuelles (Chu et al., 2004). Le processus qui permet le transfert de l'azote fixé par la légumineuse à une (ou plusieurs) autre(s) culture(s) est complexe, mettant en jeu plusieurs mécanismes : le contact entre les racines, la nature, la quantité et la diversité des microorganismes de la rhizosphère, le relargage d'azote dans les exsudats, le turnover de l'azote dans le sol, les racines, les nodules (Høgh-Jensen, 2006). Ce service rendu à l'agriculture est donc extrêmement difficile à quantifier expérimentalement. En effet, comme le note Høgh-Jensen, (2006), la suppression de la légumineuse dans l'association change fondamentalement le fonctionnement du système (il est donc difficile de comparer l'association à un témoin) et la fourniture d'azote par ce mécanisme de transfert est masquée, au champ, par de nombreux autres flux au sein du sol. Cependant, les méthodes basées sur l'utilisation de plantes marquées (Vallis et al., 1967) ou sur les mesures d'abondance naturelle de l'isotope ¹⁵N (bien que ces dernières semblent moins bien adaptées ; Luxhøj et al., 2003) ont permis de faire un certain nombre de progrès dans ce domaine permettant de mieux cerner le phénomène, même si l'essentiel des travaux porte sur des prairies de moyenne ou longue durée. Une manière élégante de contourner une partie de la difficulté expérimentale consiste à utiliser des mutants de légumineuses ayant perdu la capacité de fabriquer des nodules (Moyer-Henry et al., 2006).

Le transfert d'azote est un processus complexe dans lequel les microorganismes du sol entrent en compétition avec les plantes du mélange pour l'utilisation de l'azote minéral produit. Cela entraîne des mesures de flux qui peuvent être positives (de la légumineuse vers la céréale) ou négatives, les

microbes étant souvent de très bons compétiteurs pour l'azote inorganique du sol (Zak et al., 1990). Trois mécanismes peuvent être invoqués pour expliquer le transfert d'azote de la légumineuse vers la culture qui lui est associée : (i) le transfert direct à travers les mycorhizes arbusculaires qui lient les deux plantes de l'association (Johansen & Jensen, 1996; Cheng et Baumgartner, 2004), (ii) transfert via les exsudats racinaires (ou les lixiviats de feuilles) à travers le sol, ce processus étant plus ou moins relayés par les hyphes des mycorhizes et (iii) le transfert indirect, l'azote fixé étant relargué dans le milieu puis recyclé avant d'être prélevé par la culture associée. Les mécanismes impliqués sont liés à la mort puis à la dégradation des nodules voire des résidus de la légumineuse en cours de culture (Høgh-Jensen & Schjoerring, 2001; Ledgard & Steele, 1992). La part respective de ces différents mécanismes, leur variation dans le temps, la quantification de leurs effets sur la fourniture d'azote restent cependant encore très mal connues, ce qui pose de gros problèmes pour la conduite des associations dans le cadre de la mise au point de systèmes de culture durables (He et al., 2003).

Lorsque le pas de temps de l'association est long, par exemple en **prairies permanente ou dans les vergers ou les vignes enherbées**, un équilibre s'établit et l'on peut compter sur une fourniture d'azote moyenne, même si plusieurs études soulignent sa variation dans le temps ou sous l'effet du mode de conduite du couvert vivant (e.g. Goh et al., 1995, et Sacco et al., 2003, pour les vergers enherbés ; Sierra et al., 2007, pour les cultures fourragères ; King et Berry, 2005, et Spring et Delabay, 2006, pour la vigne enherbée). En vergers et en vigne, les inquiétudes sur la qualité des fruits et des moûts de cet apport d'azote par la plante de couverture ne semblent pas fondées (Spring et Delabay, 2006).

La conduite de la fertilisation azotée des **associations graminées-légumineuses annuelles** est en revanche plus problématique. En effet, la présence de la légumineuse rend aléatoire l'estimation préalable des fournitures du sol. Il est difficile également de prévoir le calendrier de la fourniture d'azote à la culture. Ces difficultés rendent délicate la maîtrise de la qualité protéique du grain de céréale et, partant, de la farine. Enfin, la pratique de la culture associée comporte certains risques environnementaux : après la récolte, le sol est en général très riche en azote (mais là également, la quantité est variable) et il importe de veiller à ce que cet azote ne soit pas lessivé (par l'implantation de cultures intermédiaires pièges à nitrates, l'incorporation des résidus favorisant l'immobilisation de l'azote pendant la période hivernale). Enfin, l'impact de la présence de la légumineuse sur la dénitrification est très mal connu. Il n'existe pour l'heure que très peu de travaux spécifiquement dédiés à la mesure du risque dénitrification lié à la conduite d'associations de cultures comprenant des légumineuses en climat tempéré, ce qui empêche de tirer des conclusions générales sur ce point, même si certains travaux en prairies laissent à penser que ce risque existe (Killian et Werner, 1996). Ces aspects seront développés dans le Chapitre 3.

Enfin, il a même été avancé que certaines **espèces adventices et/ou exotiques légumineuses** pourraient être bénéfiques en améliorant la fixation et l'utilisation de l'azote des cultures (Smith et al. 2006, d'après Glessman, 1998). Cet effet peut toutefois être positif ou négatif, en particulier dans le cas des espèces exotiques invasives introduites dans des milieux originellement pauvres en azote. Elles peuvent en effet induire des cycles de rétroaction positive par lesquels une augmentation de la fertilité est défavorable aux espèces natives, ou tout du moins modifie la structure des communautés en faveur des espèces plus compétitrices, dont les traits fonctionnels accélèrent le recyclage de l'azote, entraînant ainsi une forte augmentation de fertilité qui peut favoriser d'autres espèces invasives et/ou de profondes modification de la biodiversité native (revue par Ehrenfeld, 2003). De la même manière, les espèces **hémiparasites** capables d'accumuler de l'azote dans leurs tissus peuvent jouer un rôle fertilisant pour les autres espèces via la décomposition rapide de leur litière (Quested et al., 2005).

Conclusion - Associer dans le temps ou dans l'espace une légumineuse à une ou plusieurs cultures permet indéniablement de limiter les apports d'azote mais ce type d'association est difficile à piloter lorsqu'on se fixe des objectifs précis en matière de rendement ou de qualité des grains. Il comporte également des risques pour la qualité des eaux dont il faut tenir compte dans la conduite du système de culture. En définitive, pour tirer pleinement parti des avantages pour la production et l'environnement de la présence de légumineuses dans les associations de cultures, il faut être particulièrement vigilant sur la conduite du système, qui s'avère plus compliquée que pour la conduite de systèmes monospécifiques.

(c) Effets de la diversité végétale sur l'utilisation de l'azote par les couverts

Une augmentation de **richesse spécifique des couverts prairiaux** conduit à une augmentation du prélèvement d'azote dans 8 des 10 études expérimentales répertoriées (Hooper & Vitousek, 1997; Tilman et al., 1997; Hooper, 1998; Bullock et al., 2001; Knops et al., 2001; Mulder et al., 2002; ; 6 sites du projet BIODEPTH Spehn et al., 2002; Zak et al., 2003; Palmborg et al., 2005; Spehn et al., 2005), bien que ceci soit le résultat de l'augmentation de production de biomasse plutôt que d'une augmentation de la teneur en azote des couverts. Cet effet résulte principalement de la présence de **légumineuses**, à l'abondance desquelles il est proportionnel (Spehn et al., 2005). Cependant, les quelques expérimentations à plus long terme (>3-5 ans) montrent que des **complémentarités dans l'utilisation de l'azote** peuvent se mettre en place, notamment via les différences de systèmes racinaires entre espèces (par ex. profondeurs d'enracinement; Jumpponen et al., 2002), et les différences de dynamiques de prélèvement dans le temps (phénologie) (Hooper & Vitousek, 1998) ou de formes chimiques absorbées préférentiellement (Kahmen et al., 2006). Une seule étude de manipulation de la composition des prairies rapporte une augmentation de la minéralisation nette et de l'absorption de nitrates sous l'effet de la diversité des graminées et dicotylédones (Scherer-Lorenzen et al., 2003). Il résulte de ces études que, dans certains cas, une diversité spécifique plus élevée des prairies peut conduire à une meilleure exploitation des ressources azotées.

Par ailleurs, les stocks et flux de nutriments dans les sols de prairies permanentes ont été reliés aux **caractéristiques fonctionnelles moyennes des couverts**. Dans le cas de prairies de montagne, la disponibilité en nitrates et l'activité potentielle de dénitrification étaient expliquées par la teneur moyenne en azote des feuilles du couvert et par la longueur totale de racines par volume de sol (Diaz et al., 2007). Les effets des traits, notamment racinaires (Craine et al., 2003; Personeni & Loiseau, 2005) ou foliaires (Bertiller et al., 2006), des espèces individuelles sur la dynamique de l'azote se répercutent donc à l'échelle de l'écosystème. La proportionnalité aux abondances des espèces (Grime, 1998) reste à vérifier dans un plus grand nombre de cas, et **les effets potentiels de la diversité des traits fonctionnels sont à tester expérimentalement**.

Dans les **prairies permanentes**, les mélanges de légumineuses avec des graminées et des dicotylédones pourraient permettre d'optimiser la gestion de la fertilité, en couplant fertilisation par la fixation d'azote atmosphérique et prélèvement augmenté par la présence de plantes dominantes plus efficaces dans leur utilisation de l'azote et/ou la diversité des traits fonctionnels des non-légumineuses (Figure 2.2-5).

Concentration en nitrate du sol

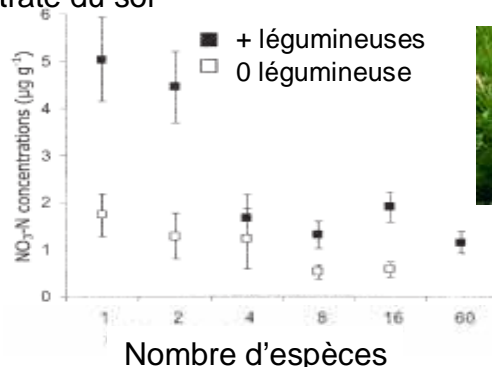


Figure 2.2-5. Effets de la présence de légumineuses et de la richesse spécifique végétale sur la concentration en nitrate du sol pour des prairies semées avec des nombres et compositions d'espèces variés. La composante fonctionnelle de la diversité des plantes (effet positif des légumineuses et effet négatif non présenté des graminées) est celle qui influence la fertilité. Cet effet positif des légumineuses se retrouve quand c'est la diversité des cultures qui est manipulée. D'après Oelmann et al., 2007.

Le principal effet des **rotations culturales** est celui portant sur l'efficacité d'utilisation de l'azote. Il est évident que l'insertion de légumineuses dans la rotation améliore la fourniture de cet élément à la (aux) culture(s) suivante(s). Mais au-delà de cet effet, un certain nombre de travaux soulignent une **meilleure efficacité d'utilisation de l'azote dans les rotations par rapport aux monocultures** (à quantité égale d'azote disponible). En premier lieu ceci est dû au fait que l'on peut, en choisissant correctement l'ordre de succession des cultures, limiter les périodes de risque élevé de perte d'azote par lessivage (de la même manière qu'en utilisant une culture intercalaire). Mais cet effet est également attribuable à la différence d'enracinement des espèces successives (profondeur mais aussi

densité et efficacité de prélèvement). On peut jouer sur ces caractéristiques pour améliorer l'efficience d'utilisation de l'azote (Lopez-Bellido Garrido & Lopez-Bellido, 2001; Soon & Arshad, 2004). Cette **complémentarité** entre cultures s'applique également à d'autres éléments tels que le phosphore (Bullock, 1992; Copeland & Crookston, 1992) ou le potassium (Hargrove, 1986), pour lesquels la rotation améliore l'efficacité d'utilisation, suivant des mécanismes qui ne sont d'ailleurs pas tous élucidés (en particulier la question de l'effet sur l'abondance et le fonctionnement des mycorhizes est mal étudié). Concernant le phosphore toutefois, il faut reconnaître que l'effet a surtout été étudié (et démontré) sur maïs. Pour d'autres plantes, l'effet est moins clair voire écarté : Copeland et Crookston (1992) montrent que l'on ne peut expliquer l'effet rotation par une meilleure nutrition phosphorée du soja cultivé en alternance avec le maïs par exemple.

De la même manière, des expérimentations de longue durée ont montré que l'introduction systématique de **cultures intermédiaires** augmente légèrement le taux d'azote organique total, la minéralisation et le rendement de la culture principale, tout en réduisant significativement la concentration en nitrates de l'eau drainée (Mary et al., 2002). Ainsi, à Boigneville, sur un essai de longue durée en grande culture, Laurent et Fontaine (2006) montrent que les cultures intermédiaires ont eu un impact très légèrement positif sur le rendement des cultures principales qui les suivaient (+2% en moyenne, sur un essai de 13 ans avec une rotation pois-blé-orge de printemps).

Les effets potentiels de la **diversité génétique** des cultures ou des espèces prairiales sur le cycle de l'azote n'ont pas été testés. Ils ont cependant été abordés chez des espèces ligneuses, pour lesquelles la dynamique de minéralisation est influencée par la composition génétique du couvert ligneux, avec notamment des effets non additifs entre différents génotypes (Schweitzer et al., 2004; Schweitzer et al., 2005a). La prise en compte de ces effets génétiques sur les processus écosystémiques sont potentiellement très importants en particulier pour comprendre la réponse des systèmes à certains forçages environnementaux comme l'augmentation de la déposition d'azote (Madritch & Hunter, 2003).

Conclusion - Une augmentation de richesse spécifique des couverts prairiaux conduit à une augmentation du prélèvement d'azote sous l'effet de l'augmentation de production de biomasse plutôt que d'une augmentation de la teneur en azote des couverts. Cet effet est initialement proportionnel à l'abondance des légumineuses et peut ensuite être augmenté par une complémentarité fonctionnelle entre espèces (architecture racinaire, physiologie d'absorption de l'azote). Les mélanges de légumineuses avec des graminées et des dicotylédones pourraient permettre d'optimiser la gestion de la fertilité, en couplant fertilisation par la fixation d'azote atmosphérique et l'effet de la présence de plantes dominantes plus efficaces dans leur utilisation de l'azote et/ou la diversité des traits fonctionnels des non-légumineuses. Les effets potentiels de la diversité fonctionnelle au-delà des effets des traits moyens des couverts (teneur en azote, longueur de racines) restent cependant à tester. De la même manière les rotations culturales ou l'introduction de cultures intermédiaires permettent d'augmenter l'efficience de l'utilisation de l'azote par rapport à des monocultures en jouant sur la complémentarité temporelle (au sein de l'année ou entre années) et fonctionnelle (par ex. différences de systèmes d'enracinement) entre cultures pour leurs prélèvements d'azote.

(d) Diversité trophique : Interactions avec les herbivores domestiques et sauvages

Rétro-actions entre pâturage et cycle de l'azote³

Le fonctionnement d'un écosystème pâturé est régi par des interactions biotiques complexes entre les herbivores, la végétation et les microorganismes du sol (Figure 2.2-6).

Comme nous l'avons vu précédemment, la diversité, la croissance et l'activité des microorganismes hétérotrophes décomposeurs du sol dépendent de la qualité et de la quantité des entrées de matière organique en provenance de la végétation. En retour, ces microorganismes peuvent réguler la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes et ainsi influencer la production végétale. L'impact des herbivores sur ces flux d'éléments peut intervenir de plusieurs façons (Bakker et al., 2004). L'action du pâturage modifie la qualité et la quantité de la production végétale, de façon directe en induisant

³ D'après la synthèse par Rossignol (2006).

une réponse de la végétation à la pression du pâturage, aussi bien que de façon indirecte en modifiant la composition spécifique de la végétation. L'apport de fèces qui se décomposent plus rapidement que la litière végétale constitue une voie rapide de retour de la matière organique au sol. Bakker *et al.* (2004) soulignent que ces différents mécanismes, directs et indirects, sont susceptibles de conduire à des effets contrastés sur la qualité et la quantité des entrées de matière organique vers le sol et par conséquent sur les flux d'éléments à l'échelle du système. Ainsi, par exemple, différentes études ont reporté que la modification de la composition floristique des communautés végétales suite au pâturage pouvait conduire à une augmentation ou une diminution de la qualité de la végétation (Pastor *et al.*, 1993; Olofsson & Oksanen, 2002; Senmartin *et al.*, 2004)

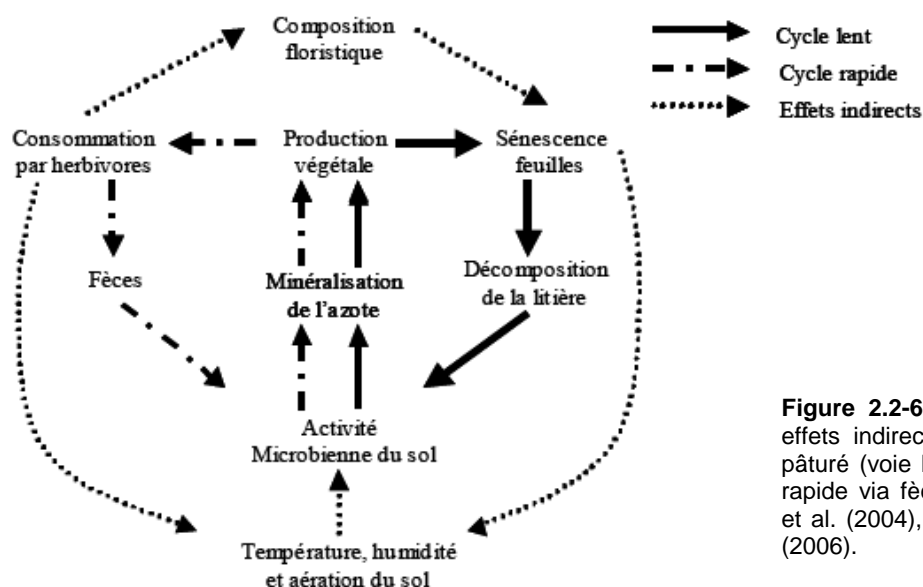


Figure 2.2-6. Flux d'éléments et effets indirects dans un système pâturé (voie lente via litière ; voie rapide via fèces). D'après Bakker *et al.* (2004), repris par Rossignol (2006).

L'impact du pâturage sur la végétation constitue un des moteurs par lequel le pâturage peut présenter un impact fonctionnel sur les écosystèmes (Figure 2.2-7.A). Dans le cas des modèles mathématiques, Pastor et Cohen (1997) ont montré que, si l'on ne tient pas compte de l'hétérogénéité de la végétation (i.e. des espèces différentes produisant des litières de qualités différentes et avec des efficacités d'utilisation de la ressource différentes), le pâturage conduit le plus généralement à une accélération du cycle des nutriments en apportant des fèces qui sont plus dégradables que la litière végétale (Figure 2.2-7.B). En revanche lorsque l'on considère la diversité de la végétation sur le plan de la qualité de la litière qu'elle produit, alors le pâturage peut conduire selon les cas à améliorer ou diminuer la qualité de la litière selon qu'il favorise ou non des espèces avec une forte teneur en azote (Figure 2.2-7.C). Cette importance de la dynamique de la végétation sur les flux d'éléments est également soulignée par Ritchie *et al.* (1998). Ces auteurs proposent une relation entre les différents scénarios de dynamique de végétation pâturée et l'impact des herbivores sur le cycle de l'azote: le pâturage accélérerait le cycle de l'azote lorsqu'il favorise des espèces tolérantes au pâturage et riches en azote et au contraire ralentirait le cycle de l'azote lorsqu'il favorise des espèces peu appétantes, pauvres en azote. Ces deux scénarios de stimulation (Frank & Evans, 1997; McNaughton *et al.*, 1997; Frank & Groffman, 1998) ou de diminution (Pastor *et al.*, 1993; van Wijnen *et al.*, 1999; Moretto *et al.*, 2001) de la minéralisation de l'azote du sol par le pâturage sont tous deux étayés par des résultats d'études de terrain, que ce soit pour des herbivores domestiques ou des herbivores sauvages (revue par Bardgett & Wardle, 2003; Wardle *et al.*, 2004). Les études les plus récentes permettent notamment de préciser le rôle des traits fonctionnels végétaux des espèces dominantes et de leurs effets sur la biodiversité du sol (sa composition et ses activités fonctionnelles) pour ces boucles de rétroactions (Bardgett & Wardle, 2003). En particulier, le pâturage peut être un facteur accélérant ou retardant de la succession selon ses effets sur le cycle de l'azote.

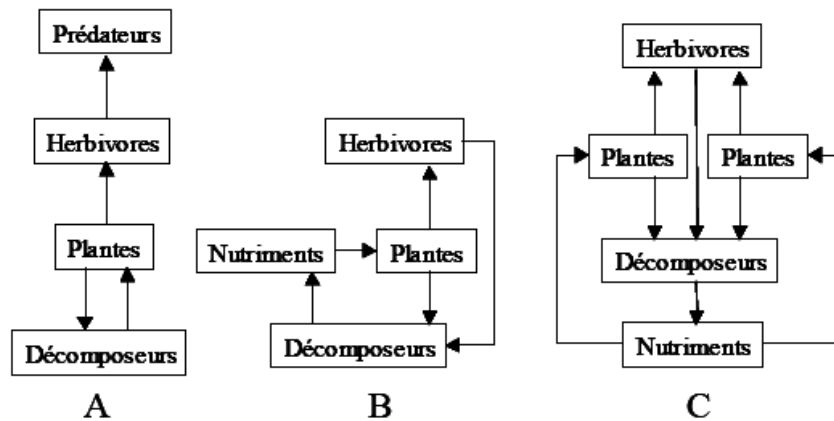


Figure 2.2-7. Différents modèles concernant le rôle des herbivores, des plantes et des décomposeurs dans le cycle des nutriments d'un écosystème. **A.** La litière est prise en charge par les décomposeurs mais la production végétale n'est pas contrôlée par le cycle des nutriments via le compartiment de matière organique (Hairston et al., 1960; Oksanen et al., 1981). **B.** Le rétrocontrôle exercé par les herbivores et les plantes sur le pool de nutriments via les décomposeurs régule la production végétale mais les plantes sont considérées comme un compartiment homogène en ce qui concerne les préférences alimentaires des herbivores, le prélèvement des nutriments et le taux de décomposition (Loreau, 1995). **C.** Les espèces végétales ont des taux de décomposition différents et les herbivores ont des préférences alimentaires différentes pour chaque espèce, ce qui influe sur l'abondance relative des espèces (Pastor et Cohen, 1997; de Mazancourt et Loreau, 2000, d'après Rossignol et al., 2006).

Herbivorie par les invertébrés : Des boucles de rétroaction positives ou négatives peuvent se mettre en place entre herbivorie par les insectes et recyclage des nutriments (revue par Hunter, 2001). L'herbivorie modifie les caractéristiques fonctionnelles des plantes prairiales, et donc de leur litière ou de leur activité d'exsudation racinaire, ce qui conduit à accélérer ou retarder le recyclage des nutriments, donc la fertilité et la productivité primaire. Par exemple le recyclage de l'azote, la fertilité et la productivité augmentent lorsque la densité d'orthoptères augmente, bien qu'évidemment au-delà d'un certain seuil de densité les effets deviennent négatifs (Belovsky & Slade, 2000). Ces boucles de rétroaction se complexifient encore lorsque l'on considère la diversité génétique des plantes pour l'herbivorie, selon que les populations végétales sont plus ou moins susceptibles d'être consommées (Schweitzer et al., 2005b).

Effets de la faune sauvage via les perturbations du sol : Les perturbations du sol des prairies par la faune sauvage (sangliers, rongeurs) ont non seulement un effet direct sur la minéralisation de l'azote (par ex. Bakker et al., 2004) mais aussi un effet indirect *via* les traits fonctionnels des espèces recolonisant ces perturbations (mécanismes analysés par Canals et al., 2005; Eviner & Chapin, 2005). De manière générale elles favorisent des espèces dont les traits induisent un recyclage rapide de l'azote.

Conclusion - Les relations entre la diversité fonctionnelle végétale des prairies et les processus du cycle de l'azote peuvent être profondément modifiées par les effets de la faune domestique ou sauvage, vertébrée ou invertébrée. Ses activités qui peuvent dépendre de la composition fonctionnelle de la végétation, et qui la modifient significativement, peuvent conduire soit à une accélération soit à un retardement du cycle de l'azote. Ces boucles de rétroactions peuvent être modifiées par la fertilité et le climat, ainsi que par l'identité des herbivores.

. Conclusion

Comme remarqué par les synthèses précédentes (Swift et al., 2004; Balvanera et al., 2006), le maintien de la fertilité apparaît comme un service écologique pour lequel les effets de la biodiversité sont particulièrement complexes, d'une part parce qu'il est contrôlé par les activités d'un très grand nombre d'organismes (plantes, pédofaune, microorganismes du sol, herbivores domestiques et sauvages) et de leurs interactions, et d'autre part parce que pour chacun de ces groupes les effets ne sont pas triviaux. On retiendra les points suivants :

- *Pour les plantes, ce sont les traits fonctionnels des espèces dominantes, et en particulier leur taille (effet de masse), leur composition chimique (azote, lignine, tanins et autres composés secondaires), leurs traits racinaires (architecture, profondeur d'enracinement, composition chimique), leur phénologie et leurs associations aux microorganismes du sol (fixateurs d'azote, mycorhizes) qui déterminent leurs effets sur la fertilité. Il n'y a pas d'effet direct général de la richesse spécifique ou fonctionnelle.*
- *Pour la pédofaune la diversité quantitative des détritivores ou des autres groupes fonctionnels n'a pas d'effet général sur la dynamique de la matière organique et le recyclage des éléments nutritifs. Dans certains cas, on démontre un effet du nombre de groupes fonctionnels, mais aussi une forte redondance fonctionnelle et dans d'autre le rôle fondamental d'espèces clés. Les effets de la biodiversité apparaissent plutôt qualitatifs et liés aux traits d'histoire de vie d'espèces ou de groupes fonctionnels particuliers dont la présence influe de manière critique les processus de maintien de la fertilité.*
- *D'une manière générale, tous les processus liés aux cycles biogéochimiques, à la décomposition de la matière organique et à sa minéralisation, à la dissolution et la translocation des éléments minéraux difficilement accessibles aux racines, à la fixation libre ou symbiotique d'azote sont fortement dépendants de la diversité fonctionnelle des microorganismes bactériens et fongiques présents dans le sol et contribuent à la croissance des plantes et donc à la production primaire des écosystèmes. Les microorganismes symbiotiques et plus particulièrement les champignons mycorhizogènes par leur réseau d'exploitation du sol peuvent solubiliser et fournir aux plantes auxquelles ils sont associés, outre de l'eau, des éléments minéraux (le phosphore en particulier) auxquels elles n'auraient pas accès.*
- *Les interactions trophiques, entre plantes et organismes du sol y compris les symbiotes, entre plantes et herbivores, ou au sein du sol, jouent un rôle considérable dans le maintien de la fertilité. Néanmoins, une complexité trophique plus élevée ne garantit pas forcément une fertilité plus élevée. Des boucles de rétroaction positives ou négatives sont décrites, sans que l'on soit capable aujourd'hui de formuler de règle générale sur le rôle de la diversité quantitative ou qualitative des plantes ou des autres organismes dans leur fonctionnement.*
- *Certains auteurs spéculent que la biodiversité puisse jouer un rôle important dans la résilience des différentes fonctions impliquées dans le maintien de la fertilité, du fait notamment de la forte redondance fonctionnelle de certains groupes, mais ceci reste à démontrer (Swift et al., 2004).*

Force est d'admettre qu'au-delà de cette complexité qui est sans doute un état de fait, trop peu d'études expérimentales ont encore été conduites sur les dimensions fonctionnelles des effets de la biodiversité sur la fertilité, si bien qu'il est dans l'état actuel des connaissances difficiles de tirer des conclusions opérationnelles.

Encadré 2.2-2. Des insectes et une fonction à la croisée de plusieurs services : enfouissement des déjections d'herbivores domestiques

Les déjections du bétail sont colonisées par de nombreux organismes qui forment des réseaux trophiques complexes (Bakker et al., 2004; Floate et al., 2005). La plupart sont des insectes, parmi lesquels les Coléoptères coprophages (communément appelés bousiers) sont souvent les plus nombreux, avec de nombreuses espèces appartenant à plusieurs familles (Barth et al., 1994; Bakker et al., 2004) (Scarabéidés, Aphodiidés, Geotrupidés). Les autres membres de cette communauté sont d'autres coléoptères, le plus souvent prédateurs ou parasites (Staphylinidés, Histéridés, Hydrophilidés, Trichoptéridés), des diptères (Barth et al., 1994) (plus de 30 familles répertoriées : Sepsidés, Cypselidés, Muscidés, Scatophagidés, Syrphidés, Calliphoridés...), des acariens, des nématodes et des annélides (Barth et al., 1994) (plus de deux tonnes de biomasse de lombriciens/ha de prairie pâturée, contre 1 t en prairie fauchée et 150 kg dans une prairie abandonnée).

Les bousiers jouent un rôle important dans les processus de disparition des déjections, contribuant au maintien de la santé des pâturages, favorisant le cycle des nutriments et de la sorte la productivité des pâturages, contribuant à l'aération des sols et au maintien de leur teneur en humus. En outre, leur action empêche que les pâturages voient leur surface réduite par le développement de refus (Asbakk et al., 2006). Le travail d'élimination des déjections par les bousiers diminue le gaspillage de l'herbe du fait du refus de pâturer des animaux à proximité immédiate des zones souillées par les bouses (Lançon, 1978).

Dans les régions tempérées et chaudes, les bousiers sont les organismes les plus actifs pour dégrader les bouses, tandis que les vers de terre dominent en biomasse dans des conditions plus mésiques (Lumaret et al., 1993). Les lombriciens sont nombreux sous les bouses humides et participent à leur élimination, mais leur action est facilitée lorsque les bousiers ont déjà colonisé celles-ci en y creusant de nombreuses galeries qui les aèrent et les fragilisent à la fois (Boyd, 1958). A cette occasion, les très nombreuses spores de champignons et les bactéries telluriques qui sont transportées par les téguments des bousiers se trouvent inoculées au cœur même des bouses, ce qui accélère très significativement leur disparition par minéralisation de la matière organique (Asbakk et al., 2006). L'action mécanique rapide des bousiers (enfouissement des bouses) stimule l'activité des microorganismes, réduisant les pertes en azote de l'écosystème. En effet, en l'absence de bousiers près de 80% de l'azote libéré par les bouses part dans l'atmosphère au cours des 5 premiers jours, tandis que lorsque les bousiers sont suffisamment nombreux pour enfouir rapidement une bouse, la perte est réduite à 5-15%, ce qui permet aux plantes de tirer un bénéfice non négligeable de cette fumure amenée en profondeur au niveau de leurs racines (Bornemissza & Williams, 1970). De plus, ces pertes se produisant essentiellement sous forme ammoniacale et l'ammoniac étant un gaz instable et précurseur de gaz à effet de serre, il est possible d'en déduire que les bousiers, de par l'enfouissement rapide des bouses qu'ils permettent, pourraient aider à réduire la contribution de l'agriculture à l'effet de serre. Les fragments de bouses restés en surface deviennent progressivement des annexes épigées du sol, le réseau de galeries facilitant leur colonisation par de nombreux organismes édaphiques (collembolles, acarins, fourmis, crustacés...) (Bertrand & Lumaret, 1984). Les galeries creusées par les bousiers dans les bouses fraîches permettent aussi aux Staphylinins prédateurs et/ou parasites d'avoir rapidement accès aux nombreuses larves de mouches, limitant leurs populations (Barth et al., 1994), tandis que la compétition entre les bousiers et les mouches se fait au détriment de ces dernières, conduisant les Australiens à introduire de nombreux bousiers exotiques pour éliminer par concurrence les mouches de leurs pâturages (Ridsdill-Smith, 1981; Ridsdill-Smith & Matthiessen, 1988). Enfin, il faut noter que l'activité des bousiers (manipulation de la bouse, enfouissement...) perturbe le développement des parasites du bétail (strongles). De nombreux œufs d'helminthes sont détruits par les pièces buccales des coléoptères dont les multiples soies jouent à la fois un rôle de filtre et de triturateur de la matière fécale, même si par ailleurs des œufs puissent être également disséminés par ces insectes, mais dans une moindre mesure (Miller, 1961).

Les bousiers représentent ainsi l'un des groupes-clés du fonctionnement des pâturages, à travers diverses fonctions que l'on peut résumer ainsi (Cuddeford, 1999; Bakker et al., 2004) :

- élimination des déjections des pâturages, qui autrement réduiraient la surface utilisable par le bétail (Waterhouse, 1974) ;
- recyclage de la matière organique, de l'azote et d'autres nutriments par enfouissement des déjections dans le sol (en particulier l'azote retournerait rapidement dans l'atmosphère en absence d'enfouissement) ;
- réduction des risques de prolifération des parasites du bétail (recontamination par les larves d'helminthes qui proviennent des déjections contaminées) ou des mouches hématophages (*Musca vetustissima*, *Haematobia irritans*, *Stomoxys calcitrans*), qui affectent à la fois le bétail et l'homme ;
- réduction en parallèle de l'usage de médicaments vétérinaires (helminthocides) ;
- amélioration de l'aération du sol et de la rétention de l'eau grâce aux galeries creusées dans le sol par les bousiers pour enfouir la bouse destinée à leurs larves.

La valeur de ces services écologiques a été estimée à plus de 2 milliards de dollars US par an pour les seuls Etats-Unis (Chirico et al., 2003). Pour le nord de l'Australie où un ambitieux programme d'introduction de bousiers provenant d'Europe et du sud de l'Afrique a été mené à partir de 1964 (Bornemissza, 1976) pendant 22 ans (coût estimé du programme : environ 30 millions de dollars annuels, supporté en grande partie par les éleveurs et l'industrie liée au bétail), les bénéfices liés aux bousiers (en particulier la réduction des populations de la mouche hématophage *Musca vetustissima* qui se développait sans concurrence dans les bouses) (Dormann et al., 2008) sont estimés à environ 13 millions de dollars par an. Avant cette introduction, les pâturages australiens étaient recouverts chaque jour par 350 à 450 millions de nouvelles bouses qui, en l'absence des bousiers, ne disparaissaient qu'après plusieurs années, soit une perte cumulée de la surface utile des pâturages australiens, d'un million d'hectares par an. Aux Pays-Bas, les estimations de la valeur des services écologiques rendus par les organismes coprophages sont du même ordre que les estimations australiennes (Lahr et al., 2007).

Il ne faut pas sous-estimer non plus le rôle des bousiers en tant que ressource trophique. En effet, ils représentent un complément de nourriture appréciable pour de nombreux vertébrés, en particulier pendant la saison de reproduction ou quand leurs jeunes s'émancipent et doivent se nourrir seuls. Cela concerne de nombreux oiseaux (Beintema et al., 1991; Barth et al., 1994; Atkinson et al., 2005), tant en plaine qu'en montagne, mais aussi des mammifères comme certaines chauve-souris (Shiel et al., 1991; Benton et al., 2002) (noctules, sérotines), ou les musaraignes, taupes, blaireaux ou renards dont le régime alimentaire comprend de nombreux coléoptères.

2.2.1.4. Régulation du climat local

. Effets sur le vent et le rayonnement

Les éléments ligneux sont ceux qui régulent le plus efficacement le climat local et régional, grâce à leur influence sur le vent et le rayonnement. Au sein de la matrice agricole, ce sont les haies et les alignements d'arbres qui jouent ce rôle et qui confèrent alors au paysage son aspect bocager.

L'efficacité brise-vent d'une formation ligneuse dépend non seulement de sa hauteur mais aussi de son caractère semi-perméable homogène, grâce à une bonne répartition des structures végétales de sa base au haut de la canopée. Cette texture homogène sur une grande hauteur est permise par une diversité des essences ligneuses, des buissonnantes aux arbres de haut jet (Soltner, 1995).

A l'échelle parcellaire, une bonne haie brise-vent réduit de 50% environ la vitesse du vent entre 0 et 10 fois sa hauteur dans la parcelle située "sous le vent", et de 25% environ entre 10 et 20 fois sa hauteur. Elle permet ainsi aux plantes, grâce à la baisse de l'évapo-transpiration potentielle, de maintenir plus longtemps voire constamment ouverts leurs stomates, favorisant ainsi une activité photosynthétique plus importante au profit du rendement des cultures (cf. ci-après).

A l'échelle régionale, la structure bocagère confère une "rugosité" au paysage permettant un ralentissement général des masses d'air de 30 à 50%, ce qui permet à son tour d'obtenir un vent plus faible derrière chaque haie (Soltner, 1995).

Une des conséquences de ce ralentissement général des masses d'air est une augmentation de la pluviométrie par rapport à une zone "d'openfield", jusqu'à 15 à 20% comme cela a été remarqué au Danemark (Soltner, 1995).

Les haies interceptent les rayonnements solaires directs et indirects, créant de l'ombre du côté opposé au soleil, ombre bénéfique au bétail par jour de forte chaleur (cf. ci-après), mais générant un surplus d'énergie du côté au soleil. En effet, interceptant non seulement les rayons directs (par ses faces orientées au sud) mais aussi le rayonnement infra-rouge (par toutes ses faces) émis par le sol sur une bande équivalent à 4 fois environ la hauteur de la haie, elle emmagasine une partie de cette énergie le jour (grandes longueurs d'onde) pour la restituer en permanence mais y compris donc la nuit, sous forme de rayonnement infra-rouge (faibles longueurs d'onde). Ainsi, non seulement les risques de gel sur couvert herbacé (qui perd la nuit de l'énergie par émission vers l'atmosphère de rayonnements infra-rouges) sont-ils diminués grâce aux rayonnements nocturnes émis par la haie, mais la quantité totale d'énergie reçue par le sol d'une zone bocagère est-elle augmentée grâce aux formations ligneuses telles que les haies (Soltner, 1995).

Conclusion - La diversité structurale des formations ligneuses linéaires améliore leur effet brise-vent (baisse de 25 à 50% de la vitesse du vent) sur 10 à 20 fois leur hauteur au sein des parcelles "sous le vent", et, multipliées sur tout un paysage, elles confèrent une "rugosité" permettant un ralentissement général des masses d'air. La conséquence est une augmentation de l'hygrométrie générale (parfois de la pluviométrie au niveau régional) et donc de l'activité photosynthétique des plantes. Ces formations ligneuses interceptent les rayonnements solaires directs et indirects (créant de l'ombre du côté opposé au soleil et restituant la nuit de l'énergie de part et d'autre des deux faces), limitant certains excès thermiques tout en augmentant la quantité totale d'énergie captée par les végétaux cultivés d'un paysage.

. Effets de la diversité paysagère sur les performances des productions végétales et des animaux au pâturage

En paysage bocager, les cultures et les animaux au pré bénéficient tout d'abord de la protection mécanique conférée par une structure bocagère : atténuation de la verse des céréales, des troubles de pollinisation dans les vergers, de la chute des fruits et de la lacération des feuilles, amélioration de la répartition de l'eau d'irrigation par aspersion, réduction de la portée des embruns salés, diminution des dépenses énergétiques chez les animaux et amélioration de leur bien-être... Cette protection mécanique se double de et entraîne, comme vu précédemment, une amélioration des conditions hygrométriques et thermiques (dans certains cas précis et assez rares, il peut s'agir d'une détérioration).

Cette amélioration permet une augmentation quantitative et parfois aussi qualitative des productions, et même s'il y a baisse des rendements le long des haies sur une fois la hauteur de celles-ci, l'augmentation du rendement sur la majeure partie des parcelles (10 à 15 fois la hauteur des haies), est largement compensatrice.

Ainsi, dans les cas les plus modestes, les rendements des cultures sur les surfaces abritées par un brise-vent sont de 6 à 20% supérieurs à ceux obtenus en zone exposée au vent et sont plus nets en période de sécheresse (Smith, 1929; Soegaars, 1954; Bender, 1955 ; in Soltner, 1995) ; dans les cas extrêmes, ils sont de 40 à plus de 100% (Duthil, 1973; Vanhee, 1957; Caluianu et al., 1959 ; in Soltner, 1995). L'appétibilité des cultures fourragères est elle aussi significativement augmentée, de 20% ou plus selon Soltner (1995). Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus en agroforesterie où Restrepo-Saenz et al. (2004) ont observé une amélioration de plus de 60% de la digestibilité des fourrages produits sur une parcelle plantée d'arbres bien développés comparativement à des parcelles portant des arbres encore peu développés.

Quant aux rendements des productions animales, divers producteurs de lait du Finistère estiment que le rendement en lait des animaux pâturant sans protection de haies peut chuter, en période froide ou ventée, de 20 à 50% par rapport à celui des animaux pâturant des herbages identiques mais abrités de haies ou talus (Soltner, 1995). Des expérimentations américaines ont montré que le poids moyen de bovins élevés à l'abri de rideaux d'arbres dépassait de 35 livres celui des animaux élevés en plein champ (Soltner, 1995). De la même façon que précédemment, des animaux pâturant en parcelle agroforestière portant des arbres très développés, ont vu leur GMQ (gain moyen quotidien) augmenté de presque 15% par rapport à ceux pâturant en parcelles avec arbres peu développés (Restrepo-Saenz et al., 2004).

Conclusion - Les structures bocagères, en plus de protéger les cultures contre les effets mécaniques du vent, améliorent dans la grande majorité des cas les conditions hygrométriques et thermiques des cultures et prairies. Il s'en suit une amélioration de la pousse des végétaux, une augmentation du rendement des cultures et des performances des animaux au pâturage.

. Effets sur la dispersion du pollen de plantes génétiquement modifiées

L'étude de la dispersion des pollens dans les agroécosystèmes a fait l'objet de nombreux travaux récents dans le cadre de l'étude de l'impact des cultures génétiquement modifiées. S'il est admis que le pollen de colza par exemple, se disperse sur plusieurs centaines de mètres, voire plusieurs kilomètres, l'estimation qualitative de cette dispersion (Klein et al., 2006) pourrait encore être améliorée. Les travaux actuels portent sur le type de modélisation (choix de la fonction dispersion en fonction des queues de dispersion) à adopter afin d'estimer le plus précisément possible les distances maximales de dispersion. Le type de fonction choisi semble avoir des impacts extrêmement importants sur la diversité du nuage pollinique prédit au dessus d'un parcellaire agricole et donc sur les échanges de gènes entre populations (Klein et al., 2006). Les interactions de la dispersion du pollen, avec le type d'espèce, avec le paysage sont en cours d'étude.

Conclusion – Bien que cela ne soit pas un problème nouveau, le risque de dispersion de transgènes (Rosi-Marshall et al., 2007) à plus ou moins longue distance par du pollen des cultures génétiquement modifiées a très fortement contribué à l'avis négatif de la commission sur la variété de maïs génétiquement modifiée MON 810 ("impossibilité d'une absence de pollinisation croisée entre champs OGM et champs sans OGM à une échelle locale" http://www.legrenelle-environnement.fr/grenelle-environnement/spip.php?article759&var_recherche=mon810). Les études actuelles de dissémination du pollen reposent en partie sur des travaux de modélisation (Klein et al., 2006) qui ne permettent pas de prévoir la pollinisation croisée effective.

. Effets sur la dissémination des semences d'adventices

La diffusion des mauvaises herbes est très importante à l'échelle de la planète avec un certain nombre d'espèces à aire de répartition quasi cosmopolite comme le chiendent (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) ou le chénopode blanc (*Chenopodium album* L. ; Radosevich & Holt, 1984). Si l'homme reste le

principal vecteur de dispersion des propagules adventices comme dans le cas de l'ambrosie à feuilles d'armoise (Chauvel et al., 2005), d'autres espèces adventices (famille des Onagracées comme *Epilobium angustifolium* L., famille des Astéracées comme *Cirsium arvense* (L.) Scop., espèces du groupe *Taraxacum*...) ont développé des systèmes d'anémochorie profitant du milieu ouvert que constituent les agrosystèmes pour augmenter leur capacité à occuper le milieu (Cousens & Mortimer, 1995) (Figure 2.2-8.).

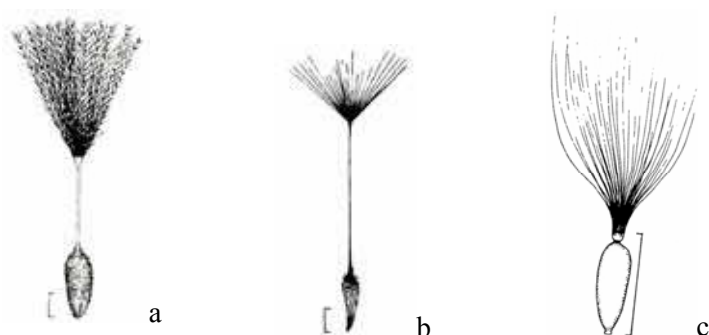


Figure 2.2-8. a et b semences anémochores d'espèces adventices (a : *Picris echinoides*; b : *Taraxacum* Sect. *Vulgaria* ; c : *Epilobium angustifolium* (Jauzein, 1995)

Toutefois, la distance de dispersion reste limitée à la dizaine de mètres (Burrows, 1974) pour des semences et de l'ordre du kilomètre quand la plante entière est "roulée" par le vent (*Salsola kali* ; Cousens & Mortimer, 1995).

Les effets du paysage sur la dissémination des adventices sont actuellement en cours de développement dans le cadre de travaux sur la structuration de la biodiversité des populations de mauvaises herbes.

Conclusion – Souvent évoquée comme un facteur important de dispersion des espèces adventices comme le pissenlit (espèces du groupe Taraxacum), la dispersion des adventices par le vent ne semble pas dépasser la centaine de mètres dans les parcelles cultivées. Les effets du paysage sur la dissémination des adventices sont actuellement en cours de développement dans le cadre de travaux sur la structuration de la biodiversité des populations de mauvaises herbes.

. Effets sur les auxiliaires

A l'échelle parcellaire, la diversification végétale offre généralement un microclimat tamponné, avec davantage d'ombre en été, une atténuation des amplitudes thermiques journalières et une réduction du vent (Andow, 1991). De nombreux travaux montrent que les auxiliaires des cultures ont tendance à rechercher de tels milieux protégés (Tonhasca, 1993; Carter & Rypstra, 1995; Bugg & Pickett, 1998; Gurr et al., 1998; Nentwig et al., 1998; Landis et al., 2000; Dyer & Stireman, 2003; Altieri & Nicholls, 2004a; Altieri & Nicholls, 2004b), alors que nombre de ravageurs des cultures préfèrent les milieux plus exposés et ouverts (Risch, 1981; Andow & Risch, 1985; Andow, 1988).

Les zones refuge bien abritées, à microclimat tamponné, sont également très recherchées par les arthropodes en vue de leur hibernation (Pfiffner & Luka, 2000; Pfiffner & Wyss, 2004), notamment en zones de grandes cultures annuelles qui sont dépourvues de telles structures permanentes au sein même des parcelles (Landis et al., 2000). A l'opposé des conditions hivernales, des températures trop élevées et une hygrométrie trop faible en été, peuvent être néfastes aux auxiliaires. Ainsi, du ray-grass *Lolium multiflorum* semé dans les inter-rangs de maïs permet de diminuer la température et d'augmenter l'hygrométrie au niveau du sol, ce qui améliore le taux de survie des trichogrammes *Trichogramma brassicae* introduits par lâchers inondatifs (Landis et al., 2000). Un résultat identique, vis-à-vis d'araignées qui sont des prédateurs généralistes de petits arthropodes, peut être obtenu avec la création de trous de 10-12cm de profondeur dans le sol (Landis et al., 2000).

Conclusion - Les structures végétales vivantes ou mortes permettant d'améliorer le microclimat (atténuation des écarts extrêmes de température et d'humidité) sont favorables aux auxiliaires et augmentent leur présence et leur survie dans les agroécosystèmes.

2.2.1.5. Pollinisation

. Importance de la pollinisation entomophile

La relation entre plantes et insectes pollinisateurs est un mutualisme, i.e. une relation bénéfique entre organismes avec des insectes qui transportent le pollen entre fleurs et assure la reproduction sexuée en échange de récompenses produites par la plante comme le nectar (Ricklefs, 2005). Cette relation a été payante puisque qu'elle a conduit à l'explosion évolutive de la diversité des angiospermes au cours du Crétacé (Pesson & Louveaux, 1984). Les principaux pollinisateurs sont les apoïdes (abeille domestique, abeilles sauvages - dont il existe 1000 espèces en France ; Rasmont et al., 1995) - et bourdons) et les diptères Syrphidés (Proctor & Yeo, 1996), notamment les nombreuses espèces de grande taille à pilosité développée (Holloway, 1976).

Dans les agroécosystèmes, la pollinisation par les insectes est à la fois un service écosystémique (Myers, 1996; Balvanera et al., 2001; Kremen et al., 2007; Zhang et al., 2007) et un service intrant dans le processus de production des agriculteurs (Free, 1993; Delaplane & Mayer, 2000; Velthuis & van Doorn, 2006). Les insectes pollinisateurs sauvages participent à la pollinisation de nombreuses cultures (Kremen et al., 2002; Morandin & Winston, 2005; Greenleaf & Kremen, 2006a; Klein et al., 2007; Winfree et al., 2007) et de nombreux agriculteurs louent des colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera*) ou achètent des colonies de bourdons (*Bombus terrestris*) pour assurer la pollinisation de certaines cultures (perso.wanadoo.fr/cl.ivert/grapp.htm; Carreck et al., 1997; Velthuis & van Doorn, 2006).

Dans les écosystèmes naturels, la pollinisation influe directement sur la biodiversité des communautés végétales et la production primaire : en moyenne, plus de 70% des espèces d'angiospermes sur un total recensé de 250 000 espèces environ sont pollinisées par des animaux (Axelrod, 1960; Buchmann & Nabhan, 1996). Dans les agroécosystèmes, la production de 84% des espèces cultivées en Europe (Williams, 1994; Buchmann & Nabhan, 1996; Allen-Wardell et al., 1998) et de 65% des espèces cultivées pour l'alimentation humaine à l'échelle du monde (Klein et al., 2007), dépendent de la pollinisation par les insectes. Ces espèces cultivées représentent 34% du tonnage de la production agricole mondiale utilisée pour l'alimentation humaine, les autres cultures étant principalement des céréales comme le blé, le maïs et le riz. En Europe, la pollinisation des cultures dépend essentiellement des abeilles et bourdons (hyménoptères, Apoidea) et des syrphes (diptères, Syrphidae), qui présentent des caractéristiques morphologiques et comportementales en faisant des vecteurs de pollen efficaces. Bien que la disparition des abeilles ne signifierait pas la fin de l'alimentation humaine, la diversité alimentaire en serait profondément altérée et certains secteurs agricoles seraient particulièrement touchés. Différentes études ont évalué monétairement la contribution des abeilles et autres insectes pollinisateurs à la production agricole (Costanza et al., 1997; Ricketts et al., 2004). Les pertes économiques potentielles seraient estimées à 15 milliards de dollars aux Etats-Unis (Morse & Calderone, 2000), 202 millions de livres Sterling au Royaume-Uni, à 200 milliards de dollars à l'échelle du monde (Pimentel et al., 1997).

Quelques exemples historiques illustrent les conséquences potentielles du déclin des pollinisateurs sur les cultures destinées à l'alimentation humaine. Dans les années 1980, dans la région de l'Hindu Kush sur les contreforts de l'Himalaya, la production de pommes chuta de 50% malgré l'irrigation et les apports d'engrais. La raison principale en était la disparition d'abeilles et la solution mise en œuvre fut la mobilisation massive de la population pour polliniser manuellement les vergers l'année suivante (Barbault, 2006). Un autre exemple est celui en 2006 des agriculteurs de Californie qui manquaient d'abeilles pour polliniser leurs vergers d'amandiers, suite à des disparitions de colonies d'abeilles domestiques pouvant atteindre 90% du cheptel. Ils ont alors dû importer des milliers de colonies d'abeilles d'Australie (Stokstad, 2007). Au vu de cette menace, il apparaît essentiel de ne pas miser sur une seule espèce de pollinisateurs et une attention toute particulière doit être portée aux relations plantes-pollinisateurs. En dehors de quelques exemples concrets, les conséquences écologiques de la diminution des pollinisateurs sont difficiles à évaluer (Chapin et al., 2000).

. Effets de la diversité des communautés de pollinisateurs sur la structure des communautés végétales et les rendements des cultures

En Europe, les communautés de pollinisateurs sont donc principalement constituées des abeilles et bourdons et des syrphes, même si pour certaines espèces de plantes, les coléoptères et les lépidoptères sont des pollinisateurs importants (Buchmann & Nabhan, 1996; Chittka & Thompson, 2001). Ces insectes peuvent être très différents d'un point de vue taxinomique mais partager des attributs morphologiques similaires. Cet ensemble correspond à un groupe fonctionnel souvent appelé guildes de pollinisateurs (Michener, 2000). La guildes de pollinisateurs d'une espèce végétale donnée n'est pas exactement la liste des insectes visitant cette espèce et le cortège d'insectes floricoles très varié qui visite une espèce végétale ne doit pas cacher le fait que la pollinisation est souvent le fait de seulement quelques espèces d'insectes qui sont le plus souvent des abeilles et ce chez des familles aussi variées que les ombellifères (Apiaceae : Lindsey, 1984; et les légumineuses : Galloni et al., 2008). Par exemple, *Perdita kiowi*, une abeille du nord de l'Amérique, collecte le pollen de *Mentzelia decapetala* mais rentre rarement en contact avec le pistil. D'autres espèces endommagent les fleurs ou dérobent le nectar. Certaines espèces de *Bombus* et de *Xylocopa* coupent une partie des fleurs et extraient le nectar sans rentrer en contact avec le stigmate (Corbet, 1997; Michener, 2000).

La pollinisation est parfois présentée comme obligatoire, mettant en relation une espèce de pollinisateur avec une espèce de plante (Corbet, 1997). C'est le cas pour certaines interactions spécialisées avec les orchidées et certaines espèces de *Ficus*, de *Yucca* et de *Trollius* ou bien pour *Andrena florea* qui ne visite que les fleurs de *Bryonia dioica* en Europe (Michener, 2000; Richkles & Miller, 2005). Cette idée de spécialisation tire son fondement des travaux de Darwin (1862) et a été souvent reprise comme facteur de radiation évolutive. Ainsi, la majorité des études des relations plantes-pollinisateurs se sont focalisées sur les relations spécialistes qui sont le reflet d'une coévolution étroite. Mais des analyses récentes sur les réseaux de pollinisation montrent que la majorité des pollinisateurs visitent beaucoup d'espèces de plantes, et réciproquement la majorité des espèces de plantes sont visitées par beaucoup d'espèces d'insectes (Ollerton, 1996; Waser et al., 1996; Memmott, 1999; Memmott et al., 2004). L'analyse de plusieurs réseaux de pollinisation montrent que ces réseaux ont donc une structure emboîtée (Bascompte et al., 2003), avec des espèces généralistes qui interagissent préférentiellement avec des espèces spécialistes. Cette structure confère potentiellement beaucoup de résilience aux réseaux de pollinisation, notamment en ce qui concerne l'extinction d'espèces dans ces réseaux.

Ainsi, des pollinisateurs généralistes pourraient remplacer des pollinisateurs spécialistes qui se seraient éteints. Des travaux théoriques montrent en effet que l'extinction de pollinisateurs très spécialisés n'affecte que peu le fonctionnement des réseaux de pollinisation, donc le fonctionnement des communautés végétales (Memmott et al., 2004). Plus précisément, un autre travail théorique mais basé sur l'analyse de réseaux de pollinisation indique que seulement 15% des espèces sont structurellement importantes pour le bon fonctionnement du réseau (Olesen et al., 2007). Mais les auteurs de ces travaux soulignent que les espèces clefs de pollinisateurs seraient justement des espèces très généralistes, relativement communes, et souvent touchées de plein fouet par la crise actuelle de la biodiversité (Biesmeijer et al., 2006). Il faut donc rester prudent en ce qui concerne la résilience des réseaux de pollinisation à l'extinction des pollinisateurs, d'autant plus que peu de travaux expérimentaux existent sur ce sujet. De plus, la majorité de ces approches analysent l'impact de variations de la diversité des pollinisateurs sur la pérennité des populations d'une seule espèce végétale ou de quelques espèces seulement. Par exemple, Steffan-Dewenter et Tscharnkte (1999) ont montré expérimentalement que la fragmentation et la destruction des habitats naturels par l'agriculture intensive ont des effets très forts sur l'abondance et la diversité des Hyménoptères pollinisateurs : ceci se traduit par une chute du succès reproducteur des deux espèces de plantes étudiées, chute d'autant plus forte que ces plantes étudiées sont éloignées des habitats propices aux pollinisateurs. La même conclusion s'applique en ce qui concerne le succès reproducteur de trois espèces de plantes rares adventices des cultures : il dépend du maintien des populations de leurs pollinisateurs les plus efficaces qui sont un bourdon et un syrphe, dont les populations dépendent elles-mêmes de la diversité spécifique des communautés végétales qui entourent ces espèces de plantes rares (Gibson et al., 2006).

A notre connaissance, une seule étude expérimentale analyse l'impact de la diversité elle-même (au travers de variations de celle-ci) des pollinisateurs sur le fonctionnement des réseaux de pollinisation et sur la stabilité des communautés végétales non cultivées (Fontaine et al., 2006). Ce travail montre que la diversité fonctionnelle des communautés de pollinisateurs (présence ou non de bourdons et/ou de syrphes) a un impact très fort sur la diversité et la pérennité des communautés végétales : c'est seulement en présence des deux types de pollinisateurs que les taux de reproduction et de recrutement les plus élevés ont été obtenus et que la communauté végétale ne s'est pas appauvrie. De plus, ce sont les communautés végétales les plus diversifiées qui sont les plus affectées par une diminution de la diversité des pollinisateurs. Ultimement, on conçoit bien que tous les niveaux trophiques sont affectés par l'extinction d'espèces végétales, consécutives à l'appauvrissement de la faune pollinisatrice et à la simplification des réseaux de pollinisation. Il semble urgent d'avoir d'autres approches expérimentales de ce type, réalisées au niveau des communautés de plantes mais aussi au niveau des espèces cultivées individuellement.

A notre connaissance, une seule étude a effectivement porté sur la manipulation de la diversité de communautés de pollinisateurs en culture agricole (Frank & Volkmar, 2006). Cette étude a démontré, à l'aide de cages contenant soit des syrphes (*Episyrphus balteatus*), soit des abeilles sauvages (*Osmia rufa*), soit les deux espèces, soit encore aucune des deux pour le témoin, que les insectes participent activement à la pollinisation de cette plante autogame mais surtout que la meilleure pollinisation est obtenue par l'action combinée des deux espèces puisque les abeilles permettent un plus grand nombre de graines de colza par silique alors que les syrphes permettent l'obtention d'un PMG (poids de mille graines) plus élevé (Frank & Volkmar, 2006).

Quelques études tendent à montrer, dans des cas où abeilles domestiques et abeilles sauvages sont directement en compétition, que la biodiversité des pollinisateurs apparaît comme un facteur d'augmentation de la production pour les cultures entomophiles (Klein et al., 2002). Steffan-Dewenter (2003) a ainsi montré une interaction pollinisatrice positive entre *Osmia rufa* et *A. mellifera* sur colza. Sur le tournesol (*Helianthus annuus*) en production de semences hybrides, le taux de fructification des capitules mâle stérile (MS) est étroitement corrélé à la population totale d'abeilles domestiques et sauvages (Degrandi-Hoffman & Watkins, 2000) et la présence d'abeilles sauvages améliore jusqu'à cinq fois l'efficacité pollinisatrice individuelle des abeilles domestiques (Greenleaf & Kremen, 2006b). Enfin, en vergers de caféiers *Coffea arabica* en Indonésie, (Klein et al., 2003) ont trouvé que le taux de fructification était significativement corrélé à la diversité spécifique des abeilles et non avec leur abondance totale sur la culture (Figure 2.2-9.).

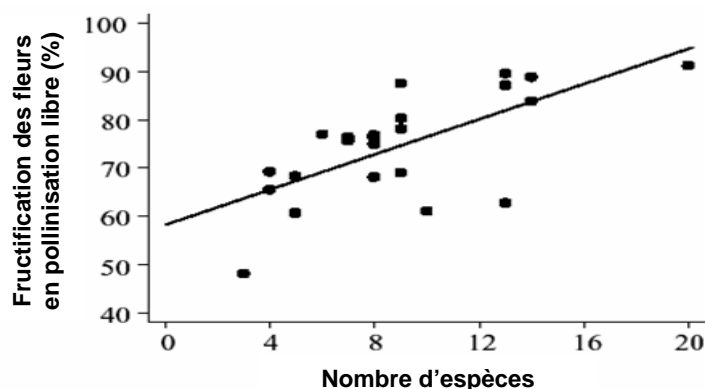


Figure 2.2-9. Effet de la diversité des abeilles sur le taux de fructification chez le caféier (*Coffea arabica*) (d'après Klein et al., 2003).

Une complémentarité peut également être observée entre apoïdes et diptères Syrphidés. Ainsi, leur participation améliore très significativement la production de semences de plusieurs espèces condimentaires (céleri, persil, aneth, fenouil ; Anasiewicz et al., 1989; Chaudhary, 2006). Lyon (1965) a également montré leur rôle pollinisateur en cultures de carottes porte-graines. Selon plusieurs études canadiennes, ils représentent le second groupe de pollinisateurs effectifs en vergers derrière des apoïdes du genre *Apis* et des familles Halictidae et Andrenidae (Boyle & Philogene, 1983, in Vockeroth, 1992), et viennent aujourd'hui compléter l'action des apoïdes, devenue dans certaines situations insuffisante (de Oliveira et al., 1984). Des études ont même montré que, dans certaines régions tempérées et nordiques de l'Europe, leur importance dépasse celle des abeilles dans les vergers

(Matile, 1993) et dans les peuplements semi-cultivés de framboisiers en Scandinavie (Hippa et al., 1978). De façon très localisée et en situation non agricole, ils peuvent même se substituer totalement aux apoïdes, naturellement absents : ainsi, sur les îles Columbretes (Espagne) en mer Méditerranée, l'espèce migratrice *Eristalis tenax*, provenant du continent, est l'unique pollinisateur, avec un autre diptère de la famille des Caliphoridae, d'une luzerne (*Medicago citrina*) et de la carotte sauvage.

Enfin, plusieurs études ont montré qu'il est possible d'élever *Eristalis tenax*, espèce mimétique de l'abeille et spontanément répandue, afin d'améliorer la pollinisation de certaines cultures horticoles visitées par des apoïdes (Gladis, 1997) voire afin d'assurer toute la pollinisation de cultures sous serre comme les poivrons (Jarlan et al., 1997a; Jarlan et al., 1997b).

Au-delà de l'effet de la diversité des communautés de pollinisateurs sur les plantes, la densité même des populations de pollinisateurs semble modifier le comportement de butinage des pollinisateurs généralistes (Fontaine et al., 2008), dont les densités de population sont justement affectées par les activités anthropiques (Biesmeijer et al., 2006). Une étude expérimentale (Fontaine et al., 2008) montre en effet que chez le bourdon *Bombus terrestris* des peuplements moins denses de ce pollinisateur très répandu ont un comportement de butinage moins généraliste.

A une échelle plus large dans les écosystèmes naturels, la grande sensibilité des communautés végétales les plus diversifiées à l'extinction ou la raréfaction de leur faune pollinisatrice semble corroborée par les résultats d'une approche empirique (Vamosi et al., 2006) : dans plusieurs "points chauds" de biodiversité, il existe une relation positive entre la diversité des communautés végétales et l'intensité de la compétition entre plantes pour l'accès aux pollinisateurs. Les auteurs de ce travail concluent qu'une extinction des pollinisateurs dans ces biotopes conduirait très vraisemblablement à une cascade d'extinctions.

Au total, l'ensemble de ces données, tant expérimentales qu'empiriques ou théoriques, souligne le besoin d'approches expérimentales à grande échelle en ce qui concerne l'impact de la diversité de la faune pollinisatrice sur le fonctionnement des communautés végétales, et allant au-delà du simple établissement de corrélations entre performances agronomiques et communautés de pollinisateurs.

Conclusion - La pollinisation est le résultat d'un mutualisme entre plantes et pollinisateurs. Dans les milieux naturels, il semble que le fonctionnement des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs repose principalement sur la présence et l'activité de quelques espèces généralistes. Théoriquement, ceci conférerait donc beaucoup de résilience à ce réseau et l'extinction de pollinisateurs spécialisés affecterait peu le fonctionnement des communautés végétales qui serait maintenu par des espèces généralistes. Des travaux indiquent que plus les communautés végétales sont diverses, plus elles seraient sensibles à une diminution de la biodiversité de la faune pollinisatrice : ce serait notamment le cas au niveau des "hotspots" de biodiversité répertoriés à l'échelle mondiale. Dans la pratique, il existe peu d'études sur les communautés de plantes sauvages ou sur les cultures. Une étude a clairement montré que la diversité fonctionnelle des communautés de pollinisateurs a un effet sur la diversité et la pérennité des communautés de plantes sauvages. Au niveau des cultures, quelques résultats indiquent un effet de la diversité des pollinisateurs sur la performance agronomique des angiospermes cultivées. D'autres recherches établissent de simples corrélations positives entre diversité de pollinisateurs et performances agronomiques, sans apporter d'éclairage sur les mécanismes.

2.2.1.6. Contrôle biologique des bioagresseurs

Cette section traite des effets de la biodiversité sur l'ensemble des bioagresseurs. Le cas des phytophages est abordé en priorité, la bibliographie étant très conséquente, proportionnellement aux enjeux. Suivent un résumé des connaissances pour les maladies phytopathogènes, les adventices et enfin quelques brefs éléments concernant les organismes du sol.

. Arthropodes phytophages des cultures

(a) Importance et diversité des réseaux trophiques en milieux terrestres

Les réseaux trophiques et les cascades qui les parcourent, ont été largement étudiés et documentés au sein des communautés aquatiques, où il apparaît que leur omniprésence et leur importance structurent fortement ces dernières, à tous les niveaux trophiques (Vanni & Findlay, 1990; Brett & Goldman, 1996). En milieux terrestres, la reconnaissance de leur existence est ancienne (les paysans Chinois pratiquaient déjà la lutte biologique il y a 2500 ans (Begon et al., 1996) et Linné la promouvait en 1752 (Nocera et al., 2005) mais leur rôle dans la structuration des systèmes terrestres est encore débattu. La grande majorité des recherches concerne les cascades trophiques dominées par des arthropodes, et les travaux ayant porté sur les liens entre production primaire et cascades trophiques dominées par les vertébrés sont rares (MacLaren & Peterson, 1994; Gutierrez et al., 1997; Ayal, 2007).

La théorie de linéarité des cascades trophiques prédit que les herbivores structurent les écosystèmes terrestres dans les milieux soit très peu productifs d'un point de vue écologique (deux niveaux trophiques, absence de prédateurs), soit très productifs (nombre pair de niveaux trophiques supérieur à deux), et qu'ils n'ont presque pas d'effets dans les milieux moyennement productifs ayant un nombre impair de niveaux trophiques ; de plus, elle suppose la présence d'un seul groupe fonctionnel (guilde) homogène à chaque niveau (Oksanen & Oksanen, 2000). Même si quelques travaux confirment cette théorie, notamment en milieux cultivés qui sont écologiquement très peu ou moyennement productifs (Buckland & Grime, 2000), ou dans des communautés végétales dominées par une espèce hôte d'un phytophage spécialiste (Long et al., 2003), la plupart des observations *in natura* ne corroborent que très rarement ces prédictions du fait notamment de l'existence de nombreuses autres voies trophiques possibles : l'occurrence d'une part de plusieurs guildes par niveau trophique peut amener à des interactions de prédation intra-guille voire de cannibalisme (voir ci-dessous) et l'existence d'autre part de liens trophiques multi-niveaux, entre un prédateur et des proies appartenant à plusieurs niveaux par exemple, rompt cette linéarité théorique (Abrams, 1993). Les effets de la prédation se répercutant par cascade jusqu'au niveau de la production primaire sont malgré tout visibles, et le sont aussi bien dans des systèmes terrestres relativement simples comme les agroécosystèmes (Riechert & Bishop, 1990; Carter & Rypstra, 1995) que dans des systèmes terrestres plus complexes comme les prairies, les forêts tempérées voire tropicales (Letourneau & Dyer, 1998; Schmitz et al., 2000; Letourneau et al., 2004). Les structures trophiques sont donc souvent non linéaires et les cascades variables en intensité, de même que leurs effets sur la production primaire (Polis & Holt, 1992).

Une méta-analyse réalisée par Halaj et Wise (2001) portant sur 40 publications entre 1960 et 1999 et 299 mesures *in natura* évaluant les effets de la suppression des prédateurs sur la densité de phytophages, les dommages aux plantes et la biomasse végétale en milieux naturels comme cultivés (communautés dominées par les arthropodes), permet d'avoir une mesure globale de leur occurrence et de leur intensité. Comme en milieu aquatique, l'élimination des prédateurs provoque dans la majorité des cas des densités plus fortes d'insectes phytophages et des pertes de biomasse végétale accrues (Figure 2.2-10.). Fait important, ces effets négatifs sur la production primaire s'avèrent être plus marqués dans les agroécosystèmes que dans les écosystèmes naturels.

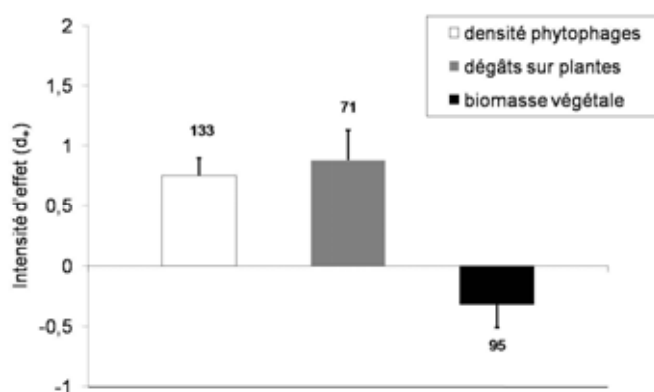


Figure 2.2-10. Effets moyens (\pm 95% IC) de la suppression de la pression de prédation sur la densité de phytophages, les dommages aux plantes et la biomasse végétale en milieux terrestres naturels et cultivés (communautés dominées par les arthropodes). Les nombres au-dessus ou sous les barres indiquent le nombre de comparaisons dans chaque catégorie (d'après Halaj & Wise, 2001).

Comme en milieu aquatique, l'élimination des prédateurs terrestres (essentiellement des arthropodes) provoque dans la majorité des cas des densités plus fortes d'insectes phytophages, des niveaux de dégâts plus importants sur les plantes et des pertes de biomasse végétale accrues.

Prédation intra-guilde et cannibalisme influencent les cascades trophiques

La prédation intraguilde (PIG) correspond à la prédation, au sens générique du terme, exercée sur un consommateur par une autre espèce membre de la même guilde, i.e. un consommateur exploitant normalement la même ressource que le premier. L'hyper-parasitisme est la forme de PIG chez les parasitoïdes (Langellotto et al., 2006) : un parasitoïde devient l'hôte d'une espèce de parasitoïde de la même guilde qui normalement a pour hôte le même phytophage que le premier. Le statut de prédateur intraguilde n'est donc pas automatique et immuable, et varie notamment selon l'âge de l'insecte : dans les relations de PIG, le diptère Syrphidae *Episyrphus balteatus* est proie intraguilde aux stades jeunes (oeuf, larves 1^{er} et 2^e stades) face aux prédateurs intraguildes *Coccinella septempunctata* et *Chrysoperla carnea*, et prédateur intraguilde au 3^e stade larvaire (Hindayana et al., 2001).

La théorie de la PIG prédit deux hypothèses lorsque deux consommateurs intraguildes interagissent par compétition et prédation (l'un devient le prédateur intraguilde de l'autre qui est la proie intraguilde), et que la productivité de la ressource (i.e. les proies habituelles et communes aux deux consommateurs) augmente (Diehl & Feissel, 2000) : (i) le prédateur intraguilde augmente en abondance alors que la proie intraguilde diminue en abondance ; (ii) l'augmentation de la dominance du prédateur intraguilde entraîne ensuite une augmentation de la densité de la ressource. Plusieurs expérimentations ont validé cette théorie (e.g. Borer et al., 2003), ce qui démontre l'impact important de la PIG sur la structure des communautés impliquées dans les réseaux trophiques. Elles montrent également, d'un point de vue appliqué à la production primaire cultivée, que la PIG limite cette dernière puisque la cascade trophique ne peut parvenir jusqu'au consommateur primaire, i.e. le phytophage ravageur des cultures sur lequel le contrôle biologique ne s'exerce plus ou s'exerce moins (Cisneros & Rosenheim, 1997; Prasad & Snyder, 2004; Prasad & Snyder, 2006).

Une revue bibliographique portant sur l'occurrence, la nature et les résultats des interactions intraguildes autour des pucerons et de leurs parasitoïdes (Brodeur & Rosenheim, 2000), a montré que ces interactions prévalent dans la plupart des cas et, excepté pour les interactions parasitoïdes-parasitoïdes, elles sont en général asymétriques : les prédateurs aphidiphages et les pathogènes tuent les parasitoïdes. Ainsi, ils notent eux aussi une tendance à une baisse significative de l'efficacité du contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes du fait d'interactions intraguildes avec prédateurs et pathogènes. Dans certains cas toutefois, si l'action du prédateur intraguilde sur le phytophage lui-même (cas de liens trophiques multi-niveaux) est suffisante pour compenser la prédation exercée sur l'autre prédateur ou parasitoïde (mais proie intraguilde du premier), le contrôle biologique du phytophage ne faiblit pas. C'est ce qu'ont montré plusieurs expérimentations postérieures à la revue bibliographique sus-citée (Denno et al., 2004; Costamagna et al., 2007; Gardiner & Landis, 2007). D'autres cas favorables au contrôle des bioagresseurs sont ceux d'une tendance significative, chez certains ennemis naturels oligophages (de Coccinellidae, Syrphidae, Aphelinidae), à éviter les proies (ravageurs) ayant été déjà parasitées par un parasitoïde (Pineda et al., 2007; Zang & Liu, 2007) ou bien ceux d'adaptations comportementales de la part de certains parasitoïdes proies intraguildes permettant de réduire la PIG par des prédateurs par le biais d'une ponte préférentiellement dans des hôtes (ravageurs) protégés de la prédation par des fourmis (Volkl & Stechmann, 1998) ou non imprégnés de l'odeur de prédateurs (Raymond et al., 2000; Nakashima et al., 2006). Enfin, dans de rares cas, les interactions interspécifiques intraguildes n'aboutissent pas à l'émergence d'une espèce dominant l'autre (respectivement un prédateur intraguilde et une proie intraguilde), mais aboutissent à un affaiblissement des deux espèces en interaction qui voient leur potentiel reproductif et leur survie réduits (Currie et al., 1996).

Le cannibalisme correspond à une prédation, ou un parasitisme, exercé par un arthropode sur un individu de sa propre espèce, et ne se produit que chez certaines espèces lorsqu'il y a une forte différence de taille entre les individus et/ou lorsque les individus souffrent de disette (Borre et al., 2006). Il s'agit d'un mécanisme important chez beaucoup de communautés d'arthropodes terrestres et aquatiques (Borre et al., 2006). Fréquent chez les araignées, le cannibalisme régule les populations de façon directement proportionnelle à la densité des individus dans le milieu (Buddle et al., 2003). Chez une araignée-loup, *Pardosa milvina* (Hentz), il est d'autant plus important que les tailles et les poids diffèrent entre les individus (Buddle et al., 2003). Le cannibalisme est un processus régulier, bénéfique en cas de disette et sous-tendant la dynamique des populations d'autres groupes zoologiques comme

les acariens Phytoséiides (Schausberger, 2003), groupe auxiliaire régulier des vignes et vergers, et comme les coccinelles, notamment *Harmonia axyridis* et *Coccinella septempunctata* (Hironori & Katsuhiko, 1997). Chez les acariens, MacRae et Croft (1997) ont démontré que *Typhlodromus pyri*, phytoséiide auxiliaire généraliste très répandu dans les vergers, se maintient même en l'absence de ses proies Tétranychidés grâce à un comportement cannibale sur ses larves, comportement qui se déclenche à un ratio nombre de proies / nombre de Phytoséiides plus élevé que chez d'autres espèces de la même famille. Ainsi, cet auxiliaire peut-il plus facilement intervenir dès que le ravageur entame une nouvelle phase de progradation. Le cannibalisme peut enfin être un processus inhabituel chez une espèce mais devenir régulier lorsqu'il est la conséquence d'une disette chronique en proies suite à l'introduction d'un prédateur intragilde plus compétitif. C'est le cas des deux espèces natives de coccinelles nord américaines qui souffrent d'un manque de proies à cause de la présence d'une espèce concurrente intragilde allochtone, invasive, *Harmonia axyridis* (Cottrell, 2005).

La capacité des arthropodes zoophages à initier des cascades trophiques ayant un impact positif sur la productivité primaire dépend donc grandement de la composition et de la complexité des réseaux trophiques. Toutefois, certains auteurs comme Finke et Denno (2006) mais aussi Woodcock et al. (2008), ont démontré que cette capacité peut également être largement influencée par le niveau de complexité structurale du milieu, et d'autres auteurs (Propp & Morgan, 1985; Meyhofer & Hindayana, 2000) par la plus ou moins grande disponibilité en proies et hôtes alternatifs ; des valeurs élevées de ces deux paramètres de milieu améliorant en général l'impact positif des zoophages sur les producteurs primaires.

Des passerelles entre réseaux trophiques hypogés et épigés/hypergés

Une revue bibliographique (Scheu, 2001) a mis en évidence que les réseaux trophiques épigés et hypergés sont fortement dépendants de la structure et de l'activité des communautés animales hypogées. Ainsi, deux passerelles existent entre les réseaux trophiques souterrains et épigés/hypergés : (i) la plante elle-même et ses performances de croissance qui sont gouvernées en partie par les micro-organismes animaux souterrains et qui conditionnent la productivité aérienne (Blossey & Hunt-Joshi, 2003), donc les herbivores aériens ; et (ii) les prédateurs généralistes épigés qui peuvent se nourrir d'animaux du sol détritiques et microphages mais qui peuvent s'en détourner et se nourrir de phytophages aériens, au profit potentiellement des cultures qui se voient ainsi mieux protégées des phytophages. La première voie correspond à un contrôle ascendant, de type "bottom-up", des communautés épigées/hypergées par les animaux souterrains (vers de terre, collemboles, protozoaires) qui jouent pour cette voie un rôle bien plus important que les phytophages racinaires. La seconde voie correspond à un renforcement du contrôle descendant de type "top-down", potentiellement important pour aider au contrôle des ravageurs des cultures (Scheu, 2001) (Figure 2.2-11.).

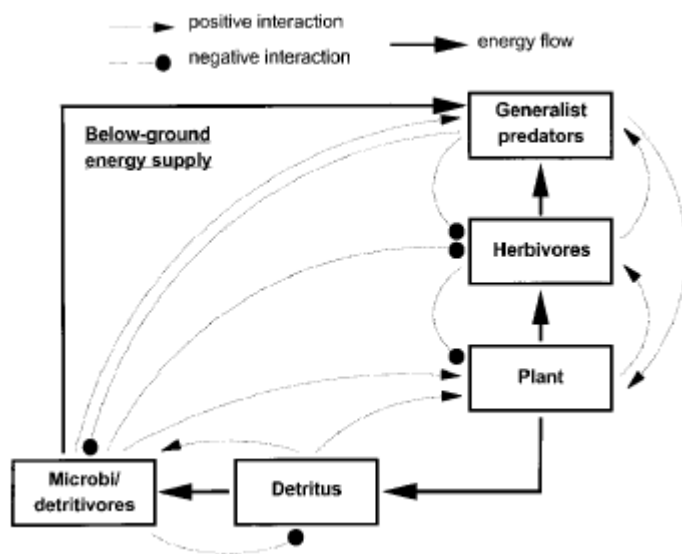


Figure 2.2-11. Renforcement des cascades trophiques entre prédateurs généralistes et plantes via la fourniture d'énergie hypogée.

L'augmentation de l'apport de matière organique entraîne une augmentation de l'abondance des détritiques, ce qui permet de réduire les dommages aux plantes causés par les phytophages grâce au support énergétique fourni aux prédateurs généralistes (Scheu, 2001).

Brown et Tworkoski (2004) ont montré l'importance potentielle de ces deux voies en protection des cultures : en verger de pommiers, les arbres ayant reçu un apport de compost ont hébergé les deux années suivantes significativement moins de ravageurs et davantage d'auxiliaires prédateurs que les arbres témoins.

Les effets inverses, à savoir ceux des cascades trophiques initiées par des prédateurs hypergés sur les réseaux trophiques hypogés, ont été plus récemment mis en évidence mais s'avèrent également importants. Ainsi, Wardle et al. (2005) ont démontré que les consommateurs hypergés de niveau trophique élevé comme les prédateurs modèlent en partie la structure des réseaux trophiques dans le sol.

Si les réseaux trophiques hypogés ont été très étudiés en général, notamment ceux à l'origine de la passerelle ascendante évoquée précédemment, la contribution des micro-arthropodes du sol et particulièrement des non-détritivores à l'alimentation des réseaux trophiques épigés et hypergés, soit le contrôle descendant, a fait l'objet de très peu de recherches (Johnston, 2000). Ces micro-arthropodes non détritivores, notamment les acariens Oribatidés, constituent pourtant une ressource trophique importante pour de nombreux macro-arthropodes épigés et vertébrés prédateurs (Johnston, 2000).

Une voie inhabituelle des cascades trophiques : la voie des mutualistes

La plupart des expérimentations sur les effets de retrait ou de diminution des prédateurs sur la production primaire sont réalisées via la voie des antagonistes des plantes (leurs phytophages) et non via la voie de leurs mutualistes. Cette voie est néanmoins à considérer également car son importance est apparemment plus forte que supposé. Les effets indirects des prédateurs des mutualistes floricoles sur les plantes sont importants car si on diminue leur intensité, la pollinisation et le succès reproducteur des plantes sont améliorés (Knight et al., 2006). Muller et Godfray (1999) ont également constaté que des mutualistes peuvent jouer un rôle important dans la structuration de communautés et de réseaux trophiques : l'absence locale de certaines fourmis interdit la présence de deux espèces de pucerons sur des plantes adventices des cultures auxquelles elles sont inféodées, du fait de l'action d'ennemis de ces pucerons, ennemis desquels les fourmis pourraient potentiellement les protéger. Finkes et al., (2006) ont fait le même constat avec les champignons endophytes mutualistes de certaines graminées, qui influencent la composition des communautés d'araignées en diminuant la richesse spécifique de certaines familles.

Synthèse et conclusion

*Contrairement à ceux des milieux aquatiques, les réseaux et cascades trophiques des milieux terrestres ont été assez peu étudiés en ce qui concerne leur rôle dans la structuration des écosystèmes, et l'ont été majoritairement avec les arthropodes. La théorie de linéarité des cascades trophiques (prédisant que les herbivores structurent les écosystèmes terrestres soit très peu productifs soit très productifs, mais pas les intermédiaires), n'est que rarement confirmée in natura du fait de nombreuses voies trophiques possibles à chaque niveau (prédation intragilde, cannibalisme) et de liens trophiques multi-niveaux. Toutefois, **les effets de la prédation sur la production primaire restent visibles dans tous les écosystèmes, particulièrement dans les écosystèmes cultivés moyennement productifs sur un plan écologique**. Les manipulations de **densité de prédateurs** et notamment leur élimination provoquent en règle générale des augmentations fortes de densité des phytophages dans tous les types d'écosystèmes, et des pertes de biomasse végétale particulièrement marquées dans les agroécosystèmes. Dans ces derniers, les interactions interspécifiques intraguildes négatives (prédation, cannibalisme) entravent la plupart du temps le cheminement des cascades trophiques jusqu'à la plante cultivée en affaiblissant l'intensité du contrôle biologique sur les ravageurs, mais dans quelques cas le cannibalisme est un processus régulier et bénéfique à la dynamique d'auxiliaires et au contrôle des ravageurs des cultures. **L'impact positif des arthropodes zoophages sur la production primaire est donc dépendant d'une composition et d'une complexité adéquates des réseaux trophiques**, ces derniers incluant les proies et hôtes alternatifs qui, avec la complexité structurale des milieux, jouent un rôle potentiellement améliorateur des cascades trophiques bénéfiques aux cultures.*

Les réseaux trophiques épigés et hypergés s'avèrent être fortement dépendants de la structure et de l'intensité des réseaux trophiques hypogées, et les voies d'échanges entre ces réseaux sont limités aux plantes et aux arthropodes polyphages épigés.

Enfin, la grande majorité des études sur les cascades trophiques concerne les antagonistes des plantes (les phytophages) et non leurs mutualistes (e.g. pollinisateurs), sur lesquels des efforts de recherche devraient être déployés car les effets des prédateurs sur ces derniers s'avèrent être plus importants que supposé généralement.

(b) Les réseaux trophiques dans le service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures

Effets des cascades trophiques selon les types de formations végétales, cultivées ou non

Le contrôle naturel des bioagresseurs des cultures est l'un des services écologiques importants délivrés par la biodiversité (Ives et al., 2000; Wilby & Thomas, 2002; Gurr et al., 2003). Divers travaux se sont attachés à mesurer, par manipulation des communautés d'arthropodes zoophages, les effets des ennemis naturels de phytophages sur la diminution des populations de ces derniers, dans le but d'apporter des éléments utiles à la vérification de l'hypothèse des Ennemis Naturels ("*Natural Enemy Hypothesis*" dans la littérature internationale), hypothèse avancée pour expliquer la prééminence de l'action des ennemis naturels de ravageurs dans le contrôle des populations de ces derniers, sur celle des formations végétales (cultures) agissant directement sur les niveaux de population des phytophages (hypothèse de la Concentration de la Ressource ; Tahvanainen & Root, 1972; Root, 1973 ; "*Resource Concentration Hypothesis*" dans la littérature internationale).

Parmi les 40 publications prises en compte dans la méta-analyse de Halaj et Wise (2001) (voir ci-dessus), 18 concernent des mesures (des effets de la manipulation des densités d'ennemis naturels sur la densité de phytophages, les dommages aux plantes et la biomasse végétale) réalisées en cultures agricoles essentiellement annuelles, 10 en prairies naturelles et jachères spontanées, et 12 en forêts.

Les auteurs ont montré que l'intensité des cascades trophiques varie selon les types de communautés : bien que les effets de la prédation sur les herbivores s'avèrent être similaires dans les trois cas, des différences sont constatées concernant les effets sur les producteurs primaires. Dans certains cas assez rares, l'enlèvement des prédateurs amène à une diminution, faible, des phytophages, ce qui dénote des effets tri-trophiques au sein même de ces chaînes alimentaires dominées par les arthropodes (Lang, 2003) (Figure 2.2-12.).

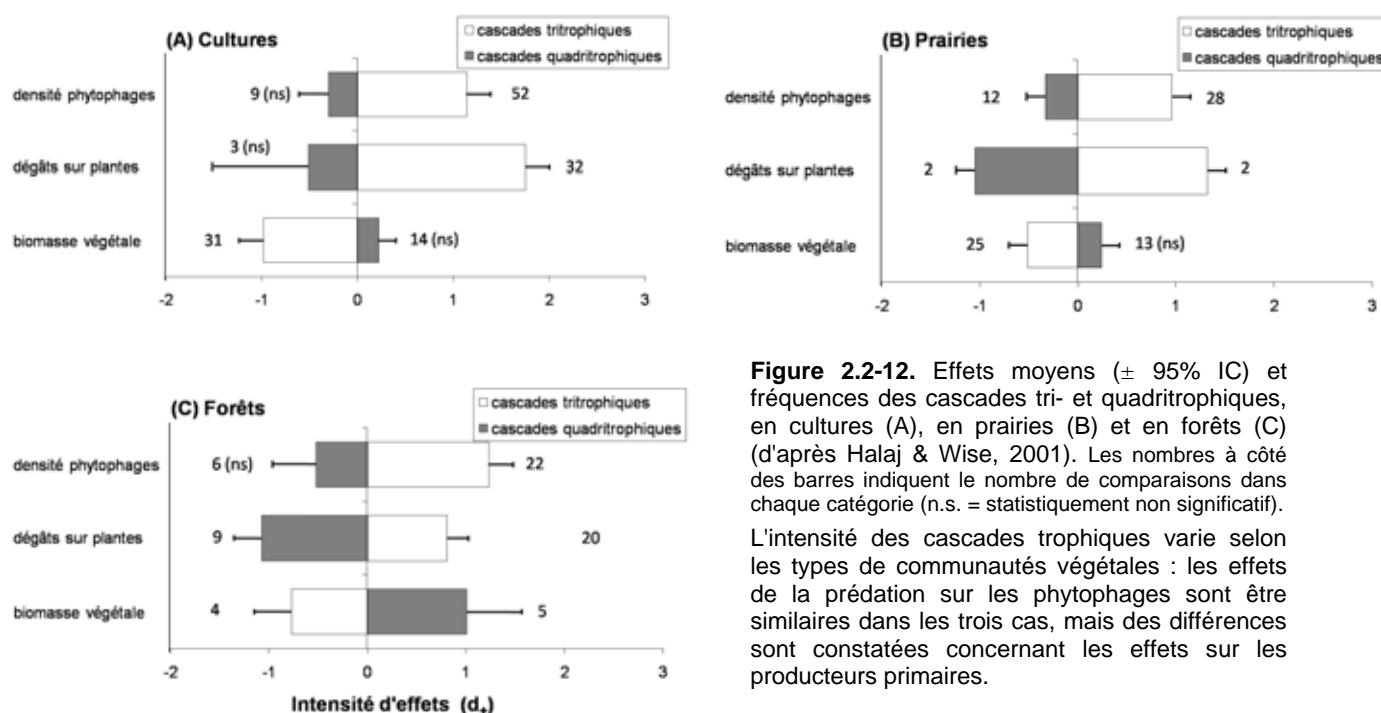


Figure 2.2-12. Effets moyens (\pm 95% IC) et fréquences des cascades tri- et quadritrophiques, en cultures (A), en prairies (B) et en forêts (C) (d'après Halaj & Wise, 2001). Les nombres à côté des barres indiquent le nombre de comparaisons dans chaque catégorie (n.s. = statistiquement non significatif).

L'intensité des cascades trophiques varie selon les types de communautés végétales : les effets de la prédation sur les phytophages sont être similaires dans les trois cas, mais des différences sont constatées concernant les effets sur les producteurs primaires.

En regroupant les communautés en seulement deux catégories, les cultures et les "non cultures", la singularité des premières apparaît clairement (Figure 2.2-13.).

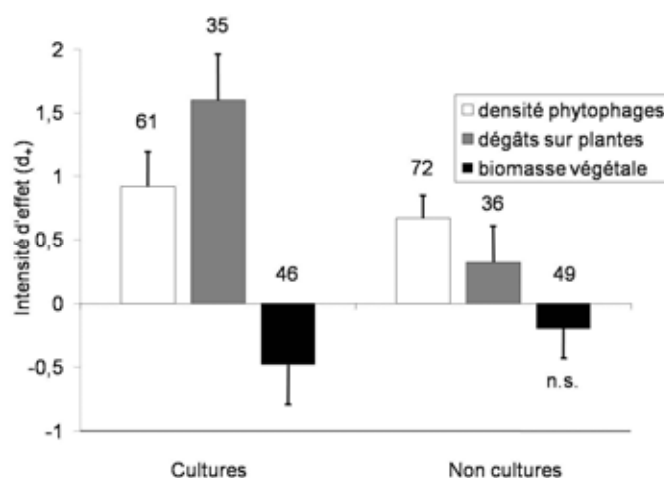


Figure 2.2-13. Effets moyens (\pm 95% IC) des cascades trophiques en systèmes de cultures et de "non cultures". Les nombres au-dessus des barres indiquent le nombre de comparaisons dans chaque catégorie (n.s. = statistiquement non significatif) (d'après Halaj & Wise, 2001).

Après disparition de la prédation, les dommages aux plantes sont nettement plus élevés (d'environ 60%) dans les cultures que dans les non cultures, les pertes en biomasse sont également plus fortes dans les cultures que dans les non cultures (où elles sont non significatives), et les abondances en phytophages sont identiques dans les deux cas.

Bien que les effets sur l'abondance des phytophages soient similaires dans les deux cas, le taux de phytophagie (dommages aux plantes) après disparition de la prédation s'avère être significativement et nettement plus élevé (d'environ 60%) dans les cultures qu'au sein des communautés de "non cultures". Une différence de même sens mais de moindre ampleur s'observe à propos des pertes en biomasse qui apparaissent comme étant non significatives dans les communautés de "non cultures". Les auteurs (Halaj & Wise, 2001) précisent que même en ne tenant pas compte des comparaisons issues des manipulations augmentatives de prédateurs en cultures (responsables d'une réponse artificiellement accrue des plantes aux effets de cascades), des effets forts de la prédation sur les dommages aux plantes et sur la biomasse végétale restent visibles en cultures.

Ainsi, les cultures sont les plus sensibles aux effets des cascades trophiques et affichent des réactions propres aux systèmes moyennement productifs possédant un nombre impair de niveaux trophiques (théorie de linéarité des cascades trophiques, (Oksanen & Oksanen, 2000)). Ainsi, suite à l'enlèvement des arthropodes antagonistes des ravageurs d'une plante cultivée et sans facteur limitant d'origine abiotique notamment, ces derniers consomment en général très rapidement la ressource végétale qui peut alors disparaître presque intégralement lorsqu'elle est composée de peu d'espèces voire d'une seule espèce (Halaj & Wise, 2001). La moindre sensibilité des formations non cultivées semble due à une plus forte hétérogénéité de composition (permettant une compensation de la part d'espèces moins appétentes pour les arthropodes herbivores (Schmitz, 1994, in Halaj & Wise, 2001) et à une qualité nutritionnelle également hétérogène et globalement de valeur moindre des communautés végétales non cultivées, ce qui favoriserait beaucoup moins que dans le cas de cultures fertilisées, les populations de phytophages.

Comme évoqué précédemment, les ravageurs des cultures étant capables en général de faire très rapidement disparaître une ressource végétale uniforme (culture) en l'absence de leurs antagonistes, certains auteurs font un parallèle entre les cascades trophiques se déroulant dans les cultures et celles observées dans les écosystèmes aquatiques où elles sont responsables d'un phénomène analogue de disparition relativement soudaine de la ressource primaire, phénomène à l'origine des éclaircissements rapides de l'eau (Strong, 1992, in Halaj & Wise, 2001). Les formations végétales non cultivées s'avèrent par contre beaucoup moins sensibles, concernant leur biomasse, aux effets des cascades trophiques et la comparaison avec les écosystèmes aquatiques ne semble pas pouvoir être établie, contrairement à ce que concluaient les auteurs d'une autre méta-analyse sur les cascades trophiques en milieux terrestres (Schmitz et al., 2000).

Mesure du service écologique de contrôle biologique des bioagresseurs des cultures

Une large recherche bibliographique a permis de trouver 24 publications postérieures à la méta-analyse de Halaj et Wise (2001) ou non analysées par celle-ci, ayant cherché à évaluer l'efficacité réelle, dans le contrôle de phytophages, des arthropodes zoophages, efficacité mesurée en simples

termes de présence ou d'absence grâce à l'emploi de cages ou autres procédés d'exclusion (Ohgushi & Sawada, 1985; Boiteau, 1986; Chiverton, 1986; Robertson, 1986; Entwistle & Dixon, 1989; Burn, 1992; McMurtry et al., 1992; Grasswitz & Burts, 1995; Jacobson & Kring, 1995; Collins et al., 1997; Banks, 2000; Mohamed et al., 2000; Benton et al., 2002; Kfir, 2002; Hanna et al., 2003; Amiaud & Touzard, 2004; Bakker et al., 2004; Furlong et al., 2004; Atkinson et al., 2005; Muller et al., 2005; Boschi & Baur, 2007). Parmi ces 24 publications, seulement deux ne concernent pas des plantes cultivées (Ohgushi & Sawada, 1985; Muller et al., 2005), 11 concernent des grandes cultures et essentiellement des céréales à paille, quatre des cultures maraîchères de plein champ et autant des vergers de fruits à pépins. Les autres concernent la vigne, la prairie temporaire et une culture spécialisée (houblon) (une publication pour chaque). Douze des 24 publications proviennent de recherches effectuées aux USA et au Canada, huit en Europe, trois en Australie/Nouvelle-Zélande/Japon et une en Afrique du Sud.

Les résultats montrés par toutes ces études témoignent très majoritairement d'une action réelle des ennemis des phytophages dans le contrôle de la dynamique de ces derniers (cas de 23 travaux sur 24) et une seule fois sur 22 (soit le nombre d'études portant sur des plantes cultivées), l'exclusion des auxiliaires de cultures n'a pas abouti à une augmentation significativement plus forte de la population du ravageur dans la micro-parcelle manipulée que dans le témoin ayant conservé la densité naturelle en auxiliaires (Holland & Thomas, 1997). Ces derniers auteurs soulignent que l'absence, dans le témoin, de régulation de la part des auxiliaires à l'encontre des pucerons du blé, était très probablement due à l'unique présence de prédateurs polyphages épigés (carabes, staphylin, araignées) et à l'absence de prédateurs (Syrphidés, Cécidomyiidés) et de parasitoïdes (microhyménoptères) volants et spécialisés dans l'aphidiphagie, seuls capables de contrer une pullulation d'aphides se développant à plusieurs décimètres du sol et tard en saison. Parmi les travaux ayant abouti à un succès, Burn (1992) signale toutefois que les carabes et autres prédateurs polyphages épigés ne parviennent pas à juguler seuls les pullulations de pucerons lors d'années marquées par de fortes croissances de leurs populations.

Il est important de noter que même face à la teigne des crucifères *Plutella xylostella*, qui est considérée comme étant l'un des ravageurs les plus importants au monde de par sa répartition géographique, les niveaux de dégâts infligés aux nombreuses cultures de crucifères et les résistances qu'elle oppose à certaines molécules insecticides (elle a été parmi les premiers ravageurs devenus résistants au DDT) (Sarfraz et al., 2005). Furlong et al. (2004) ont montré, en Australie et à l'aide de cages d'exclusion, que ce ravageur accusait une mortalité maximale sous l'effet de ses ennemis naturels, épargnant ainsi des pertes de rendement, dans les parcelles présentant la plus forte diversité en auxiliaires, grâce notamment à l'adoption d'un programme intégré de protection des cultures.

Au-delà de l'effet de la simple suppression expérimentale des auxiliaires par rapport à des témoins ayant gardé les communautés de prédateurs et parasitoïdes naturellement présents, il est intéressant de regarder les effets de manipulations de leur diversité sur les populations de ravageurs des cultures. Quinze publications traitant de cet aspect ont été recensées (Rosenheim et al., 1993; Losey & Denno, 1998; Sokol-Hessner & Schmitz, 2002; Boutin et al., 2003; Amiaud & Touzard, 2004; Agreil et al., 2005; Aquilino et al., 2005; Bonte, 2005; Diaz et al., 2005; Prasad & Snyder, 2006; Boschi & Baur, 2007). Parmi ces 15 travaux publiés, dont dix sont postérieurs à la méta-analyse de Halaj et Wise (2001) et trois antérieurs mais non pris en compte (Rosenheim et al., 1993; Losey & Denno, 1998; Amiaud & Touzard, 2004), dix témoignent d'une **corrélation positive entre le niveau de diversité de la communauté d'auxiliaires zoophages et l'intensité de la régulation exercée sur la population du ravageur**. Deux d'entre eux montrent que la corrélation positive s'étend même aux paramètres quantitatifs et/ou qualitatifs du végétal cultivé (Boutin et al., 2003; Prasad & Snyder, 2006). Wilby et al. (2005) montrent quant à eux des résultats variables selon l'espèce de phytophage visée : l'augmentation de la diversité d'une communauté de trois auxiliaires a permis un meilleur contrôle d'une chenille phytophage mais a été sans effet sur une cicadelle. Par contre, Rosenheim et al. (1993), Chang (1996) et Sokol-Hessner et Schmidz (2002) n'ont vu aucune corrélation entre diversité des auxiliaires et taux de prédation sur les ravageurs, et expliquent respectivement leurs résultats par une absence de complémentarité et *a fortiori* de synergie entre les espèces, par des phénomènes de prédation intraguilde entre les espèces, et par une complémentarité non additive entre les espèces.

(chaque espèce prédatrice occupe la ou les niches des autres en leur absence et la présence simultanée de chacune n'aboutit pas à un effet cumulatif).

Il est important de souligner que 8 des 15 publications font référence à des communautés dont la richesse spécifique, contrôlée, est restreinte à deux, trois ou quatre espèces de prédateurs seulement. Les autres ont travaillé sur l'action régulatrice simultanée ou individualisée d'un ou de deux groupes d'auxiliaires zoophages, et dans ce dernier cas les distinctions entre carabes et araignées, entre prédateurs et parasitoïdes, ou encore entre prédateurs polyphages au sol (carabes, araignées, staphylins) et auxiliaires volants (syrphes, cécidomyies, microhyménoptères parasitoïdes), sont les plus fréquentes.

Les travaux d'Altieri et Schmidt (1986), même s'ils ne concernent pas une manipulation à proprement parler de la densité d'auxiliaires, sont intéressants par le fait qu'ils renseignent, en vergers de pommiers, sur l'intensité du contrôle biologique des ravageurs selon la plus ou moins forte diversité en auxiliaires observée selon le mode de conduite des parcelles : les modes abandonné et Biologique présentaient les plus fortes valeurs pour ces paramètres.

Au-delà de l'importance de démontrer la forte occurrence et l'intensité de l'effet "ennemis naturels" sur une population de ravageur, donc l'importance pour l'agriculteur et pour la préservation de l'environnement du service écologique de contrôle biologique des bioagresseurs des cultures, il est intéressant de voir quels sont les facteurs responsables de l'augmentation de l'intensité du contrôle sur les ravageurs : l'abondance des ennemis naturels ? l'identité des espèces ? la richesse spécifique de la communauté ? ou une combinaison de ces facteurs ?

Très rares sont les travaux ayant tenté de départager ces différents facteurs, la plupart ayant travaillé sur plusieurs combinaisons de tout ou partie de ces derniers. Ainsi, Menalled et al. (1999), O'Neal et al. (2005) et Snyder et Wise (1999) ont-ils montré, respectivement en culture de maïs, en plantation de petits fruits rouges et en maraîchage de plein champ sur petites parcelles, que le taux de prédation infligée aux ravageurs était corrélé au facteur abondance des prédateurs polyphages (carabes et araignées Lycosidés principalement). De plus, l'augmentation de la densité de ces derniers s'est parfois accompagnée d'une amélioration des paramètres qualitatifs et quantitatifs de la récolte (Campbell & Cone, 1994; Snyder & Wise, 1999; Lang, 2003). D'autres travaux ont mis en évidence l'importance de l'identité des espèces d'auxiliaires, car elle détermine l'apparition de phénomènes de complémentarité additive (Dinter, 2002; Aquilino et al., 2005; Bonte, 2005; Schmidt & Tscharncke, 2005; Casula et al., 2006; Commission des communautés européennes, 2006; Urbaneja et al., 2006), non additive (Sokol-Hessner & Schmitz, 2002; Amiaud & Touzard, 2004) ou synergique entre les espèces (Losey & Denno, 1998; Dennis et al., 2002; Boschi & Baur, 2007). Straub et Snyder (2006) démontrent que cette question de l'identité des espèces d'auxiliaires en présence est déterminante et prééminente, du fait des fortes variations interspécifiques des taux de consommation par individu, sur celle de l'abondance et de la richesse spécifique *per se* pour expliquer les liens entre diversité d'auxiliaires et intensité de la prédation.

Les cascades trophiques étudiées et évoquées ici sont le fait essentiellement de prédateurs polyphages chez lesquels les interactions intraguildes sont nombreuses comme nous l'avons vu (prédation intraguilde, réseaux trophiques multi-niveaux). Cela prouve que ces phénomènes, même s'ils peuvent parfois entraver la progression des cascades jusqu'au niveau des producteurs primaires, n'interdisent pas en général la prédation d'agir indirectement sur les plantes, particulièrement au bénéfice de la productivité et de la qualité des végétaux cultivés puisqu'ils s'avèrent plus sensibles que les autres à l'herbivorie et aux effets de cascade pouvant la moduler (Halaj & Wise, 2001).

Néanmoins, les effets des auxiliaires spécialistes sur la structure des réseaux trophiques et l'intensité des cascades les parcourant mériteraient d'être largement étudiés eux aussi, afin de les comparer précisément à ceux des auxiliaires généralistes (Halaj & Wise, 2001). De rares travaux ayant pris en compte tant les auxiliaires zoophages généralistes que les spécialistes (Losey & Denno, 1998; Bonte, 2005; Boschi & Baur, 2007), ont mis en évidence l'importance des seconds lors des phases de pullulation des phytophages, mais également l'importance des phénomènes de complémentarité, parfois même de synergie, entre les deux catégories fonctionnelles et notamment entre auxiliaires rampants et volants. Apparemment, seuls les travaux de Rodriguez et Hawkins (2000) se sont attachés

à étudier les liens entre richesse spécifique de communautés de parasitoïdes et intensité du contrôle des ravageurs; l'absence de corrélation constatée est attribuable selon eux au fait que ces insectes ne représentent qu'un seul groupe fonctionnel, ce qui interdit toute complémentarité entre groupes dans l'exploitation des ressources. Par contre, plusieurs études ont montré que dans certains cas, une population suffisamment abondante d'une seule espèce de parasitoïde pouvait entraîner des effets de cascade visibles au niveau des plantes tant en terme d'atténuation des dégâts infligés par les ravageurs qu'en terme de moindre perte de biomasse (Matsumoto et al., 2003).

Synthèse et conclusion

Le contrôle naturel des bioagresseurs des cultures est l'un des services écologiques importants délivrés par la biodiversité, et divers travaux se sont attachés à étudier la prééminence de l'hypothèse des Ennemis Naturels à travers la mesure, par manipulation des communautés d'arthropodes zoophages, des effets des ennemis naturels de phytophages sur la diminution des populations de ces derniers. Il en ressort que l'intensité des cascades trophiques varie selon les types de communautés végétales (cultures, prairies, jachères, forêts) : si les effets des arthropodes zoophages sur les phytophages sont assez similaires dans les divers types (par catégories de nombre de niveaux trophiques des cascades), des différences sont constatées concernant les effets sur les producteurs primaires. Les cultures se révèlent en effet être particulièrement sensibles aux conséquences de la diminution de l'action des zoophages : l'intensité des dommages infligés aux plantes par les phytophages augmente plus vite que dans les autres formations (qui pour diverses raisons sont moins favorables aux phytophages), de même que la perte en biomasse végétale. Cette dernière peut même, à l'instar de celle des écosystèmes aquatiques, totalement disparaître sous l'effet des phytophages ravageurs. Ainsi, dans l'immense majorité des cas, la suppression dans les cultures du service écologique de contrôle biologique des ravageurs (y compris des ravageurs faisant partie des plus importants au monde), s'accompagne d'une forte croissance de ces derniers, aboutissant elle-même à des dommages accrus sur les plantes puis à une perte de la biomasse cultivée. Les travaux ayant porté sur les effets des variations de diversité au sein des communautés d'auxiliaires des cultures, montrent eux aussi, en majorité, une **corrélation positive entre le niveau de cette diversité et l'intensité de la régulation exercée sur la population du ravageur**. Dans quelques cas, l'amélioration de la régulation s'accompagne aussi de celle des paramètres qualitatifs et/ou quantitatifs de la culture. Dans certains autres cas, l'absence de corrélation s'explique par de la prédation intragilde et par une absence de complémentarité ou une complémentarité non additive entre les espèces.

Peu de travaux ont tenté de départager les différents facteurs responsables de l'augmentation de l'intensité du contrôle biologique sur les ravageurs (abondance des ennemis naturels, identité des espèces, richesse spécifique de la communauté, combinaison de ces facteurs), mais il ressort que **le facteur identité des espèces semble prépondérant**, notamment pour les questions de complémentarité et de synergie entre les auxiliaires.

Enfin, si la mesure du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures a été presque exclusivement travaillée à partir d'auxiliaires généralistes, il apparaît que les effets des auxiliaires spécialistes sur la structure des réseaux trophiques et l'intensité des cascades les parcourant, mériteraient d'être étudiés eux aussi, afin de les comparer à ceux des premiers.

Conclusion

Les cultures s'avèrent être les plus sensibles aux effets des cascades trophiques : après allègement ou disparition de la prédation exercée par les zoophages sur les phytophages, les dommages aux plantes sont significativement et nettement plus élevés, d'environ 60%, dans les cultures qu'au sein des communautés de "non cultures". De plus, l'évaluation, mesurée en simples termes de présence ou d'absence, du rôle des auxiliaires zoophages dans la limitation des populations de ravageurs des cultures montre une efficacité réelle des premiers dans la quasi-totalité des cas. Dans la majorité des cas, la corrélation entre le niveau de diversité de la communauté d'auxiliaires zoophages et l'intensité de la régulation exercée sur la population du ravageur, est positive. Les diverses composantes de la diversité, i.e. richesse spécifique, abondance des espèces, identité des espèces, sont importantes pour expliquer cette relation, mais l'identité même des espèces joue un rôle prépondérant.

De ces résultats nous retiendrons que :

- les auxiliaires limitent presque toujours les populations de ravageurs ;
- le niveau de diversité des auxiliaires per se détermine généralement l'intensité du service de contrôle biologique ;
- l'identité fonctionnelle des auxiliaires est le paramètre de diversité le plus important.

Encadré 2.2-3. Les vertébrés prédateurs et le service de contrôle biologique des ravageurs

La contribution des prédateurs vertébrés au contrôle biologique des ravageurs des cultures n'a pas jusqu'à présent beaucoup retenu l'attention de la recherche scientifique, et les très rares travaux existants sur le sujet concernent essentiellement les oiseaux, l'autre groupe étant les Chiroptères (chauves-souris) qui s'avèrent être d'importants prédateurs d'insectes phytophages en cultures tropicales (les mammifères insectivores tels le hérisson, la musaraigne et la taupe n'ont quant à eux pas fait apparemment l'objet de recherches spécifiques mesurant leur éventuelle efficacité en tant qu'auxiliaires des cultures). Si les expérimentations visant à étudier l'effet de niveaux de diversité *per se* d'**oiseaux insectivores** sont inexistantes, quelques travaux se sont attachés à voir les effets sur les populations de ravageurs de la présence ou de l'absence de leurs communautés. Ainsi, Tremblay et al. (2001) ont-ils montré aux USA que l'exclusion, à l'aide de filets, des oiseaux auxiliaires de parcelles de maïs aboutissait à des populations plus fortes de certains ravageurs qui font normalement partie du régime de ces auxiliaires (puceron *Rhopalosiphum maidis*, pyrale *Ostrinia nubilalis*, noctuelle *Agrotis* spp.), mais sans qu'il n'y ait toutefois baisse de rendement du maïs. En cultures pérennes, Mols et Visser (2002) ont montré quant à eux, en vergers de pommiers de zone tempérée (Angleterre) et à l'aide de filets excluant les oiseaux de la couronne des arbres durant certaines périodes de l'année, que plus la période de prospection des mésanges (entre le début de la couvaison et l'envol des jeunes) dans le verger est longue, plus les dégâts de chenilles de carpocapse sur les fruits sont faibles (passage de 13,8 à 11,2%) et les rendements par arbre élevés (passage de 4,7 à 7,8kg / arbre), les écarts étant statistiquement significatifs. Tant en cultures annuelles que pérennes, les communautés d'oiseaux insectivores seraient selon certains auteurs la principale cause de mortalité, avec les arthropodes prédateurs, des œufs de pucerons hivernants (Leather, 1992). En zone tropicale, Perfecto et al. (2004) ont démontré à l'aide de cages d'exclusion d'oiseaux insectivores, en plantations de café plus ou moins ombragées et plus ou moins riches en diversité floristique, d'une part que ces oiseaux pouvaient potentiellement prévenir les pullulations de ravageurs (chenilles défoliatrices), et d'autre part que cette capacité était dépendante d'une diversité végétale suffisante de l'agroécosystème dans lequel les parcelles sont situées.

Le rôle de l'avifaune dans la lutte contre les insectes ravageurs semble être complémentaire de celui des autres agents assurant un contrôle biologique, dans la mesure où les ravageurs parasités paraissent être généralement évités par les oiseaux (Jones et al., 2005a).

Ainsi, l'intégration des oiseaux insectivores dans les schémas de lutte contre les ravageurs des cultures peut être bénéfique en termes de rendement et de retours économiques (Jones et al., 2005b).

. Organismes phytopathogènes : intérêt de la biodiversité microbienne pour la qualité sanitaire des plantes

Les microorganismes phytopathogènes affectent la compétitivité des plantes et la productivité de l'agroécosystème (van der Putten et al., 2007). **De nombreux travaux montrent que la sévérité des maladies due à des agents phytopathogènes peut être réduite en augmentant, par un choix raisonné de pratiques culturales, l'intensité des activités microbiennes, la vitesse de turn-over des nutriments et la diversité microbienne** (von Tiedemann, 2002; Bailey & Lazarovits, 2003; Hagn et al., 2003; Reeleder, 2003; Garbeva et al., 2004; van Bruggen et al., 2006).

Une différence peut être faite entre système racinaire et parties aériennes. Les microorganismes colonisant la surface des parties aériennes sont confrontés à des situations microclimatiques fluctuantes, et ils sont exposés à des conditions de stress en ce qui concerne notamment la dessiccation et les ultraviolets (Kinkel et al., 2000). Les exsudats organiques libérés par la plante et sources trophiques pour les microorganismes sont en quantités moins importantes à la surface des feuilles qu'au niveau des racines. Les microorganismes colonisant la surface des feuilles sont appelés microorganismes épiphytes. Ils sont particulièrement nombreux, des valeurs moyennes indiquent que les densités peuvent aller de 10^5 bactéries par g de matière fraîche sur des brins d'herbe à 10^8 bactéries par g de matière fraîche sur des feuilles de concombre (Kinkel et al., 2000) et leur diversité peut être très

élevée, l'analyse de la composition de communautés bactériennes à la surface de feuilles de betterave a permis d'identifier 78 espèces bactériennes appartenant à 37 genres (Thompson et al., 1993).

Les maladies infectieuses impliquent au moins deux espèces, l'hôte et le pathogène. Dans certains cas, plus fréquents chez les épiphytes que chez les microorganismes telluriques, une troisième espèce, vectrice, peut être impliquée. Selon les pathosystèmes, plusieurs plantes hôtes et quelquefois plusieurs vecteurs sont nécessaires à l'agent pathogène, en général des champignons tels que les rouilles (*Puccinia graminis*) pour qu'il accomplisse son cycle (Agrios, 1997). **La plupart des travaux relatifs à la biodiversité en relation avec la réduction de la maladie s'intéressent à la diversité des plantes hôtes.** Très peu concernent la diversité microbienne si ce ne sont ceux proposant l'utilisation d'antagonistes naturellement présents, ou le plus souvent inoculés par aspersion, à la surface des feuilles (Rukayadi et al., 2000; Mercier & Lindow, 2001). En règle générale, les antagonistes bactériens influencent la gravité de la maladie en réduisant la taille de l'inoculum primaire de l'agent pathogène (Stromberg et al., 2004).

Le rôle bénéfique de la microflore saprophyte des sols a été clairement mis en évidence grâce à l'étude de sols résistants aux maladies d'origine tellurique c'est à dire de sols qui s'opposent à la manifestation de certains agents pathogènes pourtant présents dans ces sols (Steinberg et al., 2007). **L'existence de ces sols résistants prouve que le contrôle biologique se manifeste naturellement dans certaines situations.** D'un point de vue théorique, le sol peut interagir avec l'agent pathogène et la plante soit à travers ses caractéristiques physico-chimiques, soit à travers ses caractéristiques biologiques. Mais dans la grande majorité des exemples étudiés, ce sont les facteurs biotiques qui contribuent le plus à la résistance des sols aux maladies (Weller et al., 2002). En effet, la désinfection des sols résistants les rend sensibles. Généralement une désinfection ménagée de quelque 15 à 30 minutes à 60°C suffit à rendre sensible un sol résistant. La nature microbiologique de la résistance est confirmée par le fait qu'il suffit de réintroduire un faible pourcentage de sol résistant dans le sol désinfecté pour rétablir la résistance (Louvet et al., 1976). La gestion des résidus par la microflore permet ainsi de réduire la gravité des maladies dus à des agents phytopathogènes utilisant ces résidus comme moyen de préservation et de développement lors de la culture suivante (Bockus & Shroyer, 1998), ou bien affectés par les produits secondaires, éventuellement allélochimiques libérés lors de la décomposition de ces résidus (Bailey & Lazarovits, 2003). En effet, au-delà de cette résistance que l'on qualifie de générale car reposant sur une activité microbienne intense conduisant à l'oligotrophie du sol et à la fongistase et/ou la bactériostase (Cook & Baker, 1983; Alabouvette et al., 2006), une résistance spécifique peut être définie. Celle-ci repose sur l'existence au sein des communautés microbiennes de microorganismes capables de produire des métabolites tels que le 2,4-diacétylphloroglucinol ou la phénazine produits par *Pseudomonas* sp et délétère vis-à-vis de *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*, responsable du piétin échaudage du blé (Weller et al., 2002) ou des antibiotiques (produits par des *Streptomyces* sp.) et auxquels sont sensibles des agents phytopathogènes (Sturz et al., 2004). D'autres microorganismes produisent des sidérophores qui réduisent la disponibilité en fer pour *Fusarium oxysporum*, responsable de trachéomycoses, mais pas pour la plante (Duijff et al., 1999). Enfin, la communauté microbienne peut également héberger des populations hyperparasites d'agents pathogènes, c'est le cas de *Trichoderma* sp. parasite de *Pythium* sp ou de *Rhizoctonia solani* (Verma et al., 2007). Le sol et les milieux naturels en général constituent donc un réservoir de diversité au sein duquel résident des agents de contrôle biologique de l'activité infectieuse des agents phytopathogènes (Alabouvette et al., 2006). L'érosion accidentelle ou liée à des pratiques culturales mal raisonnées (telle que l'utilisation de certains fumigants comme le bromure de méthyle, heureusement interdit depuis 2005) de la diversité microbienne conduit à un développement non contrôlé des agents phytopathogènes.

Les **champignons mycorrhizogènes** protègent également des cultures en apportant aux plantes une plus grande résistance aux stress biotiques (maladies) et abiotiques (sécheresse). Il existe par ailleurs une grande diversité taxinomique et fonctionnelle au sein des champignons mycorrhizogènes (van der Heijden et al., 2004). Si certains champignons mycorrhizogènes favorisent la croissance des plantes en facilitant la nutrition minérale, d'autre confèrent aux plantes une tolérance à l'herbivorie par des insectes notamment (Bennett & Bever, 2007). **Il est donc important que la plante puisse réaliser des associations symbiotiques avec différentes espèces de champignons mycorrhizogènes.** Les champignons appartenant aux genres *Glomus*, *Acaulospora* et *Gigaspora* ont des stratégies de

colonisation des systèmes racinaires différentes (voir plus haut). En reconstituant des communautés de champignons (Maherali & Klironomos, 2007) ont pu montrer une corrélation entre la colonisation racinaire par les champignons du genre *Glomus*, genre qui colonise les systèmes racinaires de manière plus efficace que les champignons des deux autres genres, et la bioprotection de *Plantago lanceolata* vis-à-vis de *Fusarium oxysporum* ou de *Pythium* sp. Ainsi le système racinaire des plantes colonisé par *Glomus*, était trois fois moins infecté par *F. oxysporum* que lors de la colonisation par des *Gigaspora*. Par contre, le fort développement du mycélium extra-radicalaire chez les *Gigaspora* était corrélé de manière positive avec l'augmentation de la teneur en phosphate chez *P. lanceolata* par rapport à une colonisation par *Glomus*.

Conclusion - Une importante diversité microbienne (taxinomique et fonctionnelle) assure l'exploitation de toutes les niches disponibles à la surface des organes végétaux réduisant de ce fait i) la probabilité de rencontre entre la plante hôte et les agents phytopathogènes, ii) la disponibilité en nutriment pour le développement des agents phytopathogènes et iii) en augmentant la probabilité d'occurrence de microorganismes naturellement antagonistes des agents pathogènes. Il apparaît que le choix des pratiques culturales est déterminant pour assurer le maintien ou au contraire favoriser l'érosion de la diversité microbienne et par conséquent affecter le développement des agents phytopathogènes.

. Nématodes phytoparasites

Certains nématodes phytoparasites peuvent causer des pertes de rendement considérables sur les cultures. Traditionnellement la gestion des dégâts qu'ils occasionnent repose sur leur élimination ou tout au moins la réduction de leurs effectifs. Ce contrôle des populations de nématodes est réalisé par l'utilisation de nématicides, de variétés résistantes et la pratique de rotations culturales incluant des plantes non hôte.

Si l'essentiel des dégâts est en général causé par une espèce particulière pour chaque culture, les nématodes sont cependant présents en communautés diversifiées ; environ 10 espèces coexistent dans les agrosystèmes intensifs que nous connaissons en Europe (Evans et al., 1993). Dans les milieux naturels, la richesse spécifique en nématodes phytoparasites est plus élevée encore.

Différents travaux, essentiellement réalisés en milieu tropical, montrent que toutes les espèces de nématodes phytoparasites n'occasionnent pas de dégâts sur les cultures et au contraire parfois modèrent les effets négatifs des espèces les plus délétères (Villenave & Cadet, 1998; Lavelle et al., 2004b). **La diversité des ravageurs eux-mêmes peut atténuer leurs effets.** De nouvelles approches se développent visant à mieux comprendre les interactions entre les espèces de nématodes afin de gérer la pathogénicité des communautés de nématodes phytoparasites sans forcément réduire leur densité et leur diversité. Ces approches sont basées sur l'écologie des communautés (compétitions interspécifiques, contraintes édaphiques et biologiques) (Mateille et al., 2008 ; Figure 2.2-14).

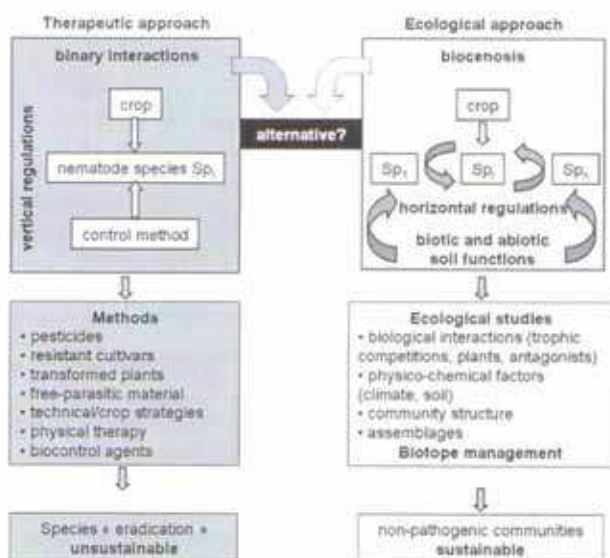


Figure 2.2-14. Gestion des nématodes, d'une approche thérapeutique à une approche écologique (Mateille et al., 2008).

Afin de gérer la pathogénicité des communautés de nématodes phytoparasites sans forcément réduire leur densité et leur diversité, de nouvelles approches se développent visant à mieux comprendre les interactions entre les espèces de nématodes. Ces approches sont basées sur l'écologie des communautés : compétitions interspécifiques, contraintes édaphiques et biologiques.

Par ailleurs, différents types d'interactions biologiques entre les organismes du sol (macrofaune, microfaune et microorganismes) et les nématodes phytoparasites sont également étudiés afin de contrôler leurs populations sans avoir recours aux pesticides chimiques. Il existe ainsi des organismes antagonistes et parasites des nématodes phytoparasites : comme la bactérie *Pasteuria penetrans* et différents champignons nématophages (*Catenaria anguillulae*, *Arthrobotrys oligospora*, *Pochonia chlamidosporia*...). Toutefois, leur taxonomie et leur biologie (cycle de vie spécificité d'hôte...) est encore insuffisamment connue pour pouvoir les utiliser de façon efficiente (Mateille et al., 2008). Il a été également montré que l'activité du vers de terre *Millsonia anomala* peut réduire la multiplication d'*Heterodera sacchari* dans la rhizosphère du riz (Lavelle et al., 2004b). La présence de vers de terre peut permettre aux plantes d'augmenter leur tolérance à certains nématodes phytophages des racines, l'inhibition de la photosynthèse causée par les parasites étant levée en présence des vers de terre (Blouin et al., 2005). Ainsi, l'activité de la faune du sol a sans doute un rôle plus important dans les réponses des plantes aux stress parasitaires que cela n'a été pour le moment démontré.

De même que l'existence de sols suppressifs vis à vis de certains agents pathogènes microbiens a été mise en évidence, l'existence de sol suppressifs vis à vis des nématodes phytoparasites est également étudiée (Abawi & Widmer, 2000; Westphal & Becker, 2001). Cet effet suppressif est le plus souvent relié aux caractéristiques microbiologiques du sol. Toutefois à titre d'exemple, on peut citer l'étude de Sanchez-Moreno et Ferris (2007) qui montre également l'importance des organismes du sol dans cette fonction. Ils ont montré que des micro-chaînes trophiques longues et complexes dans les sols issus de situations sous végétation naturelle, qui présentent des liens trophiques importants incluant des nématodes prédateurs en grand nombre, étaient efficaces pour réduire les populations de nématodes phytoparasites alors que des communautés perturbées et simplifiées de sols agricoles ne réalisaient pas cette fonction.

Conclusion - Afin de réduire les dégâts causés par les nématodes phytoparasites, de nouvelles approches se développent visant à mieux comprendre et exploiter les interactions entre les espèces de macrofaune, de mésofaune et de microorganismes, afin de gérer la pathogénicité des communautés de nématodes phytoparasites sans forcément réduire leur densité et leur diversité. Si elles sont encore au stade expérimental, elles n'en sont pas moins prometteuses.

. Mauvaises herbes ou plantes adventices des cultures

Il n'existe que peu de bibliographie sur les impacts des différentes composantes biologiques de l'agroécosystème sur le développement des communautés de mauvaises herbes (Schroeder et al., 2005). Il semble que les mauvaises herbes, par la sélection qu'elles ont subie au cours de l'histoire de l'agriculture, soient des espèces majoritairement tolérantes aux pressions de sélection (prédation, parasitisme) exercées par les autres organismes. Cependant, Il apparaît que la prédation exercée par des populations d'oiseaux (Collinge, 1913; Stolcova, 2007), de rongeurs (Harrison & Schmoll, 2003) et d'invertébrés (Holland et al., 2006) pourrait exercer une régulation non négligeable sur les populations adventices. *A contrario*, les oiseaux peuvent disséminer les graines de mauvaises herbes (Collinge, 1913) et ainsi favoriser leur propagation dans le paysage. Le bilan entre prédation et propagation ne peut pas être déterminé *a priori*.

La **lutte biologique** est souvent évoquée comme une possibilité de gestion délaissée par les agronomes. En effet, la lutte biologique est connue pour avoir eu des succès retentissants contre les plantes invasives comme dans le cas du contrôle des espèces du genre *Opuntia* (d'après Schroeder, 1983) ou dans le cas d'espèces aquatiques comme les fougères du genre *Azolla* (Hill & Cilliers, 1999). Pour les mauvaises herbes des cultures, la lutte biologique est ressentie comme une solution naturelle de gestion en particulier pour les systèmes en agriculture biologique. Mais il existe un certain nombre de difficultés qui complexifient la mise en place de telles pratiques (Moreira, 1999). Si, en système intensif, l'utilisation de fongicides et d'insecticides peut considérablement gêner l'efficacité des organismes chargés de lutter contre les mauvaises herbes, d'autres problèmes pratiques apparaissent, en dehors du risque même de l'introduction d'un organisme biologique allochtone pour lutter contre une espèce native. Les mauvaises herbes de nos systèmes de culture ne sont pas toutes strictement inféodées aux parcelles cultivées et peuvent occuper des milieux adjacents. En cas de diffusion d'un

agent de lutte, les populations adventices des bordures ne doivent donc en aucun être touchées au risque de modifier la biodiversité des milieux adjacents. De plus, la proximité botanique entre les plantes cultivées et certaines mauvaises herbes (colza et moutarde sauvage, avoine et folle avoine) obligent à une spécificité extrême de l'agent biologique (Moreira, 1999). Enfin, les espèces complètement inféodées à l'agrosystème (messicoles) et qui pourraient donc en théorie faire l'objet de lutte biologique, ne sont que rarement des espèces à fort potentiel de nuisibilité et font même plutôt l'objet de sauvegarde. Si le striga (*Striga hermonthica*), mauvaise herbe parasite en Afrique, a été en grande partie contrôlé grâce à l'utilisation d'une rouille (Ciotola, 1995), les résultats obtenus par ailleurs sont plutôt mitigés (Schroeder, 1983; Moreira, 1999), mais des travaux actuellement en cours (Müller-Schärer, 2000) montrent que le potentiel de la lutte biologique contre des adventices majeures (*Amaranthus retroflexus* L. - Ghiorbani, 2000 ; *Senecio vulgaris* L. - Frantzen, 2002) en système de grandes cultures n'est pas à négliger. La nécessité de la mise au point de nouvelles techniques et l'intégration de ces pratiques innovantes grâce à une meilleure connaissance de la biologie des mauvaises herbes constituent des enjeux importants dans le cadre la gestion intégrée des populations adventices (Scheepens et al., 2001; Ghosheh, 2005). Cependant la lutte biologique apparaît surtout appropriée dans le cas des prairies et des pâturages avec une espèce dominante comme mauvaise herbe comme dans les cas sur le continent américain de *Centaurea solstitialis* L., *Euphorbia esula* L. ou *Chondrilla juncea* L. (Quimby et al., 1991; Shiskoff & Bruckart, 1993) ou dans le cas d'espèces envahissantes (*Ambrosia artemisiifolia* L.- Reznik, 1991).

Enfin, plus classiquement d'un point de vue agronomique, l'utilisation de variétés cultivées plus compétitrices (Verschwele, 1993; McDonald, 2003), de variétés résistantes à un pathogène (Pérez-de-Luque et al., 2004) peut être considérée comme un moyen biologique de contrôle pour les agriculteurs en système d'Agriculture Biologique. L'utilisation des **propriétés allélopathiques** soit de l'espèce cultivée, soit d'un couvert semé peut aussi permettre un certain niveau de contrôle biologique de la flore adventice (Weston, 2005). Les espèces à propriétés allélopathiques peuvent être utilisées en tant que couvert pendant l'interculture, en tant que cultures d'inter-rang ou en tant que mulch et peuvent potentiellement réduire le développement de la flore adventice (Caamal-Maldonado et al., 2001; Khanh et al., 2005). De nombreux essais ont aussi été réalisés sur le potentiel allélopathique de différents cultivars (Weston, 2005) avec la difficulté pour les essais au champ de distinguer l'effet allélopathique de l'effet compétition classique. Malgré un certain nombre de problèmes (autotoxicité, sélectivité...), la sélection de variétés à fort potentiel allélopathique pourrait constituer une solution complémentaire de gestion de la flore adventice (Khanh et al., 2005) en plus de services supplémentaires (apport de matière organique, protection contre l'érosion ; Caamal-Maldonado et al., 2001) et permettre une réelle utilisation au champ de ces phénomènes d'allélopathie (Delabays et al., 2004).

Une idée très souvent énoncée est qu'une flore adventice plus diversifiée serait moins agressive envers le couvert cultivé dans la mesure où les espèces les plus compétitrices envers la culture sont réprimées par les autres espèces adventices. L'application à grande échelle au début des années 1960 du désherbage chimique et de ce fait la possibilité d'augmenter les surfaces en céréales d'hiver, ont eu comme conséquences l'élimination des espèces adventices très sensibles aux molécules herbicides et la sélection d'espèces dont les traits de vie étaient adaptés aux nouvelles conditions du milieu (Bachthaler, 1968; Debaeke & Orlando, 1991). Il est donc souvent avancé qu'un retour vers une flore plus diversifiée (en nombre d'espèces, en espèces à fonctions plus diverses), obtenue par des approches de gestion intégrée (Marshall et al., 2003; Storkey & Westbury, 2007) permettrait de retrouver des équilibres plus stables au sein des communautés adventices des milieux cultivés (Booth & Swanton, 2002). Certains auteurs (Altieri, 1986) vont même jusqu'à proposer de semer certaines espèces à fonctions écologiques particulières avoir éliminé les espèces dont la nuisibilité est trop importante (Storkey, 2006). Cependant il n'existe à notre connaissance pas d'étude expérimentale publiée sur ce point car les modèles et les expérimentations réalisées sur les relations de compétition ont été essentiellement menés sur des couples plante cultivée - espèce adventice.

Une revue réalisée par Schroeder et al. (2005), sur l'impact d'arthropodes et nématodes phytophages d'adventices sur la dynamique de ces dernières, souligne que les recherches sur ce sujet sont très peu nombreuses. Néanmoins, il ressort du peu de données publiées que les adventices, en présence d'un

complexe de phytophages, ont besoin de moins de ressources pour survivre, pour faire face à la compétition interspécifique et pour se reproduire que les cultures. Il apparaît également que toutes les adventices ne réagissent pas de la même façon à un cortège de phytophages : certaines y sont très sensibles et voient leur croissance, leur fécondité et donc leur nuisibilité vis-à-vis de la culture réduites ; d'autres sont peu sensibles et ne voient ces derniers paramètres que faiblement affectés ; d'autres enfin sont résistantes, i.e. ne sont pas hôtes de phytophages et conservent leur pleine nuisibilité à l'encontre de la culture. (Schroeder et al., 2005) concluent que les communautés d'adventices en place dans les agroécosystèmes sont dominées par les espèces qui sont tolérantes ou résistantes au complexe endémique d'espèces phytophages à leurs dépens, particulièrement d'espèces phytophages endogées qui exercent une pression constante à leur encontre.

De façon plus précise, Marino et al. (1997) ont montré à l'aide de cages d'exclusion et de témoins sans exclusion, d'une part que la prédation de graines de plusieurs espèces d'adventices était la plus forte dans ces derniers et la plus faible dans les plots ayant exclu à la fois les micromammifères et les invertébrés, i.e. essentiellement les carabes, et d'autre part que l'occurrence et l'intensité de cette prédation avaient une répartition par tâches indépendantes de la distance aux haies. Menalled et al. (2000) confirment le rôle important joué par ces deux groupes d'animaux et précisent que la structure du paysage dans lequel chaque parcelle est incluse, influence l'occurrence et l'intensité de la prédation exercée sur les graines, les paysages complexes permettant une meilleure expression de ce service.

Conclusion - Le développement du contrôle biologique des mauvaises herbes demeure un objectif important de la recherche dans le cadre d'une agriculture respectueuse de l'environnement et qui intégrerait les différentes composantes biologiques qui la composent. Quelle que soient les pratiques utilisées (bioherbicides, herbivores...), ces méthodes de régulation biologiques doivent s'intégrer dans une gestion globale de la flore qui n'exclue pas forcément l'utilisation d'herbicides de synthèse (Scheepens et al., 2001; Ghosheh, 2005). Des problèmes de sélectivité, d'efficacité restent à résoudre, mais un meilleur équilibre biologique basé sur une plus grande richesse spécifique ne peut que contribuer à des équilibres plus stables et limiter le développement d'espèces adventices trop agressives.

2.2.1.7. Contrôle des invasions biologiques

. Effets de la diversité végétale sur la résistance des communautés aux invasions biologiques

La relation entre diversité végétale et résistance aux invasions a suscité des travaux abondants depuis le milieu des années 1990, en particulier dans le cadre des expérimentations manipulant la diversité des prairies. Cette question concerne tout particulièrement les prairies et parcours, mais aussi les friches post-culturelles et jachères. Les grandes cultures, en tant que milieux ouverts, constituent des zones particulièrement favorables pour les espèces envahissantes. La faiblesse de la flore adventice, du fait du désherbage intensif, ne peut comme dans les systèmes prairiaux être considérée comme un facteur pouvant limiter les invasions. Donc à condition de posséder des traits favorables (tolérance naturelle au désherbage chimique, proximité botanique avec une culture...), les plantes allochtones s'installent régulièrement dans les milieux cultivés (voir Chapitre 1). La discussion qui suit concerne donc les systèmes herbacés de jachères, prairiaux ou de parcours, ayant une densité élevée de végétation pendant une grande partie de l'année.

(a) A l'échelle de la parcelle

L'hypothèse que les communautés plus diverses sont plus résistantes aux invasions (Elton, 1958) n'est pas nouvelle. Néanmoins, elle a attiré un intérêt nouveau avec le débat sur le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des écosystèmes. Les données d'observation et expérimentales suggèrent qu'il n'existe **pas de relation générale**, positive ou négative, entre le nombre d'espèces résidentes d'une parcelle et le nombre d'espèces supplémentaires recrutées (revues par Levine & D'Antonio, 1999; Prieur-Richard & Lavorel, 2000; Shea & Chesson, 2002). La méta-analyse de Balvanera et al. (2006), portant sur 17 études expérimentales publiées pour les prairies et autres formations herbacées (références originales dans Balvanera et al., 2006), a cependant montré que

globalement une diversité spécifique plus élevée réduit l'abondance, la performance démographique (cf. fertilité) et la diversité des espèces invasives, donc augmente la résistance des communautés aux invasions.

Mais à ce jour, la plupart des études restent limitées au constat de ces relations sans en analyser les **mécanismes**. L'effet le plus important sur le contrôle des invasions par les communautés végétales est **l'identité des groupes fonctionnels** et non la richesse spécifique ou fonctionnelle (Prieur-Richard et al., 2000; Symstad, 2000; Zavaleta & Hulvey, 2004; Mwangi et al., 2007). La performance des espèces invasives (estimée par leur biomasse ou leur reproduction) diminue pour une biomasse croissante de graminées, alors qu'elle augmente avec la biomasse de légumineuses (Prieur-Richard et al., 2000; Hector et al., 2001). Ces effets peuvent être reliés à la **fertilité** (revues bibliographiques par Alpert et al., 2000; Davis et al., 2000; Huston, 2004), et en particulier à la disponibilité en nitrates, augmentés par les légumineuses et consommés par les graminées (mais voir Prieur-Richard et al., 2000; Gross et al., 2005 pour un résultat contradictoire). La **préemption de la lumière** est également un mécanisme actif lorsque les espèces ont des architectures diversifiées permettant la mise en place d'une **complémentarité** dans l'exploitation de la ressource lumineuse (Foster et al., 2002; Gross et al., 2005; Milbau et al., 2005) (mais voir Wilsey & Polley, 2002; Mattingly et al., 2007 pour des résultats contradictoires pour des manipulations de l'équitabilité des communautés). De la même manière, si une richesse spécifique plus élevée conduit à une meilleure partition des ressources (ou niches) disponibles, une plus forte densité d'individus peuvent coexister et exercer un contrôle plus important sur les espèces invasives (Kennedy et al., 2002). **La préemption de niche peut enfin avoir lieu indépendamment de la diversité quantitative** des communautés lorsque les espèces invasives appartiennent à un groupe fonctionnel déjà représenté dans la communauté (Mwangi et al., 2007).

L'effet de la **diversité génétique** sur la résistance aux invasions biologiques n'a quant à lui jamais été testé pour des agrosystèmes. Seule une étude (Weltzin et al., 2003), réalisée à partir de différentes communautés de génotypes d'*Arabidopsis thaliana*, n'a montré aucun effet de la diversité génétique de la communauté sur son invasibilité par *A. suecica*.

Conclusion - Il existe donc une diversité de mécanismes au travers desquels la diversité quantitative et la composition fonctionnelle des communautés végétales peuvent contrôler l'invasibilité d'une parcelle. De manière générale, ces mécanismes ont trait aux effets des communautés résidentes sur la disponibilité en ressources, donc pourraient a priori être reliés à la diversité fonctionnelle (sensu lato) des communautés. On notera aussi que les impacts des changements globaux sur les invasions passeront probablement par leurs effets sur la disponibilité des ressources et les régimes de perturbations dans les communautés (Dukes & Mooney, 1999; Davis et al., 2000).

(b) A l'échelle du paysage (ou de la région)

Le contrôle des invasions est également exercé par la **structure spatiale des paysages**, et en particulier ses effets sur la disponibilité en graines des espèces invasives (pression de propagules) et sur leur dissémination. En effet, un nombre croissant d'études confirment que la limitation par la dispersion peut jouer un rôle prépondérant par rapport à la disponibilité en ressources ou les perturbations (Brown & Fridley, 2003; Gross et al., 2005; Eriksson et al., 2006).

Contrairement à ce qui est observé à l'échelle de la parcelle, lorsque l'on considère un paysage (ou une région), comprenant donc une diversité d'habitats, on observe une relation négative entre richesse spécifique des communautés et résistance aux invasions, mesurée par le nombre d'espèces invasives et/ou exotiques (Levine & D'Antonio, 1999; Stohlgren et al., 1999; Fridley et al., 2004; Stohlgren et al., 2006). Ceci est attribué au fait que les habitats les plus favorables aux plantes natives (selon leurs niveaux de perturbations et de fertilité) le sont logiquement aussi aux espèces exotiques (Shea & Chesson, 2002; Huston, 2004). Ce patron n'a pourtant pas été vérifié par une analyse des Habitats EUNIS en Catalogne, montrant une relation unimodale entre richesse spécifique moyenne des habitats et leur degré d'invasion (Vilà et al., 2007) : le contrôle des invasions est maximal pour les habitats les plus pauvres en espèces (milieux difficiles, p.ex. les prairies de montagne) et pour les habitats les plus riches en espèces (milieux très favorables, par ex. prairies eutrophes).

. Effets des arthropodes sur les plantes invasives

L'**herbivorie par les invertébrés** peut être un facteur important de contrôle des invasions. Dans une étude de friches méditerranéennes il a été montré que la survie de deux espèces invasives (*Conyza bonariensis* et *C. canadensis*) était contrôlée par l'herbivorie des plantules, elle-même liée à la composition fonctionnelle des communautés. L'herbivorie augmentait avec la biomasse de graminées et diminuait avec la biomasse d'asteracées dans les communautés, patron corrélé à celui observé pour la survie (Prieur-Richard et al., 2002). Il a même été montré que l'interaction positive entre deux facteurs déterminant le caractère plus ou moins invasif d'une plante (*Lespedeza cuneata*), à savoir le niveau de production du stock semencier et le niveau de fertilité azoté du milieu, n'est visible que lorsque la population d'insectes phytophages natifs est expérimentalement réduite puisque dans le cas contraire ces derniers limitent le potentiel de développement de la plante et la contrôlent partiellement (Deak et al., 2007). Inversement, les insectes natifs, mais parfois aussi des insectes allochtones, peuvent interagir avec des plantes introduites et être partiellement responsables de leur caractère invasif, initialement permis par leur arrivée sur un territoire vide de leurs ennemis naturels phytophages (théorie des "espaces libres d'ennemis", ou "escape-from-enemy hypothesis" dans la littérature internationale) (Wolfe et al., 2004). En effet, plusieurs auteurs signalent des relations de mutualisme entre des plantes invasives et des pollinisateurs natifs ou importés (comme l'abeille domestique *Apis mellifera*) qui augmentent le potentiel reproductif des premières et donc leur expansion (Barthell et al., 2001; Hanley & Goulson, 2003; Jutila, 2003; Boschi & Baur, 2007; Stout, 2007). Ce **déplacement écologique de pollinisateurs natifs vers des plantes allochtones invasives**, peut même selon certains auteurs causer de profondes perturbations dans la reproduction mutualiste des plantes indigènes dépendant de ces pollinisateurs, dont la disponibilité à leur égard diminue (Wolfe, 2002; Traveset & Richardson, 2006). Ces déplacements écologiques sont potentiellement très significatifs et durables puisque parfois génétiquement inscrits chez les insectes natifs au bout de quelques années. C'est ce qu'ont démontré Carroll et al. (2005) sur certaines populations d'une punaise native d'Australie, qui, après 30 à 40 années d'exploitation d'une ressource nouvelle représentée par une espèce de vigne originaire d'Amérique du Sud, aux fruits plus grands que ceux exploités auparavant ou ordinairement sur une autre plante, présentent des pièces buccales significativement plus longues que la normale, caractéristique inscrite maintenant génétiquement dans le patrimoine de certaines populations.

De nombreuses invasions végétales ont donné lieu à des lâchers d'insectes phytophages allochtones, provenant des continents et contrées d'origine des plantes (Sebolt & Landis, 2004; Hunt-Joshi et al., 2005; Raghua et al., 2007). Un tel projet en cours, en Nouvelle-Zélande, prévoit d'importer deux espèces de Syrphidés (Diptères) dont les larves sont phytophages d'une petite composée (piloselle) devenue invasive (Grosskopf, 2005). Cet exemple souligne particulièrement bien la nécessité de **préserver la fonction réservoir de biodiversité des écosystèmes pour y puiser des espèces potentiellement auxiliaires**, puisque ces deux espèces sont des endémiques européennes, en nette régression pour l'une et menacée d'extinction pour l'autre, dans plusieurs pays européens (Speight et al., 2006).

Conclusion - Certains arthropodes jouent un rôle significatif dans la dynamique d'espèces végétales introduites : par déplacement écologique bénéfique lorsqu'il touche des mutualistes, par herbivorie exercée sur le stade plantule ou adulte. Ce dernier potentiel de contrôle peut être volontairement mis en place par lâcher d'espèces d'arthropodes phytophages de plantes invasives, et souligne la nécessité de préserver la fonction réservoir de biodiversité potentiellement auxiliaire, des écosystèmes.

. Arthropodes autochtones et arthropodes invasifs

La situation présentée par les arthropodes ravageurs, introduits directement ou indirectement par l'Homme sur certains continents ou parties de continents, renseigne sur les processus écologiques facilitant ou au contraire freinant leur expansion. L'analyse des cas présentés par Stone et Sunnucks (1993) et Paine et Millar (2005), qui relatent des cas d'implantation d'essences d'arbres (respectivement chêne de Turquie dans le nord et l'ouest de l'Europe, et eucalyptus aux USA) dans des contrées dans lesquelles elles étaient totalement absentes auparavant, montrent que leurs phytophages n'ont rencontré aucune opposition écologique lors de leur progression et qu'ils deviennent même

invasifs dans le second cas, puisque aucun de leurs ennemis naturels n'a été introduit concomitamment. Plusieurs travaux montrent quant à eux que, dans certains cas, les phytophages introduits, parfois ravageurs de cultures comme le puceron russe du blé *Diuraphis noxia* aux USA, le puceron du soja *Aphis glycines* aux USA ou la piéride du chou *Pieris brassicae* au Japon, sont relativement bien **contrôlés par des ennemis naturels natifs ayant adapté leurs comportements d'exploitation des proies/hôtes à ces nouvelles ressources** dont des représentants phylogénétiquement proches existaient déjà naturellement sur leur territoire (Bonte, 2005; Brewer et al., 2005; Aebi et al., 2007; Tanaka et al., 2007). Bounfour et al. (2005) notent que toutes les espèces clé de ravageurs des cultures sont des espèces allochtones dans leur pays (Maroc), qu'elles partagent un certain nombre de caractéristiques en commun (des stades immatures se développant sous des gammes de température larges, un temps de génération court, des générations chevauchantes, un certain degré de spécialisation alimentaire correspondant aux systèmes de production spécialisés du nord du Maroc) et que leurs ennemis naturels sont, avec la température, le facteur essentiel limitant leurs populations, ces derniers conférant ici aussi au territoire une certaine **résistance écologique à l'expansion de ces nouvelles espèces de phytophages allochtones généralistes**.

Conclusion - La situation présentée par les arthropodes ravageurs, introduits directement ou indirectement par l'Homme sur certains continents ou parties de continents, renseigne sur les processus écologiques facilitant ou au contraire freinant leur expansion. L'analyse des cas existants fait apparaître que cette dernière est directement dépendante de la diversité fonctionnelle des arthropodes zoophages indigènes : si des représentants phylogénétiquement proches des ravageurs allochtones existaient déjà naturellement sur leur nouveau territoire, ces derniers seront plus facilement contrôlés, et inversement.

. Vers une hypothèse de résistance écosystémique aux invasions d'arthropodes

Les étapes que doit franchir un insecte phytophage volontairement introduit pour lutter contre une plante envahissante sont les mêmes que celles que franchissent les insectes phytophages, parfois ravageurs des cultures, accidentellement introduits. De ce fait, l'examen des causes d'échec des quelque 35% des introductions d'auxiliaires phytophages non couronnés de succès (Julien, 1989, in Ehler, 1998), permet de renseigner sur les **caractéristiques des écosystèmes offrant une certaine résistance écosystémique aux invasions d'insectes allochtones** (Ehler, 1998). Goeden et Louda (1976, in Ehler, 1998), dans leur revue sur le rôle des interactions biotiques dans les échecs d'introduction d'agents de lutte biologique contre des adventices invasives, mettent en évidence le fait commun à tous les cas d'échec, qui est que les insectes lâchés sont victimes de **communautés riches et abondantes de prédateurs généralistes, y compris parfois d'oiseaux**. Les parasitoïdes et les maladies, bien qu'influençant la vitesse d'implantation des populations, ne semblent pas capables à eux seuls de causer l'échec d'une implantation. Suite à cette revue bibliographique un peu ancienne, plusieurs auteurs ont conclu sur la base de leurs travaux, qu'effectivement des communautés d'ennemis naturels natifs peuvent entraver voire tenir en échec l'expansion d'espèces introduites, et notamment réduire les effets des herbivores volontairement lâchés pour lutter contre des adventices (Sebolt & Landis, 2004; Atkinson et al., 2005; Gruner, 2005; Hickerson et al., 2005), ou qu'ils permettent d'éviter que des insectes allochtones régulièrement lâchés en plein champ en lutte biologique par augmentation, tels les trichogrammes *Trichogramma brassicae* contre la pyrale du maïs, ne deviennent invasifs (Kuske et al., 2003). Gardiner et Landis (2007) soulignent le fait que des insectes zoophages invasifs, volontairement introduits pour leur qualité d'auxiliaires des cultures (comme la coccinelle chinoise multicolore *Harmonia axyridis*), peuvent précisément aider à contenir l'expansion de phytophages introduits, mais Michaud (2004) préconise de rechercher une **résistance écosystémique maximale en favorisant la diversité des communautés natives d'arthropodes** afin d'éviter de devoir recourir à l'introduction d'organismes auxiliaires allochtones. Le cas de la rapidité d'implantation, sur de nombreuses cultures, de la cochenille de l'hibiscus dans les îles Baléares (Sagarra & Peterkin, 1999), suggère en effet qu'elle n'y a pas rencontré une communauté d'ennemis suffisamment conséquente et conforte la préconisation de Michaud (2004) d'accroître la résistance écologique des écosystèmes en préservant ou en renforçant la diversité de leurs communautés naturelles.

Sous l'effet des changements globaux, particulièrement des déplacements d'espèces d'origine anthropique directe et indirecte du fait du réchauffement climatique, tous les agroécosystèmes de la planète seront particulièrement soumis à l'arrivée de nouvelles espèces de ravageurs, notamment d'espèces migratrices dans le plus court terme (Cannon, 1998). Dans cette perspective et en s'appuyant sur les préconisations de Michaud (2004), il est raisonnable de penser que favoriser la diversité des communautés natives d'arthropodes pourrait permettre de renforcer la résistance écologique des agroécosystèmes afin de limiter le plus possible les chances d'installation et d'invasion de ces arthropodes allochtones.

Conclusion - A la lumière des cas d'invasion et de non invasion d'insectes phytophages ou zoophages volontairement ou involontairement introduits, il apparaît que les écosystèmes qui offrent une certaine résistance écosystémique à l'installation d'espèces allochtones, possèdent des communautés diversifiées d'ennemis naturels, souvent des prédateurs généralistes (dans certains cas, ces derniers peuvent être allochtones et avoir été eux-mêmes invasifs). Dans la perspective des changements globaux, il pourrait être intéressant de renforcer la résistance écologique des agroécosystèmes à l'arrivée de nouveaux ravageurs.

Encadré 2.2-4. Les services intrants de la faune du sol

De nombreuses études ont cherché à déterminer l'impact d'espèces particulières ou de groupes trophiques de la pédofaune pour les différents processus du sol. Elles sont basées largement sur la comparaison entre présence ou absence de ces organismes. Ces études ne posent, le plus souvent, pas la question de l'importance de la biodiversité des organismes du sol dans le fonctionnement des prairies ou des autres écosystèmes ou agrosystèmes (Bardgett & Cook, 1998).

En effet, et contrairement à l'écologie végétale, trop peu d'études se sont encore intéressées à l'effet de modification de la diversité des organismes du sol sur ces fonctions. Le plus souvent ces études, où la diversité est manipulée, ne concernent pas directement les systèmes agricoles et les systèmes sont extrêmement simplifiés. Les expériences ne sont pas conçues pour discriminer entre l'importance de quelques espèces clés et beaucoup d'autres espèces (Brussaard et al., 2004).

Structure des sols : La structure du sol peut être définie comme l'arrangement des particules et des pores dans un sol (Oades, 1993). Les processus d'agrégation, la composition et la taille ainsi que la stabilité des agrégats conditionnent en grande partie la structure du sol. L'activité biologique induite par la faune du sol fait partie des facteurs souvent rapportés comme permettant d'influencer ces processus d'agrégation (Bossuyt et al., 2005).

Les vers de terre (anéciques et endogés), les termites (particulièrement dans les écosystèmes tropicaux) et les fourmis influencent la structure du sol en produisant une grande diversité d'agrégats biogéniques tels que, par exemple les parois des galeries, les turricules et autres déjections organo-minérales, les dômes ou nids, etc. Les caractéristiques morphologiques des agrégats d'origine biologique sont bien connues et différenciables des agrégats d'origine physique (Pulleman et al., 2005). Les structures construites sont toutefois variables et fortement dépendantes de l'espèce considérée, mais certains groupes fonctionnels peuvent être dégagés. Par exemple, dans les écosystèmes tropicaux, il a été démontré que la taille des matériaux dans ces structures pouvait varier fortement d'une espèce à une autre, mais qu'une typologie de ces structures était envisageable (Decaens et al., 2001). Ces organismes ont donc un rôle direct, du fait de leur activité sur la structure du sol. C'est pourquoi on les appelle "ingénieurs" du sol. Les microarthropodes (essentiellement les collembolles et acariens) et enchytréides produisent également des boulettes fécales, mais leur action sur les processus d'agrégation est sans commune mesure avec celle des ingénieurs du sol (Lavelle et al., 1997).

Par leur action mécanique et digestive, les vers incorporent les matières organiques à l'intérieur des agrégats du sol. La stabilité des agrégats est souvent plus élevée au sein des structures formées par les vers car la matière organique y est intimement liée aux minéraux (Garvin et al., 2001; Jongmans et al., 2003). Par ailleurs, il a été démontré que le carbone est mieux protégé au sein des microagrégats situés dans les macroagrégats formés en présence de vers de terre (Bossuyt et al., 2005). La diversité des ingénieurs est toutefois nécessaire à un bon équilibre au niveau des agrégats dans les sols. La production de structures biogéniques doit également être contrebalancée par des activités de bioturbation. L'absence de bioturbation peut même parfois aboutir à des difficultés d'ordre agronomique, ou même à un blocage complet du système du à la production excessive de structures biogéniques compactes (Chauvel et al., 1999; Ester & van Rozen, 2002). Par ailleurs il a été noté que la stabilité structurale des structures biogéniques, notamment celle des turricules de vers, était différente en fonction de l'âge de ces structures. Une absence de vers de terre en systèmes agricoles peut rapidement aboutir à une plus grande compaction des sols (Jongmans et al., 2003).

Capacité de rétention en eau du sol : La contribution de la faune du sol au maintien des propriétés hydriques du sol (capacités d'infiltration et de rétention en eau) a été très peu étudiée jusqu'à présent (Lavelle et al., 2006). Il a cependant été démontré que la modification des états de surface des sols par les bioturbateurs peut diminuer le ruissellement superficiel (Le Bayon & Binet, 1999), et que l'augmentation de la porosité facilite l'infiltration et la circulation des fluides au sein du profil de sol (Lavelle et al., 1997; Lavelle & Spain, 2001; Blanchart et al., 2004). La production d'une grande diversité de pores par les communautés d'invertébrés bioturbateurs peut ainsi augmenter la capacité de rétention en eau dans le sol (Mando et al., 1996; Lavelle et al., 2006). Il est cependant probable que les impacts varient de façon considérable d'une espèce ou d'un groupe fonctionnel à l'autre. Dans les savanes de Côte d'Ivoire, il a par exemple été démontré que les vers de terre de petite taille (qualifiés de décompactants) réduisent la densité apparente du sol et le pourcentage de macroagrégats, et induisent simultanément une augmentation de l'infiltration et une diminution de la capacité de rétention des sols. Inversement, les espèces de grande taille (les compactants) augmentent la compacité et la macroagrégation des sols, diminuant ainsi l'infiltration et augmentant la capacité de rétention en eau (Blanchart et al., 2004).

Décomposition : Les organismes décomposeurs, à travers un réseau trophique complexe (Hunt et al., 1987), ont une action directe sur la décomposition à travers la fragmentation, mais également indirecte en augmentant les surfaces disponibles pour les microorganismes et la digestion enzymatique (Barrios, 2007).

Par ailleurs, les structures produites par les ingénieurs du sol sont des lieux privilégiés pour l'activité de la microflore, l'activité enzymatique et la minéralisation de la matière organique (Jégou et al., 2001). Les vers de terre, produisent par exemple des mucus riches en C et N, qui, déposés au niveau des structures construites (galeries et turricules), activent la microflore et donc la minéralisation de la matière organique. Ceci est surtout vrai pour les structures fraîchement produites ; l'effet stimulant est en effet beaucoup moins évident concernant les structures plus âgées (échelle du mois, de l'année ou de la décade), qui ont tendance à former des agrégats compacts et imperméables qui protègent efficacement la MO qu'ils contiennent (Brown et al., 2000) (voir chapitre séquestration du C).

Si on examine les flux de C, notamment au niveau du système racinaire, grâce aux radio-isotopes, il apparaît évident que les vers de terre ont un rôle prédominant sur la biodiversité des sols et les flux de carbone, alors que la mésofaune a un effet direct plus important sur la dynamique du C (Fitter et al., 2005).

Minéralisation versus humification : Il a globalement été estimé en milieux agricoles que la faune du sol peut contribuer à plus de 50% de la minéralisation de l'azote (Deruiter et al., 1993).

Dans un pâturage intensif de Colombie orientale, Decaëns et al. (1999) ont démontré que l'activité d'un vers de terre anécique peut contribuer à la libération de 3 à 34 kg/ha/an d'N inorganique.

Contrôle des bioagresseurs : L'activité des ingénieurs du sol peut diminuer l'action des nématodes parasites, en modifiant les propriétés physiques du sol, en affectant la porosité et donc les mouvements des nématodes, en digérant les parasites (Lavelle et al., 2004a). De même une action négative des vers de terre sur le champignon parasite du blé *Gaeumannomyces graminis* var. a été observée avec pour conséquence un effet positif significatif sur les rendements de blé (Clapperton et al., 2001). Une expérience similaire a démontré que les vers de terre pouvaient réduire les infestations de *Rhizoctonia solani* sur le trèfle et l'ivraie (Stephens & Davoren, 1997).

Promotion des organismes bénéfiques (auxiliaires) : La présence de décomposeurs peut influencer les organismes fixateurs d'azote. Il a par exemple été démontré in vitro, que le ver *Lumbricus rubellus*, pouvait augmenter la biomasse des mycorhizes arbusculaires chez *Plantago lanceolata* (Gormsen et al., 2004), ou que le collembrole *Folsomia candida* pouvait activer la diffusion des propagules microbiens fixateurs d'azote dans les sols (Klironomos & Moutoglou, 1999). La mésofaune pourrait même servir de source d'azote directe pour les plantes à travers la prédation par certains mycorhizes (Klironomos & Hart, 2001).

2.2.1.8. Résistance aux maladies et parasites des animaux domestiques¹

Le sujet étant très vaste, complexe et encore peu exploré, nous avons choisi de nous centrer sur deux thématiques sur lesquelles nous disposons d'un certain état de connaissances ou encore d'hypothèses sur les liens entre la flore des prairies et la santé animale. Nous nous limiterons ainsi aux propriétés antiparasitaires des tanins ainsi qu'aux effets des composés antioxydants présents dans les végétaux sur la prévention des processus de peroxydation. L'intérêt pour les tanins vis-à-vis de leurs propriétés anthelminthiques est récent et la littérature scientifique en la matière est importante et d'origine

¹ Partie rédigée sur la base de Farruggia et al. (2008).

géographique variée. Ce sujet a fait l'objet d'une synthèse récente (Hoste et al., 2006). Les travaux concernant les effets anti-oxydants bénéfiques pour les animaux de certains composés végétaux sont beaucoup plus rares. Dans ce domaine, les relations entre les stress oxydants et la santé des animaux d'élevage ont été bien établies et ont fait l'objet d'une synthèse relativement récente (Aurousseau, 2002). Les mécanismes d'action des différents composés anti-oxydants sont également relativement bien connus, mais il n'y a pas eu d'expérimentations sur les animaux démontrant les effets spécifiques des composants antioxydants végétaux et, en particulier de ceux présents dans les plantes des prairies permanentes.

. Tanins et propriétés antiparasitaires

Au-delà de leurs effets favorables sur la dégradabilité de protéines dans le rumen, sur leurs propriétés antioxydantes et sur leurs effets sur les caractéristiques sensorielles évoqués précédemment, un intérêt récent s'est manifesté pour les tanins vis-à-vis de leurs propriétés antiparasitaires contre les strongles digestifs (Hoste et al., 2006). Ces nématodes parasites, très largement répandus chez les ruminants élevés à l'herbe, sont responsables de pertes économiques majeures. Leur maîtrise usuelle, fondée sur l'emploi quasi exclusif d'anthelminthiques de synthèse, est désormais remise en cause par le développement croissant de résistances à ces molécules dans les populations de vers (Waller et al., 2006). Dans ce contexte, tout moyen de lutte innovant offrant une alternative aux anthelminthiques chimiques est digne d'intérêt.

L'essentiel des données disponibles sur les propriétés anthelminthiques des tanins concernent certaines légumineuses fourragères riches en tanins condensés (c'est-à-dire des tanins ne traversant pas la barrière intestinale et donc moins toxiques que les tanins hydrolysables), telles le lotier corniculé, le lotier pédonculé, le sulla, le sainfoin ou le sericea. Peu de travaux en milieux tempérés se sont intéressés à la présence de tanins dans d'autres plantes fourragères en dehors des légumineuses. Toutefois, des teneurs importantes en tanins dans certaines dicotylédones bien représentées dans les prairies permanentes comme l'alchémille, le pissenlit et l'achillée millefeuille ont été mentionnées par Scehovic (1990), mais la relation avec des propriétés antiparasitaires n'a pas été vérifiée. Plusieurs études ont également associé des effets anthelminthiques à la consommation de chicorée (Marley et al., 2003). Cependant, pour cette plante, le rôle des tanins dans l'activité paraît négligeable. Ce sont plutôt des lactones sesquiterpéniques qui sont incriminés (Hoste et al., 2006). A côté de ces études centrées sur les fourrages, d'autres travaux indiquent des propriétés similaires chez des espèces botaniques variées constitutives de maquis, garrigues ou sous bois, ce qui ajoute un intérêt potentiel à l'exploitation pastorale. Plusieurs études systémiques ont ainsi souligné les effets bénéfiques associés à la consommation de bruyère par des chèvres (Osoro et al., 2007). Des résultats allant également dans ce sens ont été notés chez des chèvres et des cerfs parasités ayant pâture une végétation riche en tanins (Hoste et al., 2006). D'autre part, sur la base de résultats *in vitro*, plusieurs espèces ligneuses ont été identifiées comme dotées de propriétés anthelminthiques (Paolini et al., 2004; Bahuaud et al., 2006).

La présence d'une activité anthelminthique sur les principaux nématodes, parasites de l'abomasum (*Haemonchus contortus*, *Teladorsagia circumcincta*) ou de l'intestin grêle (*Trichostrongylus colubriformis*, *Nematodirus battus*) a été vérifiée par de nombreuses études à l'aide de tests *in vitro* ou d'essais *in vivo* en conditions d'infestations expérimentales sur mouton ou chèvre (Athanasiadou et al., 2000; Niezen et al., 2002; Hoste et al., 2006; Shaik et al., 2006). De plus, lors des tests *in vitro*, l'emploi d'inhibiteurs de tanins a permis de confirmer le rôle central joué par ces composés dans l'activité AH. Chez l'animal, la consommation de ces fourrages a été associée à deux impacts principaux pouvant affecter la dynamique des infestations : d'une part, une moindre quantité de vers chez l'hôte, en raison d'une moindre installation des larves infestantes ou d'un effet anthelminthique sur les vers adultes et d'autre part, une moindre contamination du milieu extérieur, liée à une baisse de ponte des vers femelles. Contrairement aux anthelminthiques de synthèse, l'efficacité des tanins n'est jamais absolue, les baisses maximales d'excrétion d'œufs signalées atteignant 60 à 70% (Heckendorn et al., 2006). Ces conséquences sur les infestations ont généralement été associées à une meilleure résilience de l'hôte face au parasitisme, s'exprimant par une atténuation des signes cliniques (diarrhée, anémie), des perturbations physiopathologiques ou des pertes de production (Niezen et al., 1995; Hoste et al., 2005; Paolini et al., 2005).

Toutefois, plusieurs questions restent à résoudre. En premier lieu, il nous faut comprendre le rôle respectif de facteurs à l'origine d'une variabilité des résultats observés. En effet, selon les études, de fortes variations de propriétés antiparasitaires ont été constatées puisque, dans certains cas, la consommation de légumineuses riches en tanins par des animaux infestés ne s'est accompagnée d'aucun effet anthelminthique significatif. Des facteurs liés à la plante, à l'hôte ou aux parasites (espèces, stade) peuvent expliquer de telles variations. Pour ceux liés à la plante, il semble qu'une concentration minimale de tanins condensés dans la ration soit nécessaire pour obtenir des effets antiparasitaires. Les données actuelles suggèrent que ce seuil se situerait autour de 3% de la MS de la ration (Min & Hart, 2003; Hoste et al., 2006). D'autre part, la nature des tanins intervient également. Les propriétés antiparasitaires sont associées essentiellement aux tanins condensés. Certaines données suggèrent que l'activité AH serait d'abord liée à la présence d'une classe particulière de tanins condensés : les prodelphinidines (Brunet & Hoste, 2006). La variabilité d'effets en fonction de l'espèce parasite est surtout le constat d'études *in vivo*, alors que les mesures *in vitro* n'indiquent que des différences spécifiques mineures (Brunet & Hoste, 2006). Enfin, en dépit de certaines avancées récentes (Brunet & Hoste, 2006; Brunet et al., 2007), les mécanismes d'action des tanins sur les divers stades de nématodes restent mal connus.

Conclusion - De nombreux points sur les modes d'actions des tanins sur les vers restent à élucider mais les résultats obtenus sur certaines légumineuses illustrent des propriétés anthelminthiques longtemps ignorées, et sont encourageants. Ils engagent à étendre cette approche à d'autres espèces végétales présentes dans les prairies permanentes. Par ailleurs, des travaux récents mettent en évidence des propriétés similaires sur des espèces ligneuses. Ainsi, l'accès des animaux à des végétations diversifiées riches en tanins, comme les végétations des parcours (présence importante de ligneux et de fruits d'arbres riches en tanins comme les glands) s'est révélée bénéfique pour la santé des animaux.

. Antioxydants végétaux et prévention des processus de peroxydation

Le stress oxydant résulte d'une situation où apparaît un déséquilibre entre les substances antioxydantes et la production d'espèces radicalaires oxygénées (ERO) qui sont particulièrement agressives vis-à-vis de l'organisme. Différentes conditions d'élevage peuvent conduire à une surproduction d'ERO qui dépasse largement la capacité antioxydante de l'organisme (Aurousseau, 2002). Ce n'est qu'à partir des années 1985-1990 que des relations entre l'augmentation des processus de peroxydation et la santé animale ont été réellement étudiées. Une première relation a été établie entre stress oxydant et capacité de reproduction (Takayanagi et al., 1986). D'autres études ont ensuite montré que les nombreux problèmes sanitaires observés en peripartum (rétention placentaire, œdème du pis, mammite, métrite, infertilité, fièvre de lait) étaient toujours associés à une augmentation des phénomènes radicalaires (Miller et al., 1993). Ces études ont permis de mettre en évidence que la maîtrise des processus oxydatifs au cours de la vie des animaux est essentielle pour assurer des conditions d'élevage et de production optimales, d'autant plus que les processus oxydatifs générés sur l'animal lui-même peuvent avoir des conséquences très négatives sur les produits issus de ces animaux (Durand et al., 2005). Dans un tel contexte, les défenses antioxydantes de l'animal jouent un rôle important. L'apport d'antioxydants exogènes dits "naturels" par le biais de l'alimentation est devenu un enjeu essentiel pour les nouvelles stratégies de conduites des animaux et pour la recherche en santé animale. L'hypothèse émise mais, qui reste à étayer, est que la diversité des sources d'alimentation permettrait de fournir aux animaux une diversité de composés antioxydants qui augmenterait leur capacité antioxydante globale via les complémentarités des mécanismes d'actions mis en jeu. (Vertuani et al., 2004; Frankel, 2007).

Les études sur la quantité et la qualité des antioxydants naturels sont relativement récentes en particulier chez le monogastrique (volaille principalement), mais également chez le ruminant (Durand et al., 2005; Gladine et al., 2007). Elles montrent que les antioxydants sont des composés très diversifiés, qui à faible concentration par rapport à celle du substrat oxydable, retardent ou inhibent significativement l'oxydation de ce substrat (Halliwell, 1990). Leurs niveaux d'action dans l'organisme sont multiples. Ils sont localisés à la fois dans les phases aqueuses et membranaires et à des niveaux différents, depuis les compartiments digestifs jusque dans le lait et les muscles. Il apparaît que ce sont souvent les métabolites des antioxydants d'origine végétale qui sont les plus actifs (Gladine et al.,

2007). De très nombreuses familles de composés présents dans les végétaux ont un pouvoir antioxydant et exercent leur action antioxydante à différents niveaux de la chaîne de peroxydation. Selon leurs mécanismes d'action et leur niveau d'intervention dans la chaîne de peroxydation, ils peuvent être classés en deux groupes, l'un dit "préventifs" : ils empêchent la formation d'ERO, l'autre dit "casseurs de chaîne" : ils interceptent les espèces radicalaires secondaires formées à partir des substrats oxydables. Les caroténoïdes, les polyphénols, la vitamine E, la vitamine C et l'acide phytique contenus dans les végétaux constituent l'essentiel des composés antioxydants végétaux (Vertuani et al., 2004; Frankel, 2007; Di et al., 1990; May, 2000; Morel et al., 1993; Salah et al., 1995). La prairie permanente diversifiée composée d'un grand nombre d'espèces et en particulier d'une proportion et d'un nombre de dicotylédones importants, contient beaucoup de ces composés dits secondaires. Concernant les polyphénols par exemple, plusieurs travaux ont souligné la plus forte concentration en polyphénols des dicotylédones comparativement aux graminées (Scehovic, 1990; Jeangros et al., 1999). A titre d'illustration, une étude a mis en évidence la très grande richesse en polyphénols d'une prairie de montagne très diversifiée (Fraisie et al., 2007) : 170 composés phénoliques différents ont été identifiés, parmi lesquels 30 seulement étaient communs à l'ensemble des espèces.

Conclusion - Il existe un enjeu de recherche important dans le domaine de la prévention des stress oxydants via l'alimentation chez les animaux d'élevage. Il apparaît que de très nombreuses familles de composés présents dans les végétaux et donc dans les fourrages ont un pouvoir antioxydant. Leurs effets bénéfiques pourraient s'exercer non seulement au niveau de l'animal mais aussi au niveau de ses produits. Les propriétés anti-oxydantes de ces différentes familles de molécules exercent leur action anti-oxydante à différents niveaux de la chaîne de peroxydation. Cette complémentarité d'action montre l'importance de fournir aux animaux des sources d'alimentation les plus diversifiées possibles, mais nous ne disposons pas actuellement d'études permettant d'étayer cet argumentaire. Dans ce cadre, nous ne pouvons aujourd'hui que poser l'hypothèse selon laquelle la prairie permanente diversifiée riche en composés secondaires constituerait une source de composés anti-oxydants de nature très diverse qui pourrait augmenter la capacité anti-oxydante globale des animaux via les complémentarités d'actions mises en jeu.

. Effets sur la santé des animaux de la diversité végétale, de la parcelle au paysage

Bien que les connaissances ne soient qu'au début de leur développement, les éléments disponibles à ce jour laissent entrevoir les bénéfices de la diversité végétale pour la santé des animaux d'élevage. Il existe donc un enjeu de recherche important dans ce domaine. Il apparaît que les prairies permanentes diversifiées ou les parcours abritent des espèces ou des groupes d'espèces dont la composition chimique, notamment en composés secondaires, a des effets favorables pour les animaux qui les consomment, voire pour les produits qui en sont obtenus. Ceci n'exclut bien entendu pas que certaines espèces puissent être néfastes comme par exemple la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) qui constitue actuellement l'un des problèmes majeurs en Europe (Marrs & Watt, 2006).

En structure bocagère, les animaux au pré bénéficient tout d'abord d'une amélioration des conditions hygrométriques et thermiques (dans certains cas précis et assez rares, il peut s'agir d'une détérioration) et bénéficient ainsi d'une diminution de leurs dépenses énergétiques de base et d'une amélioration de leur bien-être. De ce fait, la santé des animaux est influencée par la diversité paysagère. En effet, dans le bocage normand, où le bétail vit presque toute l'année dehors, ne rentrant la nuit que deux à trois mois par an, on a constaté une corrélation entre la densité du bocage et la diminution des cas de tétanie d'herbage, de tuberculose, de brucellose et de maladies parasitaires. Les causes en sont probablement une meilleure résistance des animaux grâce au fait qu'ils allouent moins d'énergie à maintenir leur homéothermie et donc potentiellement davantage à leurs défenses naturelles, mais aussi une diminution des risques de contamination d'une prairie à l'autre, et une meilleure rotation des pâtures (Soltner, 1995).

Conclusion - Bien que les connaissances ne soient qu'au début de leur développement, les éléments disponibles à ce jour laissent entrevoir les bénéfices de la diversité végétale pour la santé des animaux d'élevage : les prairies permanentes diversifiées ou les parcours abritent des espèces ou des groupes d'espèces dont la composition chimique, notamment en composés secondaires, a des effets favorables pour les animaux qui les consomment. Les structures bocagères, en plus de protéger les cultures

contre les effets mécaniques du vent, améliorent dans la grande majorité des cas les conditions hygrométriques et thermiques des prairies. Il s'en suit une amélioration de la santé des animaux grâce à une atténuation des excès climatiques améliorant leur bien-être, et permettant une meilleure gestion prophylactique (grâce au bocage) au niveau des prairies.

2.2.2. Services produits contribuant au revenu agricole direct

2.2.2.1. Production végétale

. Efficience de la production primaire, rendement des cultures²

(a) Mécanismes responsables de l'augmentation de la productivité primaire dans des prairies permanentes assemblées expérimentalement

La fertilisation des prairies pour augmenter leur productivité s'accompagne de la perte des espèces les moins compétitives (Tilman et al., 1994; Thompson & Jones, 1999). Dans les sites de faible fertilité, ces espèces contribuent à augmenter la production (Bullock et al., 2001; Schmid et al., 2002). Les expérimentations utilisant des communautés de prairies assemblées à partir d'un pool d'espèces fixe ont montré que la productivité primaire **augmente selon une fonction logistique avec le nombre d'espèces** (43 études analysées par Balvanera et al., 2006, dont certaines ont également montré que la productivité primaire augmente selon une fonction linéaire avec le nombre de groupes fonctionnels). L'augmentation de productivité est donc le plus marquée quand on augmente le nombre d'espèces à partir d'un niveau initialement faible (culture mono-spécifique ou mélange de deux espèces fourragères par exemple). Les rendements les plus élevés sont en général obtenus si à la fois la fertilité et la richesse spécifique sont élevées. Néanmoins, cette conjonction est difficile à maintenir sans gestion délibérée de la biodiversité puisque les espèces les plus compétitives qui peuvent diminuer la richesse spécifique et le rendement sont celles qui ont tendance à envahir les communautés assemblées (Figure 2.2-15.a).

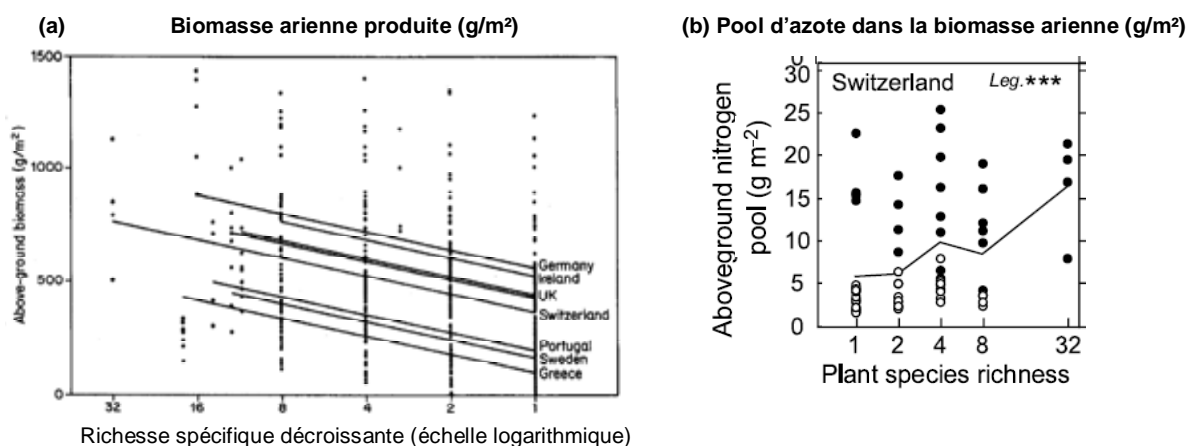


Figure 2.2-15. (a) Effets de la richesse spécifique de prairies assemblées dans sept sites en Europe sur la production de biomasse aérienne (d'après Hector et al. 1999). (b) Effets sur le pool d'azote dans la biomasse aérienne végétale pour des prairies sans légumineuses (points blancs) ou avec légumineuses (points noirs) (d'après Spehn et al., 2002).

Le rendement plus élevé des mélanges riches en espèces dans ces expérimentations peut-être imputé à deux types d'effets (Loreau & Hector, 2001). L'**effet d'échantillonnage ou de sélection** concerne le cas où une espèce particulièrement productive en culture mono-spécifique domine aussi le mélange plurispécifique. Dans ce cas, un rendement tout aussi élevé pourrait être atteint en n'implantant que

² Les termes d'efficience et de rendement s'appliquent préférentiellement et respectivement aux végétaux non cultivés et cultivés (ou d'intérêt agricole), mais traduisent le même phénomène de production nette de biomasse autotrophe.

cette espèce en culture mono-spécifique. L'avantage d'implanter une communauté diversifiée est néanmoins qu'on ne connaît pas forcément *a priori* quelle espèce sera la plus productive, et qu'il est ainsi possible de laisser la communauté "sélectionner" cette espèce. Ceci est particulièrement pertinent dans les milieux variables spatialement ou temporellement, où différentes espèces pourront être sélectionnées selon les conditions dominantes (cf. infra – stabilité de la production à long terme et effet d'assurance de la biodiversité). L'**effet de complémentarité** concerne les cas où plusieurs ou toutes les espèces contribuent au rendement élevé des mélanges plurispécifiques. Cet effet est expliqué par le fait que les espèces se développent mieux à faible densité intraspécifique car elles rencontrent une plus faible compétition pour les ressources et/ou sont moins attaquées par les pathogènes qu'à forte densité (Fargione et al., 2003).

Les effets de sélection et de complémentarité peuvent être séparés par la méthode statistique de partition additive (Loreau & Hector, 2001; Fox, 2005). Un débat très vif a animé la communauté scientifique sur la prévalence et la pertinence de ces deux mécanismes (Grime, 2000; Huston et al., 2000; Thompson et al., 2005; Hector & Bagchi, 2007). Une méta-analyse récente de plus de 40 études de manipulation de la diversité spécifique a montré que les effets de complémentarité sont généralement plus importants que les effets de sélection (Cardinale et al., 2007). Cependant il n'est pas établi si cet effet statistique est dû à une utilisation complémentaire des ressources ou à une détérioration de la production des cultures mono-spécifiques, notamment à cause de l'accumulation de pathogènes du sol (voir 2.2.1.6). En outre, les effets de complémentarité semblent augmenter avec la durée des expérimentations (HillerRisLambers et al., 2004; Hooper & Dukes, 2004; Hector & Bagchi, 2007), ou du moins se maintenir sur le long terme (Bullock et al., 2007; Rixen et al., 2008).

L'assemblage d'espèces végétales ayant une forte complémentarité dans l'utilisation des ressources requiert de connaître les traits fonctionnels des espèces (Grime, 2002; Garnier et al., 2004). L'exemple le plus simple, et bien connu des agriculteurs et agronomes, concerne le mélange graminées-légumineuses, qui bénéficie de l'association des légumineuses avec des bactéries fixatrices d'azote atmosphérique et fertilisent ainsi les mélanges. Cet effet a été démontré de manière répétée par les expérimentations de biodiversité (Hooper & Vitousek, 1997; Symstad et al., 1998; Spehn et al., 2002; Spehn et al., 2005). De manière générale, la complémentarité opère entre groupes fonctionnels différents plutôt qu'au niveau spécifique (revues par Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2002; Hooper & Dukes, 2004; Hooper et al., 2005). Les principaux mécanismes de complémentarité ayant été observés concernent :

1) La **fertilisation azotée par la présence de légumineuses** qui non seulement diminue la compétition interspécifique pour la ressource azotée mais permet un apport net aux autres espèces que les légumineuses (Spehn et al., 2002; Hooper & Dukes, 2004; Templeton et al., 2007). Plus généralement il existe aussi d'autres formes de complémentarité d'utilisation de la ressource azotée notamment par l'acquisition de différentes formes d'azote entre espèces (van Ruijven & Berendse, 2003), ou différentes stratégies d'utilisation de l'azote et différentes efficacités d'utilisation de l'azote (Hiremath & Ewel, 2001; Kahmen et al., 2006; Temperton et al., 2007; Gross et al., 2008) (Figure 2.2-15.b).

2) La **séparation entre espèces ou groupes fonctionnels de l'utilisation des ressources dans l'espace**. Ceci peut avoir lieu au travers de différences de profondeurs d'enracinement ou plus généralement d'accès et prospection du volume de sol (van Ruijven & Berendse, 2003; Dimitrakopoulos & Schmid, 2004). Ce mécanisme serait particulièrement important pour expliquer la complémentarité entre graminées et dicotylédones ayant un système racinaire en pivot. Pour l'appareil aérien, des différences de morphologie peuvent permettre une complémentarité verticale dans l'exploitation de la ressource lumineuse permettant d'expliquer l'augmentation de productivité des mélanges de plusieurs espèces ou groupes fonctionnels par rapport à leur culture monospécifique (Naeem et al., 1994; Fridley, 2003; Spehn et al., 2005; Gross et al., 2008). Une complémentarité spatiale pourrait également se manifester en milieu hétérogène (Wijesinghe et al., 2005; Maestre & Reynolds, 2006) (voir la section 2.4.2.1. pour une discussion plus détaillée sur ce mécanisme).

3) La **séparation entre espèces ou groupes fonctionnels de l'utilisation des ressources dans le temps**, via des différences phénologiques (Hooper, 1998; Stevens & Carson, 2001; Hooper & Dukes, 2004).

Une hypothèse explicative supplémentaire concerne non pas la variance des traits fonctionnels entre espèces ou groupe fonctionnels (ou variétés ou phénotypes), invoquée dans le cas de la complémentarité (Wright et al., 2006) ; **mais le fait que le fonctionnement des écosystèmes est déterminé par les traits** des espèces dominantes, connue sous le nom de "**mass ratio hypothesis**" (Grime, 1998). Cette hypothèse peut être formulée de manière quantitative en prédisant que l'intensité des fonctions écologiques, ici le rendement de la prairie, est proportionnelle à la moyenne des traits des espèces pondérée par leurs abondances (Garnier et al., 2004; Violle et al., 2007). Ceci revient à expliciter et étendre le mécanisme de sélection (Grime, 2002; Garnier et al., 2004). Le peu d'études ayant encore testé cette hypothèse mettent en évidence une relation entre efficacité de la productivité et traits foliaires (teneur en azote et/ou en matière sèche des limbes) des espèces dominantes de friches postculturales ou de prairies semi-naturelles diversifiées (Garnier et al., 2004; Hodgson et al., 2005; Vile et al., 2006; Da Silva Pontes et al., 2007; Quétier et al., 2007). L'applicabilité de cette hypothèse à différentes compositions de prairies assemblées expérimentalement reste à tester.

Conclusion : En général, la productivité primaire de communautés de prairie augmente de manière log-linéaire avec le nombre d'espèces semées. Cette relation peut être due soit à l'effet d'espèces (de génotypes, de phénotypes) ou de groupes fonctionnels dominants, via leur traits fonctionnels, et/ou à une complémentarité entre espèces ou groupes fonctionnels dans leur exploitation des ressources telles que la lumière ou les nutriments, dans l'espace et/ou dans le temps. Bien que les effets les plus fréquemment mis en évidence par les expérimentations publiées soient ceux de la fixation d'azote par les légumineuses, un nombre croissant d'études démontre la possibilité de complémentarité fonctionnelle. Leur prévalence dans les systèmes naturels et dans les agroécosystèmes reste à explorer. Les conditions de leur expression sont discutées plus en détail dans la section 2.4.2.1.

(b) Effets de la diversité végétale dans les systèmes de cultures

L'un des traits marquants de l'évolution de l'agriculture depuis la Seconde Guerre Mondiale, est, dans un certain nombre de régions de grande culture et d'élevage, la simplification des assolements et la standardisation des itinéraires techniques (Boiffin & Stengel, 1999). Alors que l'intensification de l'agriculture s'est faite dans le sens de la réduction de la biodiversité, la conception d'agrosystèmes plurispécifiques est aujourd'hui développée dans l'objectif d'une gestion écologique des parcelles cultivées. Il y a deux manières d'accroître la biodiversité végétale des systèmes de culture assolés: en accroissant la diversité dans le temps (diversification des rotations et introduction de cultures intermédiaires) et en augmentant la diversité dans l'espace, avec le développement de systèmes de culture plurispécifiques. Le cas des rotations sera traité dans la partie suivante concernant la stabilité de la production. Dans cette partie nous abordons l'échelle intra-annuelle avec les différentes formes d'augmentation de la diversité dans l'espace, ainsi que le cas des cultures intermédiaires. Si l'on considère le niveau de la parcelle cultivée, la valorisation de la diversité végétale dans des systèmes de culture peut se faire de différentes manières : en associant des arbres et des cultures (agroforesterie (Dupraz et al., 2005) ou association d'arbres fruitiers et de cultures maraîchères), association de plusieurs espèces végétales que l'on récolte ensemble (cultures associées, méteils) ou dont on ne récolte qu'une espèce, l'autre rendant divers services (systèmes avec couverture vivante, semis sous couvert). Dans le cas de culture avec couverture vivante, on parle pour la plante qui n'est pas récoltée de *plante de service*. Enfin, on peut classer dans cette catégorie les mélanges de variétés, dont l'objectif est d'accroître la résistance d'une culture à différentes maladies en combinant des cultivars présentant des résistances complémentaires (cf. infra : Stabilité face aux sources biotiques de variation de la production). A l'échelle du paysage cette diversification des productions végétales peut également s'organiser de manière efficace pour atteindre différents objectifs (protection contre les bioagresseurs, gestion durable des résistances variétales, par des surfaces de compensation écologique (Altieri, 2006; Dupraz, 2005).

Longtemps négligée par la recherche agronomique en zones tempérée, la conception d'agrosystèmes plurispécifiques se développe aujourd'hui dans l'objectif d'une gestion écologique des parcelles cultivées en grandes cultures. En revanche, de très nombreux travaux existent concernant la pratique de ces systèmes dans les zones à climat méditerranéens (e.g. les *dehesas* en Espagne) ou arides (association de culture d'orge avec des acacias par exemple) ou tropical humide pour lesquels on dispose de très nombreux travaux en agroforesterie ou sur les cultures associées (Clermont-Dauphin, 1995; Rasolo & Raunet, 1998; Crovetto Lamarca, 2000; Bertrand et al., 1999; Valeix, 1999; Lamanda et al., 2004; Sierra et al., 2007; Morenio Marcos, 2007). Les résultats de ces travaux sont difficilement transposables directement au contexte de l'agriculture tempérée, notamment en ce qui concerne le rendement et sa régularité. En effet, ces résultats sont très dépendants du contexte dans lequel ils ont été établis, souvent caractérisé par une pression forte de l'érosion, du climat, et un niveau de productivité faible. D'autre part, les conditions dans lesquelles ces systèmes sont pratiqués dans les Pays du Sud (où ils sont très développés) sont très différentes des nôtres : la récolte est très souvent manuelle (ce qui ne pose pas de problème lorsqu'il y a mélange de graines de tailles comparables). En second lieu, le succès (en termes de rendement) ne provient pas du fait que les plantes associées exploitent mieux les ressources, il repose sur deux caractéristiques : d'abord, il s'agit très souvent d'association avec des légumineuses et ensuite les rendements sont accrus lorsque la disponibilité en azote est très faible (Connor, 2001).

Il existe donc peu de publications concernant la question de l'effet des associations sur le rendement des cultures et sa stabilité dans le temps en milieu tempéré productif. En revanche, de nombreux agriculteurs ou agents du développement ont testé sur le terrain différentes variantes de systèmes plurispécifiques et l'on trouve beaucoup de données dans la presse technique (e. g. les revues TCS, Cultivar, Grandes cultures) ou sur des sites internet d'associations telles que RAD (Réseau pour une Agriculture Durable), l'APAD (Association pour une agriculture durable) ou La Fédération Européenne de l'Agriculture de Conservation (ECAF, <http://www.agriculture-de-conservation.com>), le SMI (Soil Management Initiative (<http://www.smi.org.uk>), qui dépend de l'ECAF).

Production de cultures en mélange

La revue la plus exhaustive des résultats d'expérimentations sur les **cultures associées ou en mélange** par Vandermeer (Vandermeer, 1995) conclut que les données disponibles ne permettent pas de réponse définitive à la question : "les cultures mélangées sont-elles plus productives que la combinaison de deux monocultures optimales ?". Quelques études postérieures montrent cependant des gains de rendement. Soetejdo et al. (1998) par exemple établissent de meilleurs rendements du pois en association avec du colza : le colza, servant de tuteur au pois, a permis à cette plante de mieux profiter de la lumière. Bien qu'en théorie des cultures différentes puissent exploiter les ressources de manière complémentaire, il semble que différentes cultures annuelles soient simplement interchangeable du point de vue écologique : leur mélange ne permet donc pas une augmentation de productivité. Il faut cependant relativiser cette conclusion qui est essentiellement valable dans des milieux et les systèmes de culture moyennement à fortement productifs. Lorsque la fertilité du milieu est limitée ou dans les systèmes de culture à bas niveaux d'intrants ou en agriculture biologique, les cultures en mélange s'avèrent profitables. C'est effectivement ce qu'a confirmé le programme européen INTERCROP, mené de 2003 à 2005 dans cinq pays (Danemark, Allemagne, Italie, France, Grande-Bretagne), qui a permis de mesurer en mode de production biologique et en zone tempérée où il manquait des références, l'intérêt de cultures annuelles en mélange à base de céréales et légumineuses pour la productivité. Les associations testées, à savoir pois-orge et blé-féverole, ont globalement montré une SEA (surface équivalente assolée, ou LER pour Land Equivalent Ratio dans la littérature internationale : comparaison de la productivité du mélange à celle des mêmes espèces cultivées séparément) moyenne située entre 1,1 et 1,2, soit un gain de rendement de 10 à 20% par rapport aux mêmes cultures cultivées seules (Asbakk et al., 2006). Il est important toutefois de souligner que les variations autour de ces valeurs sont importantes, puisque la SEA a oscillé entre 0,91 et 1,51 par exemple sur les sites du Danemark, mais les rendements furent effectivement meilleurs qu'en cultures pures (Hauggaard-Nielsen et al., 2008). Comme mentionné plus haut, le principal effet est celui de la fixation d'azote par les légumineuses. Bien que les mécanismes du transfert d'azote

soient complexes et encore relativement mal connus la présence d'une légumineuse profite à la (ou aux) culture(s) qui lui est (sont) associée(s), en général une graminée (voir section 2.2.1.3.).

En **culture fourragère**, une revue des études expérimentales publiées jusqu'en 1998 (Anil et al., 1998) conclut que la pratique de cultures associées ou en mélanges permet une augmentation de rendement total par hectare résultant d'une complémentarité spatiale et surtout temporelle (cf. phénologique), et donc d'une meilleure utilisation des ressources, en particulier la ressource lumineuse. La complémentarité légumineuse-graminée est elle aussi profitable grâce à la fixation et le transfert éventuel d'azote par la légumineuse vers la/les graminée(s). Même si on observe en général sur les associations légumineuse-céréale une diminution de rendement pour la céréale, on obtient une amélioration du rendement de la légumineuse et, surtout, de la qualité nutritionnelle du fourrage (Lithourgidis et al., 2007).

La question de la productivité des mélanges d'espèces en agriculture tempérée reste globalement ouverte car les expérimentations disponibles sont extrêmement limitées et sont loin d'avoir exploré toutes les possibilités, comme le souligne Dupraz (2006). En effet la plupart des résultats ont été obtenus sur des groupes écologiques de diversité fonctionnelle très limitée composée d'espèces de même dimension aux caractéristiques biologiques très proches. Un autre élément est celui de la prise en compte de la variabilité des conditions environnementales : l'association peut s'avérer efficace dans certaines conditions de climat et pas dans d'autres. La probabilité d'être dans des conditions favorables à l'association est alors le facteur déterminant (Vandermeer, 1989).

Conclusion - La productivité des cultures annuelles associées ou en mélange, de même que celle des cultures fourragères, est variable et semble augmenter en situation de ressources limitantes, i.e. lorsque l'association d'espèces complémentaires permet une meilleure utilisation d'une ou de plusieurs ressources du milieu, notamment lumière et azote. Néanmoins, il n'est pas encore possible de dresser des conclusions générales sur la question des cultures en mélange et le sujet doit faire l'objet de recherches plus larges afin d'inclure la variabilité des conditions environnementales possibles de même que celle des groupes fonctionnels d'espèces cultivées.

Diversité génétique des cultures

La majorité des travaux portant sur la **relation entre diversité génétique et productivité primaire** concernent des systèmes de cultures annuelles, étudiés *in situ*. Ces travaux rapportent au total 20 expérimentations différentes, qui montrent dans seulement 11 cas un effet positif de la diversité génétique sur la productivité primaire, mais les résultats diffèrent substantiellement selon que la diversité génétique est mesurée en terme de richesse en cultivars ou en termes quantitatifs (i.e. à partir de marqueurs génétiques, comme la diversité de Nei ou le coefficient de Dice). Premièrement, 7 expériences parmi 9 détectent un effet significativement positif de la diversité en cultivars sur la productivité primaire (Finckh & Mundt, 1992; Riley et al., 1993; Helland & Holland, 2001; Cowger & Mundt, 2002; Bateman et al., 2006; Bräuer et al., 2006). Deuxièmement, seulement 2 expériences parmi 11 détectent un effet de la diversité génétique mesurée par marqueurs neutres sur la productivité primaire (Helland & Holland, 2003). Cependant, il semble que la diversité génétique mesurée par marqueurs neutres ne reflètent que peu la variation phénotypique du couvert végétal, qui est la principale source de diversité importante pour son fonctionnement (Díaz & Cabido, 2001).

Un effet positif de la diversité génotypique sur la productivité primaire a été aussi rapporté dans le cas d'espèces dominantes de friches post-culturelles (Crutsinger et al., 2006), ou dans le cas de cultures fourragères (Zannone et al., 1983).

Conclusion - La productivité primaire des cultures annuelles ou fourragères semble augmenter avec la diversité génétique lorsque celle-ci concernent des traits sélectionnés, donc en particulier pour des cultivars différents. Les données publiées restent néanmoins trop peu nombreuses pour conclure formellement sur cette relation.

Plantes de couverture

Les systèmes de culture avec couverture vivante du sol (SCV, Systèmes avec Couverture Végétale) sont rares et très innovants. Cette technique, qui s'est développée dans les pays du Sud sur des sols et

des climats particuliers et pour des systèmes de culture plutôt extensifs, est très peu développée en Europe. Il existe cependant quelques essais, menés par différents agriculteurs expérimentateurs ou par des services du développement qui montrent que l'on peut obtenir des rendements qui ne soient pas trop éloignés de ceux obtenus en culture simple, à condition de bien maîtriser à la fois la technique du semis direct et la compétition de la plante de couverture. La généralisation de ces résultats se heurte cependant à deux problèmes : tout d'abord les résultats sont très dépendant des conditions de sol et de climat de l'essai ensuite, le recul et donc la maîtrise technique font souvent défaut dans ces systèmes très innovants et les résultats obtenus sont très variables d'une culture à l'autre, d'un agriculteur à l'autre.

En l'état actuel des connaissances, les rendements sont en général inférieurs à ceux obtenus sans plante de couverture. Les résultats sont bien évidemment très variables mais les rendements de la culture peuvent être réduits de manière substantielle (de 20 à 80%), par suite soit d'une compétition pour la lumière, pour l'eau et les nutriments, y compris par les adventices lorsque celles-ci résistent à la présence de la plante de couverture (Hartwig & Ammon, 2002; Carof et al., 2007), soit de conditions d'implantation de la culture très difficile, ayant empêché sa levée (Ghiloufi et al., 2001). Comme dans le cas des rotations ou des cultures en mélange, les associations qui fonctionnent le mieux sont celles faisant intervenir des légumineuses, qui améliorent la disponibilité de l'azote pour la culture, l'effet étant d'autant plus net que la fertilisation et/ou la richesse du milieu sont faibles (Hatfield & Karlen, 1994; Ferron & Deguine, 2005; Lacas et al., 2005). Enfin dans certains cas, on a montré une amélioration de la qualité du produit récolté, comme dans le cas du maïs (Fujiyoshi et al., 2007).

Conclusion - Les systèmes de culture avec couverture vivante du sol, systèmes rares et innovants, font preuve de niveaux de performance très variables selon les contextes d'environnement et de technicité. S'ils montrent qu'il est possible d'obtenir des rendements proches de ceux obtenus en culture simple, il s'avère qu'en moyenne, ils aboutissent à des rendements inférieurs voire très inférieurs en cas de compétitions interspécifiques non maîtrisées ou de problèmes techniques, notamment à l'implantation. Comme dans le cas des rotations ou des cultures en mélange, les associations qui fonctionnent le mieux sont celles faisant intervenir des légumineuses, qui améliorent la disponibilité de l'azote pour la culture, notamment en situation d'azote limitant.

Enherbement des vignes et vergers

En système de cultures pérennes (vigne, verger, petits fruits), l'enherbement (couverture naturelle ou semée) permet à la fois de répondre à des contraintes environnementales (érosion, amélioration de la portance et de la structure du sol) et à des contraintes biologiques par une limitation des espèces trop compétitrices (Liebman & Dyck, 1993) en favorisant une flore spontanée plus diversifiée (Clavien, 2006). Ces plantes de couvertures peuvent aussi contribuer dans certain cas à une **amélioration de la qualité du produit final** (Carsouille, 1995; Nauleau, 1995; Chantelot, 2003). L'enherbement a également un effet sur la qualité des récoltes, en vigne. Cet effet est toutefois encore discuté : pour certains, en raison de l'antagonisme entre production et qualité en vigne, la réduction de la productivité accroît la qualité (Tableau 2.3-2.). Mais il est cité aussi par ces mêmes auteurs un possible appauvrissement des moûts en composés azotés, susceptible d'entraîner un allongement de la durée de fermentation alcoolique

	Témoin totalement désherbé	Traitement enherbé
Rendement (hl/ha)	87	76
Sucres g.l ⁻¹	147	159
Acidité g.l ⁻¹ H ₂ SO ₄	6,4	6,2
Anthocyanes mg/100 baies	110	152
Indice polyphénols totaux	23,1	27,3

Tableau 2.3-2. Effets de l'enherbement contrôlé sur le rendement et la qualité du vin. Comparaison après 18 années d'essai (Morlat et al., 1993)

Dans le cas de la culture de la vigne, sur cépages noirs, l'enherbement de la vigne implique un enrichissement du potentiel polyphénolique et une augmentation de la coloration des vins qui amènent au final une préférence pour les vins rouges élaborés à partir de cépages enherbés (Aguhlon, 1996; Chantelot, 2003; Crozier, 2004). Toutefois, des résultats inverses sont observés en Suisse sur des cépages de Gamay (Maigre, 2001). Sur cultures de framboisiers, la comparaison de différents types de couverts a montré en fonction des variétés qu'il pouvait exister un effet positif sur les rendements et sur la teneur en sucre des fruits (Ançay & Delabays, 2006). Ces effets bénéfiques nécessitent une surveillance de la nutrition azotée de la vigne (Crozier, 2004) et sont potentiellement atténués par un risque accru du gel (Carsouille, 1995) et un risque de compétition pour la réserve en eau (Carsouille, 1995; Fujiyoshi et al., 2007).

Conclusion - Dans tous les cas, la réussite de la conduite des systèmes de culture avec couverture vivante du sol (et donc obtenir le bénéfice des services environnementaux des associations (érosion, qualité des eaux et biodiversité) passe par un contrôle de la croissance et du développement de la plante de couverture, qui doit être dominée par la culture pendant son cycle et de la maîtrise de la germination levée de la culture d'intérêt. Il en résulte que pour ne pas pâtir d'une perte de rendement trop importante, il est nécessaire de contrôler la biomasse de la culture, du mulch et des adventices présentes.

Agroforesterie

La question d'associer des arbres et des cultures doit répondre à un souci majeur pour l'agriculteur : est-ce que l'association est biologiquement efficace ? Est-ce que l'association est plus productive que l'assolement arbres-cultures ? Plusieurs travaux de recherche depuis les années 80 jusqu'à aujourd'hui permettent de donner des éléments de réponse en s'appuyant notamment sur les résultats du programme européen de recherche SAFE (Dupraz et al., 2005) achevé en 2005.

Dans les parcelles expérimentales des équipes de recherche européenne et notamment celles de l'INRA, les résultats concordent : les arbres agroforestiers poussent plus vite et plus régulièrement qu'en condition forestière. Une équipe de l'INRA Dynafor de Toulouse a montré que des noyers agroforestiers de 30 ans produisent 3 fois plus de biomasse foliaire que des noyers forestiers (Gavaland & Burnel, 2005). Ces observations vont dans le même sens que celles de l'équipe de l'UMR System de Montpellier sur des parcelles plus jeunes (Dupraz & Liagre, 2007).

Dans le même temps, la productivité agricole reste élevée. Tant que les arbres sont en formation, leur influence est très faible. Une fois adulte, leur influence sera proportionnelle à l'écartement entre les lignes et la hauteur élaguée (Dupraz & Liagre, 2008). Des études sont en cours pour mesurer l'impact des arbres sur la qualité microbiologique des sols.

Ces mesures de terrain permettent de calculer l'efficacité biologique de l'agroforesterie, caractérisée par la SEA ou Surface Equivalente Assolée (Land Equivalent Ratio en anglais). Il s'agit de la surface nécessaire, en séparant arbres et cultures, pour obtenir la même production qu'un hectare agroforestier. Si la SEA est supérieure à 1, cela signifie que l'association agroforestière est la plus productive (Vandermeer, 1989). En agroforesterie tempérée, la SEA est comprise entre 1,10 et 1,60 (Vandermeer, 1989) : les parcelles agroforestières produisent jusqu'à 60% de biomasse primaire en plus. Ces performances biologiques s'expliquent par la complémentarité des arbres et des cultures. L'association produit davantage de facilitations que de compétitions pour le partage des ressources en eau, lumière et nutriments. Sous l'influence de l'autre culture, chaque culture associée se crée une nouvelle niche écologique (Vandermeer, 1989; Vaast et al., 2004; Zamora et al., 2007).

La forte productivité des arbres agroforestiers s'explique par différents facteurs. Outre le fait de bénéficier d'un ensoleillement supérieur, les arbres profitent des cultures. Les enracinements profonds provoqués par la compétition des cultures annuelles d'hiver limitent les stress hydriques occasionnels (Mulia & Dupraz, 2005). L'azote récupéré aux cultures améliore leur métabolisme (Dupraz et al., 2005). Avec très peu d'arbres à l'hectare, l'agroforesterie est une culture d'arbres espacés, en croissance libre. Cela signifie que la compétition entre arbres est très faible (Dupraz et al., 2005). Certaines associations sont plus efficaces que d'autres (Eichhorn et al., 2006). Le noyer, essence à débourrement très tardif, est particulièrement bien adapté aux cultures d'hiver : lorsque les arbres commencent à former leurs feuilles, la culture est bien en place et oblige l'arbre à s'enraciner en profondeur (Mulia & Dupraz, 2005). Mais on pourrait aussi citer des essences à feuilles de taille

réduite comme le cormier ou le poirier sauvage qui permettent de limiter la compétition pour la lumière...

Les meilleurs résultats de SEA sont obtenus avec des densités faibles, de l'ordre de 40 à 60 arbres par hectare soit des écartements entre 25 et 30 m entre les lignes d'arbres (Xiong, 1990; Dupraz et al., 2005). C'est ce type d'écartement qui était d'ailleurs traditionnellement pratiqué dans les noyeraies agroforestières du Dauphiné (Liagre, 1992).

L'impact des systèmes agroforestiers sur l'environnement résulte de la compétition entre l'arbre et la culture. Les cultures d'hiver induisent un enracinement spécifique des arbres qui a pour effet la création d'un filet racinaire qui peut s'étendre en profondeur sur l'équivalent de toute la surface de la parcelle (Rowe et al., 1999; Dawson et al., 2001; Allen et al., 2004). Ce phénomène permet de lutter efficacement contre la lixiviation de l'azote (Whitmore & Schroder, 2007). Mais les racines ont un effet décompactant (meilleure circulation de l'air et de l'eau) et favorise le stockage de carbone du sol, alimentant du même coup toute la chaîne biologique du sol (Cadisch et al., 2004; Dougherty et al., 2007; Duchemin, 2007).

Dans toutes les associations agroforestières, il est recommandé pour des questions de biodiversité et phytosanitaire de varier les essences. Mais le critère de la SEA est difficilement utilisable dans le cas de parcelles agroforestières complexes. On peut notamment citer les agroforêts indonésiennes où on peut compter jusqu'à 300 espèces associées par hectare (Michon, 2007).

Conclusion - La présence de linéaires d'arbres dans les cultures soulèvent la question du niveau de productivité totale de la parcelle agroforestière : biomasse de la culture et des arbres. De nombreuses études ont aujourd'hui démontré que l'association arbre-culture produit davantage de facilitations que de compétitions aux deux partis : la culture bénéficie d'une moindre ETP grâce aux arbres (facteur important en climat méditerranéen notamment) et les arbres récupèrent les nitrates lixiviés sous les racines de la culture et améliorent l'activité biologique du sol. Même si la culture souffre de la compétition imposée par les arbres vers la fin de leur développement, la productivité totale de la parcelle est ainsi améliorée de 10 à 60%.

Conclusion

La productivité des cultures annuelles associées ou en mélange, de même que celle des cultures fourragères, est variable et semble augmenter en situation de ressources limitantes, i.e. lorsque l'association d'espèces complémentaires permet une meilleure utilisation d'une ou de plusieurs ressources du milieu, notamment lumière et azote. Néanmoins, il n'est pas encore possible de dresser des conclusions générales sur la question des cultures en mélange et le sujet doit faire l'objet de recherches plus larges afin d'inclure la variabilité des conditions environnementales possibles de même que celle des groupes fonctionnels d'espèces cultivées.

La productivité primaire des cultures annuelles ou fourragères semble augmenter avec la diversité génétique lorsque celle-ci concerne des traits sélectionnés, donc en particulier pour des cultivars différents. Les données publiées restent néanmoins trop peu nombreuses pour conclure formellement sur cette relation.

Les systèmes de culture avec couverture vivante du sol, systèmes innovants encore rares dans les agricultures tempérées, font preuve de niveaux de performance très variables selon les contextes d'environnement et de technicité. Si un certain nombre de résultats montre qu'il est possible d'obtenir des rendements proches de ceux obtenus en culture simple, il s'avère qu'en moyenne, ces systèmes aboutissent à des rendements inférieurs voire très inférieurs en cas de compétitions interspécifiques non maîtrisées ou de problèmes techniques, notamment à l'implantation. Comme dans le cas des rotations ou des cultures en mélange, les associations qui fonctionnent le mieux sont celles faisant intervenir des légumineuses, qui améliorent la disponibilité de l'azote pour la culture, notamment en situation d'azote limitant.

Dans tous les cas, la réussite de la conduite des systèmes de culture avec couverture vivante du sol (et donc l'obtention du bénéfice des services environnementaux des associations : érosion, qualité des eaux et biodiversité) passe par un contrôle de la croissance et du développement de la plante de couverture, qui doit être dominée par la culture pendant son cycle, et par la maîtrise de la

germination-levée de la culture d'intérêt. Il en résulte que sans pâtir d'une perte de rendement trop importante, il est nécessaire de contrôler la biomasse de la culture du mulch et des adventices qu'elle héberge.

La présence de linéaires d'arbres dans les cultures soulève la question du niveau de productivité totale de la parcelle agroforestière : biomasse de la culture et des arbres. De nombreuses études ont aujourd'hui démontré que l'association arbre-culture produit davantage de facilitations que de compétitions aux deux partis : la culture bénéficie d'une moindre ETP grâce aux arbres (facteur important en climat méditerranéen notamment) et les arbres récupèrent les nitrates lixiviés sous les racines de la culture et améliorent l'activité biologique du sol. Même si la culture souffre de la compétition imposée par les arbres vers la fin de leur développement, la productivité totale de la parcelle est ainsi améliorée de 10 à 60%.

(c) Relations entre diversité de la pédofaune et efficience de la productivité primaire

L'effet de la modification de la diversité de la faune du sol sur la production végétale a été appréhendé dans des études *in situ* par la mesure de la biomasse végétale produite en fin d'expérience pour des durées allant d'environ 1 mois à 3 ans. Ces expériences ont été essentiellement conduites en Angleterre et en Finlande ; les expériences anglaises simulent des situations de prairies alors que les expériences finlandaises concernent des situations de forêt. De plus ces expériences manipulent essentiellement la mésofaune, et quelquefois la microfaune.

Les sept expériences que nous avons analysées étudient 11 situations d'augmentation de la diversité de la pédofaune sur l'efficience de la production (Bardgett & Chan, 1999; Laakso & Setälä, 1999b; Laakso & Setälä, 1999a; Bradford et al., 2002; Liiri et al., 2002b; Liiri et al., 2002a; Cole et al., 2004). Pour sept cas, aucun effet sur la biomasse végétale aérienne des plantes n'a été mesuré et pour les quatre autres cas un effet positif a été mesuré. Lorsque la biomasse racinaire est également évaluée (quatre cas), l'absence d'effet sur la biomasse aérienne est couplée à une absence d'effet sur la biomasse racinaire (trois cas) sauf dans un cas où la biomasse racinaire a été plus faible ; et lors d'un effet positif sur la biomasse aérienne, une étude montre une absence d'effet sur la biomasse racinaire.

Deux études expérimentales ont également quantifié les quantités d'azote incorporé dans les végétaux ; cette quantité est supérieure dans les traitements où la diversité de la pédofaune est plus importante, que la biomasse végétale elle-même soit augmentée (un cas : Bardgett & Chan, 1999) ou qu'elle ne le soit pas (un cas : Liiri et al., 2002a).

Deux études se sont intéressées à la stabilité de la production végétale après un stress (sécheresse) ; elles n'ont montré aucun effet de l'augmentation de la diversité de la pédofaune sur la stabilité, que la biomasse végétale elle-même soit augmentée (un cas) ou qu'elle ne le soit pas (un cas) (Liiri et al., 2002b; Liiri et al., 2002a).

Analyse des études ayant présenté une réponse positive de la production végétale à une augmentation de la diversité de la pédofaune :

L'augmentation du nombre d'espèces de microarthropodes du sol (de 12 à 27 en passant par 13 et 24) a eu un effet positif sur la biomasse de *Lolium perenne* toutefois l'étude conclue un effet plus faible de la diversité que de la densité de ces organismes (Cole et al., 2004).

Dans une expérience de longue durée, Liiri et al. (2002a) testent l'effet d'une richesse spécifique croissante de microarthropodes détritivores et montrent que l'effet positif d'augmentation de la production végétale est surtout vrai pour un faible nombre d'espèce apporté (Figure 2.2-16.). La relation est significative et positive lorsque tous les traitements (de 1 espèce à 41 espèces sont pris en compte alors qu'elle est nulle lorsque seuls, les traitements incluant plus de quatre espèces, sont pris en compte).

Laakso et Setälä (1999b) montrent que la mésofaune complète du sol permet les plus fortes productions de biomasse comparativement à des mésofaunes à diversité réduite. Toutefois les espèces ou les groupes trophiques qui occupent les plus faibles positions dans la chaîne trophique ont les plus forts effets sur le fonctionnement du sol (minéralisation de l'azote, croissance végétale). En effet si

aucune différence n'est observée entre les traitements présentant une ou cinq espèces au sein d'un même groupe trophique, la présence d'organismes fongivores ou micro-détritivores à un effet significatif sur la production végétale. Par ailleurs l'enchytréide *Cognettia sphagnetorum* apparaît dans ces systèmes comme fonctionnellement irremplaçable : dès lors qu'il est présent dans un traitement, une augmentation de la production végétale est mesurée.

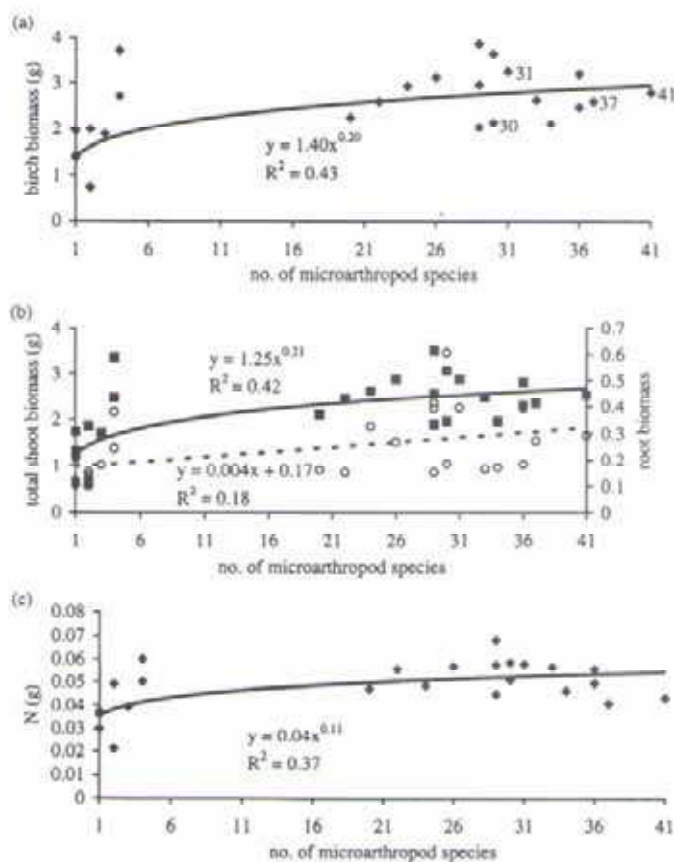


Fig. 4. Relationship between the observed number of microarthropod species and a) total birch biomass (g d.m.) ($n = 25$); the systems with rare species (see Fig. 3) are labelled with the number of microarthropod species, b) cumulative shoot (g d.m.) (■) and root (g d.m.) (○) biomasses ($n = 25$), and c) the amount of N (g) in the birch leaves at the end (week 52) of the experiment ($n = 24$).

Figure 2.2-16. Production de biomasse (a), de biomasse aérienne (b) et quantité d'azote incorporé dans les tissus végétaux (c) en fonction du nombre d'espèces de microarthropodes (d'après Liiri et al., 2002a).

La production de biomasse des parties aériennes est significativement plus élevée dans les microcosmes contenant des nombres élevés d'espèces de microarthropodes que dans ceux contenant des nombres faibles. Mais si on retire les microcosmes contenant moins de quatre espèces, aucune relation entre nombre d'espèces et production végétale n'est trouvée : l'effet de la richesse spécifique n'est importante que lorsque peu d'espèces sont présentes à partir d'un certain seuil (ici quatre) et ajouter des espèces n'a plus d'effet.

Analyse des études ayant présentée une réponse nulle de la production végétale à une augmentation de la diversité de la pédofaune

En manipulant la diversité des organismes microbivores et la longueur de la chaîne trophique en incluant ou non un acarien prédateur de ces microbivores, Laasko et Setälä (1999a) montrent la forte redondance fonctionnelle au sein de la communauté de la microfaune microbivore et prédisent que les sols sont moins susceptibles aux changements fonctionnels que d'autres environnements en cas de disparition d'espèces de la microfaune.

Ces études concernent essentiellement la manipulation de la microfaune et de la mésofaune (en plus des études déjà citées Bardgett & Chan, 1999; Liiri et al., 2002b), la seule étude incluant également une modification de la diversité concernant la macrofaune est celle de Bradford et al. (2002). Cette étude montre que la présence d'une macrofaune (versus microfaune plus mésofaune sans macrofaune) conduit à une augmentation du taux de décomposition, une disponibilité en azote et en phosphore dans le sol supérieure mais que ces effets ne se traduisent pas par une production végétale supérieure (Figure 2.2-17.). Pour expliquer ce résultat les auteurs formulent l'hypothèse que les effets positifs et négatifs de ces organismes dans le sol s'annulent résultant en un effet nul sur la "productivité nette de l'écosystème".

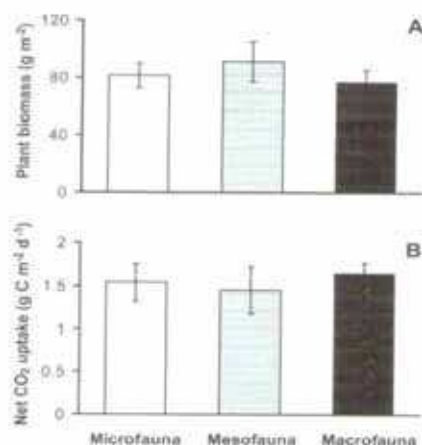


Fig. 2. Aboveground NPP (A) and NEP (B) of communities exposed to an increasing gradient of soil faunal complexity. Data (means \pm SE; $n = 5$) for microfauna, mesofauna, and macrofauna treatment communities are given for the final sampling event; statistical analysis was done with repeated measures analysis of variance across all sampling events. There was no significant treatment effect on NPP (time \times treatment interaction; $F_{14,56} = 0.16$, $P > 0.05$) or NEP (significant time \times treatment interaction; $F_{8,32} = 2.4$, $P < 0.05$; but no consistent overall treatment effect; $F_{2,8} = 0.24$, $P > 0.05$).

Figure 2.2-17. Productivité primaire nette (NPP) aérienne et productivité nette de l'écosystème (NEP), de communautés végétales exposées à des faunes du sol de complexité croissante (d'après Bradford et al., 2002).

Des traitements présentant des diversités (richesse spécifique, et surtout richesse fonctionnelle) de faune croissante n'induisent pas de différences de productivité primaire aérienne nette. Microfaune (nématodes et protozoaires) ou microfaune plus mésofaune (enchytréides, collembolles, acariens) ou microfaune plus mésofaune plus macrofaune (un coléoptère, un chilopode, deux espèces de vers de terre, un mollusque, une larve et un adulte de diptère) malgré des densités, des biomasse contrastées et surtout des richesses différentes, ces traitements n'induisent pas de différence dans la production primaire d'une communauté végétale de prairie.

Conclusion

Du corpus bibliographique disponible, il ressort que l'augmentation de la richesse spécifique ou fonctionnelle des organismes du sol a soit un effet positif soit un effet nul sur la biomasse végétale produite. Les principaux mécanismes sont liés à l'augmentation de la disponibilité des éléments nutritifs pour les plantes, l'amélioration de la structure du sol et donc de l'efficacité de l'eau mais également la production de molécules telles que des hormones de croissance végétales. L'effet positif de l'augmentation de la richesse spécifique ou fonctionnelle des organismes du sol est d'autant plus important que le nombre d'espèces initial testé est faible. De plus, tout comme pour le processus de décomposition, la présence de certaines espèces clé, induit à elles seules un effet positif sur la production végétale.

Par ailleurs, si l'augmentation de la richesse spécifique de la faune du sol n'a pas d'effet positif sur la production végétale, la présence des organismes du sol a un effet positif très important, comme l'illustre par exemple les résultats d'Ingham et al, 1985 pour la microfaune en particulier (Figure 2.2-18.)

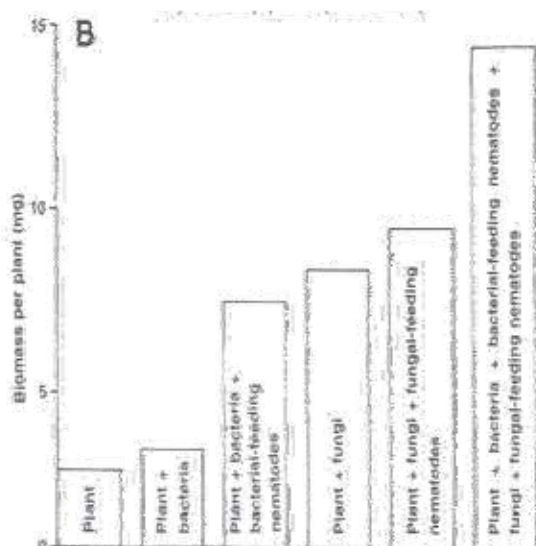


Fig. 1. (A) Relationship between predaceous nematode populations in an asparagus agroecosystem on eight sampling occasions and populations of bacterial-feeding Cephalobidae at the previous sampling time (adapted from Wardle et al., 1995). (B) Effect of increasing food web diversity on shoot growth (over 40 days) of a plant (*Bouteloua gracilis*) in pots of a previously sterilized soil (adapted from Ingham et al., 1985).

Figure 2.2-18. Effet de l'augmentation de la diversité de la microchaîne trophique sur la croissance végétale (après 40 jours sur *Bouteloua gracilis*, en pot après stérilisation initiale du sol) (d'après l'expérience originale d'Ingham et al., 1985, citée par Yeates et al., 1997)

La présence de certains organismes du sol permet une augmentation de la production de biomasse végétale. Dans cette expérience, c'est le cas pour les nématodes bactérivores, les champignons et les nématodes fongivores

(d) Effets de la diversité microbienne du sol sur l'efficience de la productivité primaire

Les microorganismes sont soit directement impliqués dans la production primaire (microorganismes autotrophes) soit indirectement (hétérotrophes et autotrophes) en favorisant la nutrition des plantes (voir 2.2.1.3 : nutritons azotée et phosphatée). Sur le plan descriptif, l'analyse de séquences d'ADN ribosomal bactérien (ADNr 16S) contenu dans de l'ADN extrait du sol rhizosphérique de deux dicotylédones ligneuses, neuf dicotylédones herbacées et trois monocotylédones herbacées, permet d'estimer la présence d'un moins 35 groupes taxinomiques bactériens au voisinage des racines. Ce sont le plus souvent des protéobactéries (notamment des γ protéobactéries mais également quelques α et β protéobactéries), des gram positives appartenant au groupe des CFB (*Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides*) et des actinomycètes (Hawkes et al., 2006). Sur le plan fonctionnel, les bactéries rhizosphériques sont capables de produire des **métabolites spécifiques qui ont un impact important sur la croissance de la plante** : promotion de la disponibilité des éléments minéraux et des nutriments, amélioration de la fixation d'azote, diminution de la sensibilité au froid, amélioration de la santé des plantes par contrôle biologique des populations pathogènes, induction des réactions de défense systémiques, et facilitation de l'installation (enracinement) des plantes (Sturz & Christie, 2003). Cependant, contrairement aux observations réalisées en milieu humide (mares, étangs) qui révèlent que la richesse des α protéobactéries évolue dans une direction opposée à celle des CFB quand la productivité augmente alors que dans le même environnement, la diversité des β protéobactéries reste constante (Horner-Devine et al., 2003), ce lien entre biodiversité microbienne dans les sols et production primaire est évoqué mais peu de données permettent de justifier l'assertion qui est faite (Cardon & Gage, 2006; Wardle, 2006; Brussaard et al., 2007). En effet, les pratiques agricoles réduisent la diversité taxinomique mais affectent moins durement la diversité fonctionnelle du fait de la redondance de certaines fonctions au sein des groupes taxinomiques (voir Chapitre 1). Les conséquences sont donc tamponnées par une diversité abondante mais si la diversité initiale de l'environnement concerné est faible, alors l'impact de ces pratiques altère la diversité fonctionnelle. C'est cette importante redondance fonctionnelle qui ne permet pas d'établir de corrélation entre diversité et productivité tant que la diversité est au dessus d'un seuil que l'on n'a pas encore su déterminer. En outre, les fonctions sont potentiellement réalisables (les microorganismes responsables et leurs enzymes sont présents), mais les conditions environnementales liées aux pratiques culturales ne permettent pas leur expression (exemples : en cas de rotations des cultures trop rapides, les champignons mycorrhizogènes ne peuvent établir de symbiose mais ils sont présents en fongistase, ou bien en situation d'anoxie les bactéries utiliseront les nitrates comme accepteurs d'électrons, ce qui conduit à la dénitrification).

Il a été malgré tout clairement montré que la présence et **l'activité de certains groupes de microorganismes présents dans le sol peut conditionner d'une part l'installation en milieu naturel, mais également la croissance des plantes en milieu cultivé** (Rengel et al., 1998; Offre et al., 2007). En effet, s'il n'a pas toujours été possible de corréler strictement la diversité microbienne avec la productivité primaire des plantes, une **relation entre les activités de la microflore et la productivité** a pu être établie (Broughton & Gross, 2000). En particulier, certaines bactéries et certains champignons du sol forment une symbiose mutualiste avec la plante et la présence du partenaire microbien peut permettre un développement durable de l'espèce végétale concernée par l'association symbiotique (Oldroyd, 2001). En particulier, la **diversité des stratégies de colonisation des racines et du sol par les mycorhizes** peut avoir un effet bénéfique au niveau de la croissance des plantes. Ainsi dans des expériences aux champs, où des communautés de champignons mycorrhizogènes incluant des membres de trois genres (*Glomus*, *Acaulospora* et *Gigaspora*) ont été reconstituées, un impact bénéfique sur la **santé des plantes** a pu être mis en évidence. Ainsi les communautés de champignons mycorrhizogènes les plus variées au niveau des genres, étaient celles qui avaient un impact sur la santé des plantes le plus important (Maherali & Klironomos, 2007). La diversité des réseaux d'interactions symbiotiques et mutualistes formés entre les plantes et la microflore du sol joue également un rôle très important dans la quantité et la qualité des **récompenses**

florales offertes aux pollinisateurs. Ainsi, plusieurs approches expérimentales ont montré que la quantité, la qualité du nectar et la fréquence de butinage étaient directement corrélées au bon fonctionnement du réseau d'interactions hypogée entre la rhizosphère des plantes et les champignons mycorhiziens (Gange & Smith, 2005; Wolfe et al., 2005). En améliorant la nutrition minérale des plantes, ces associations mycorhiziennes augmentent la qualité et la quantité des récompenses florales, et indirectement le bon fonctionnement des réseaux de pollinisation (Gange & Smith, 2005; Wolfe et al., 2005).

Conclusion - Bien que ce domaine ne soit qu'au début d'une nouvelle phase d'exploration, grâce notamment à l'avènement de nouvelles méthodes d'investigation (métagénomique et protéomique), il révèle déjà des pistes montrant que la diversité microbienne des sols, et en particulier la diversité fonctionnelle, peut avoir des effets bénéfiques sur la croissance et la santé des plantes et les récompenses florales offertes aux pollinisateurs. Ces effets seront bien entendu à combiner aux autres effets positifs (nutrition, contrôle biologique) ou négatifs (p.ex. phytopathogènes).

Conclusion générale

Les données expérimentales utilisant des assemblages artificiels de communautés végétales laissent à penser que la productivité primaire augmente de manière log-linéaire avec le nombre d'espèces semées. Cet effet est dû aux propriétés fonctionnelles des espèces ou groupes fonctionnels dominants et/ou à la complémentarité entre espèces, groupes fonctionnels ou génotypes, dans leur manière d'exploiter les ressources (lumière, nutriments, eau). Pourtant cet effet ne se retrouve pas en conditions agricoles, sauf lorsque les légumineuses fertilisent les cultures ou les mélanges fourragers, ou que les espèces autres que la culture principale peuvent être valorisées, ce qui est en particulier le cas pour les cultures fourragères ou l'agroforesterie. La richesse spécifique ou fonctionnelle de la mésofaune du sol n'a quant à elle que peu d'impact sur la productivité, alors qu'importe la présence d'espèces ou de groupes trophiques particuliers. Concernant les microorganismes, le peu de données disponibles laissent à penser que certaines dimensions de leur biodiversité, en particulier fonctionnelle, pourraient être bénéfiques.

. Stabilité de l'efficience de la production primaire ou de rendement des cultures¹

(a) Stabilité face aux sources biotiques de variabilité de la production primaire

Le Millennium Ecosystem Assessment (Díaz et al., 2005) et les synthèses bibliographiques dédiées à l'agriculture (Vandermeer, 1995; Swift et al., 2004; Jackson et al., 2007) insistent sur les bénéfices de la diversification des cultures pour stabiliser la production en réduisant l'incidence des adventices, des ravageurs et des pathogènes. Cette section examine en détail les relations entre diversité végétale au sein ou autour des parcelles et les sources biotiques de variabilité de la production.

Effets des adventices sur la productivité des cultures

Les mauvaises herbes sont tenues responsables par définition d'une série de gênes (nuisibilité) qui va entraîner une diminution de la quantité (rendement) ou de la qualité des récoltes. Cette nuisibilité, qui s'exprime à plusieurs niveaux (Caussanel, 1989), est fonction des objectifs de rendement de l'agriculteur et va se traduire pour l'agriculteur par une perte financière souvent difficile à quantifier.

Les pertes de rendements par compétition directe vis-à-vis du couvert cultivé (compétition pour les ressources en lumière, eau, éléments nutritifs du sol) ont fait l'objet d'innombrables travaux visant à comprendre les interactions (Zimdhal, 1980; Wilson & Peters, 1982; Kropff, 1993; Rajcan & Swanton, 2001; Grekul, 2004), à établir des seuils de nuisibilité (Caussanel, 1989), ou à tenter de modéliser les mécanismes en jeu (Kropff, 1988). Ces pertes seraient estimées à environ 13% au niveau mondial en moyennant les pertes observées dans les différents types d'agriculture (d'après Bonny, 1998).

De façon moins directe, la flore adventice peut contribuer à diminuer la productivité en provoquant la verse de la culture ou en contaminant les récoltes par la présence de semences ou de débris des plantes. Bien qu'en très nette régression (Don, 1997), la présence de semences adventices dans la récolte peut diminuer de façon plus ou moins importante la valeur de la récolte en fonction du type de culture (semences certifiées : Janson et al., 2004) et du type de dommages lié aux semences adventices (semences toxiques de *Solanum nigrum* L. ou de *Lolium temulentum* L. : Filhol & Baillet, 1864; Sellenet, 2000).

Une très large bibliographie décrit que la flore adventice peut aussi provoquer une diminution de la production primaire de la culture par allélopathie (Putman & Moore, 1998; Rizvi & Rizvi, 1992; San Emeterio et al., 2004). De même, en tant que producteur primaire, la flore adventice est en interaction avec l'ensemble des autres composantes biologiques de l'agrosystème (Norris, 2005; Wisler & Norris, 2005) et peut servir d'hôte intermédiaire à des virus (McGovern et al., 1994), à des champignons (Mantle, 1977; Petrie et al., 1995), à des nématodes (Thomas, 2005), à des insectes (Jullien, 1999) ou à des plantes parasites (Gibot-Leclerc, 2003).

Enfin, la présence de mauvaises herbes dans l'inter-rang d'une culture est susceptible de modifier les conditions micro-environnementales en interceptant le rayonnement, en augmentant l'humidité ambiante ce qui va modifier (positivement ou négativement) l'action des autres ravageurs (d'après Norris, 2005).

Jusqu'au 19^e siècle, la végétation adventice était conservée dans les chaumes pendant l'interculture pour assurer une alimentation complémentaire et gratuite pour les troupeaux (moutons : Pichot, 1991) ce qui permettait donc en plus un contrôle de ces espèces végétales (système de la vaine pâture). Cette ressource alimentaire issue de la biodiversité n'est plus exploitée aujourd'hui.

Conclusion : Les mauvaises herbes restent encore aujourd'hui considérées comme le principal facteur limitant à la réduction des intrants et à la mise en place des systèmes de culture innovants. La capacité d'adaptation de ces espèces et les possibilités de changements de flore (adaptation aux nouvelles contraintes du milieu, arrivée de nouvelles espèces) font des mauvaises herbes une composante biologique dont la gestion reste problématique.

¹ Les termes d'efficience et de rendement s'appliquent préférentiellement et respectivement aux végétaux non cultivés et cultivés (ou d'intérêt agricole), mais traduisent le même phénomène de production nette de biomasse autotrophe.

Effets de la diversité des cultures sur les communautés de pollinisateurs et la pollinisation

Peu d'études ont été menées en agriculture concernant l'impact de la diversité des cultures sur les communautés de pollinisateurs et le niveau du service de pollinisation au sein de la même parcelle ou vis-à-vis de parcelles voisines. En effet, la composition et l'abondance des insectes pollinisateurs au sein d'une parcelle cultivée, donc l'intensité de la pollinisation, sont déterminées par la nature et la structure des habitats que l'on retrouve autour de la parcelle, c'est-à-dire par le contexte paysager (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1999; Kremen et al., 2002; Steffan-Dewenter et al., 2002). Ainsi, la conception la plus généralement partagée est que les abeilles ont besoin d'habitats spécifiques de nidification et des ressources variées en pollen qu'elles vont trouver en dehors de la parcelle cultivée. Par contre, les colonies de *Bombus terrestris* seraient favorisées par l'augmentation des surfaces de colza dans le paysage (Westphal et al., 2003; Westphal et al., 2006; Herrmann et al., 2007). Ces auteurs indiquent que certaines cultures entomophiles pourraient mettre à disposition des ressources florales qui seraient favorables au développement de l'ensemble de la faune pollinisatrice.

Les cultures entomophiles présentent en effet des caractéristiques attractives pour les insectes : (i) elles sont perceptibles de par la couleur et la morphologie de leurs pièces florales, et (ii) elles fournissent des ressources aux pollinisateurs sous forme de nectar et/ou pollen.

(i) Selon l'espèce et la famille considérées, la fleur présente des caractéristiques en termes de symétrie et de profondeur qui contraignent l'insecte butineur à effectuer la pollinisation mais aussi, parfois, réduisent le nombre de pollinisateurs potentiels. C'est le cas de la féverole, qui a des fleurs papilionacées dites fermées, et qui s'oppose aux cultures à fleurs dites ouvertes (McGregor, 1976; Free, 1993). On retrouve cette corolle fermée chez d'autres papilionacées cultivées comme la luzerne *Medicago sativa* qui limite également l'accès aux ressources (pollen et nectar). D'autres cultures présentent des fleurs qui limitent l'accès au pollen comme la tomate *Lycopersicon esculentum* dont les fleurs ne produisent pas de nectar et ont une pollinisation vibratile avec des anthères poricides. Ainsi, des syndromes de pollinisation ont très souvent été décrits dans la littérature : ces syndromes sont définis par l'association étroite entre un taxon de pollinisateurs et un taxon de plantes. L'idée sous-jacente est qu'une coévolution étroite entre une plante et un pollinisateur aurait abouti à une optimisation des processus de butinage, donc à un succès reproducteur maximal pour la plante et à une collecte de nourriture optimisée pour le pollinisateur (Faegri & van der Pijl, 1979). Cette vision des interactions plantes-pollinisateurs a été très controversée récemment (Waser et al., 1996; Memmott, 1999), cependant des données expérimentales montrent que l'activité de butinage optimale résulte de l'interaction étroite entre des taxons précis de plantes et d'insectes, ou entre des groupes fonctionnels précis de plantes et d'insectes. Par exemple, la pollinisation du caféier est optimale quand elle est réalisée par certains taxons d'abeilles ayant des pièces buccales longues (Klein et al., 2003). De même, dans une communauté végétale expérimentale, la fréquence d'événements de pollinisation "efficaces" en termes de succès reproducteur pour les plantes augmente avec la diversité fonctionnelle des pollinisateurs (Fontaine et al., 2006). Ces données suggèrent que la biodiversité des plantes et des pollinisateurs joue un rôle important dans le fonctionnement de la pollinisation, via des mécanismes de coévolution entre morphologies florales et comportements de butinage. Enfin, le succès reproducteur des communautés de plantes peut être limité par la quantité de pollen déposée sur les stigmates : c'est ce qu'on appelle la "*pollen limitation*". Ce phénomène serait d'autant plus fréquent que la diversité fonctionnelle des communautés de pollinisateurs est faible (Vamosi et al., 2006).

(ii) La diversité des types de récompenses florales offertes aux pollinisateurs peut être envisagée d'un point de vue quantitatif (volume de nectar) mais aussi biochimique (concentration en sucres, teneur en eau du nectar). Ces deux paramètres jouent un rôle important dans la structure et la biodiversité des communautés de pollinisateurs (Potts et al., 2004). De même, la diversité des réseaux d'interactions symbiotiques et mutualistes formés entre les plantes et la microflore du sol joue un rôle très important dans la quantité et la qualité des récompenses florales offertes aux pollinisateurs. Ainsi, plusieurs approches expérimentales ont montré que la quantité, la qualité du nectar et la fréquence de butinage étaient directement corrélées au bon fonctionnement du réseau d'interactions hypogée entre la rhizosphère des plantes et les champignons mycorhiziens. En améliorant la nutrition minérale des plantes, ces associations mycorhiziennes augmenteraient la qualité et la quantité des récompenses florales, et indirectement le bon fonctionnement des réseaux de pollinisation (Gange & Smith, 2005; Wolfe et al., 2005).

Ces cultures de plantes entomophiles se distinguent des autres plantes à fleurs par plusieurs particularités. Premièrement, l'Homme a sélectionné et importé des plantes entomophiles en fonction de caractéristiques agronomiques. Ainsi la majorité de ces espèces cultivées ont été introduites en Europe (Vavilov, 1951) et n'ont donc pas de pollinisateurs spécialisés. Deuxièmement, l'Homme a mis en place des agrosystèmes avec des conduites culturales visant à la concentration des individus dans un même espace et nécessitant l'apport d'intrants et de pratiques agricoles pour optimiser la production. Ainsi, l'espace agricole est particulier puisqu'il met à disposition dans le paysage des quantités importantes et homogènes de plantes à fleurs exotiques.

Ces espaces homogènes attirent un cortège d'insectes dont certains vont polliniser la culture (McGregor, 1976; Free, 1993). Mais la distribution des insectes au sein de cet espace n'est pas homogène et on observe une diminution du nombre d'insectes depuis le bord jusqu'à l'intérieur de la parcelle (Klein et al., 2002). Il semble que les insectes pollinisateurs récoltent les ressources en pollen et nectar en faisant des aller-retour entre les parcelles cultivées et leurs sites de nidification en dehors des parcelles cultivées, et leur distance de pénétration dans la culture dépend de leur capacité de dispersion (Monzón et al., 2004).

Conclusion - Peu d'études ont été menées en agriculture concernant l'impact de la diversité des cultures sur les communautés de pollinisateurs et le niveau du service de pollinisation au sein de la même parcelle ou vis-à-vis de parcelles voisines. Certaines cultures entomophiles pourraient mettre à disposition des ressources florales favorables au développement de l'ensemble de la faune pollinisatrice. Les cultures entomophiles présentent des caractéristiques biologiques de plantes à fleurs : morphologie florale particulière et offre de ressources en nectar et pollen. Ces caractéristiques vont déterminer la structure des communautés de pollinisateurs. De plus, la mise en culture de ces espèces florales est particulière puisque l'on met à disposition de larges aires de fleurs exotiques fleurissant au même moment.

Effets d'espèces invasives sur la productivité des prairies et parcours

Si des effets des espèces invasives sur le fonctionnement des écosystèmes de prairies ou de parcours ont été rapportés pour des cas particuliers en Amérique du Nord, en Australie, et en Nouvelle-Zélande (principalement sous climat méditerranéen ou semi-aride dans les deux premiers cas), il existe de fait très peu de données sur ces impacts en Europe, y compris pour des espèces réputées nuisibles, la bibliographie disponible se concentrant sur les mécanismes d'invasion. Les mécanismes potentiels des impacts sur le fonctionnement des écosystèmes concernent l'exclusion compétitive des espèces natives désirables pour la production (quantité ou qualité), et l'introduction de traits fonctionnels nouveaux dans la communauté permettant notamment l'accès à des ressources nouvelles (par ex. fixation d'azote, profondeur d'enracinement), mais les preuves empiriques de ces effets sont limitées dans l'un comme l'autre cas (synthèses par Vilà & Weiner, 2004 et Levine et al., 2003). L'information n'est disponible que pour quelques cas isolés pour les prairies et parcours en Europe. Ainsi, dans les prairies humides de Belgique, l'invasion par *Senecio gigantea* conduit à une forte augmentation de la production primaire (facteur de 2 à 3) mais avec une baisse de concentration en éléments minéraux dans le couvert végétal (Vanderhoeven et al., 2006). *Senecio inaequidens*, espèce sud-africaine invasive des pelouses, prairies et pâturages notamment en régions de piémonts (Pyrénées, Suisse) cause des inquiétudes du fait de sa toxicité pour le bétail. Il diminue donc la valeur pastorale des prairies pâturées (Agence Méditerranéenne de l'Environnement²), mais ses effets sur la production primaire, ou sur la production animale, n'ont pas été quantifiés. La phytotoxicité pour le bétail et les humains est également problématique dans le cas d'*Heracleum mantegazzianum* qui envahit les prairies humides et les friches péri-urbaines d'Europe centrale et des pays scandinaves (Pysek, 2007). L'invasion d'oliveraies par *Oxalis pes-caprae* en Grèce réduit la biodiversité du couvert herbacé et sa production de biomasse primaire (Petsikos et al., 2007). Enfin, les effets des espèces exotiques ne sont pas toujours négatifs. Dans le sud-est de l'Australie, *Echium plantagineum*, qui est par ailleurs considérée comme nuisible car toxique pour le bétail (en particulier les équins) quand elle est consommée en grandes quantités, et susceptible d'exclure les espèces natives, joue un rôle d'assurance

² Source de données : http://www.nobanis.org/files/factsheets/Senecio_inaequidens.pdf

de la production primaire en cas de sécheresse lorsqu'elle devient la seule source alimentaire disponible pour le bétail (Piggin, 1982). De la même manière, et en étendant la notion d'invasion au-delà des exotiques dans le cas de l'Europe (et contrairement à la Nouvelle-Zélande), la colonisation des prairies de montagne abandonnées par le genêt (*Cytisus scoparius*) conduit à une augmentation transitoire de la productivité du tapis herbacé par un effet d'enrichissement minéral (Prévosto et al., 2006).

Conclusion - Les connaissances sur les impacts des espèces invasives des prairies et parcours sont très limitées pour l'Europe. Elles peuvent augmenter la production de biomasse mais en réduire la qualité (toxicité), mais on ne peut pas tirer de conclusion générale.

Effets de la diversité végétale sur l'herbivorie par les invertébrés

Diversité végétale et invertébrés phytophages : les apports de l'écologie

Root (1973), en basant ses travaux sur des populations d'insectes observées en culture de choux, a observé que la densité de ravageurs était plus forte dans les communautés végétales simples (faible nombre d'espèces voire une seule espèce cultivée(s) dans la parcelle) que dans les communautés plus diverses, et que le plus grand nombre de ravageurs spécialistes dans les monocultures conduisait à des pertes plus sévères qu'en polycultures. Alors que l'hypothèse des Ennemis Naturels peut partiellement expliquer cette prédiction ("*Natural Enemy Hypothesis*" dans la littérature internationale ; Pimentel, 1961 ; voir 2.2.1.6.), Tahvanainen et Root (1972) et Root (1973) en ont émis une autre, non exclusive de la précédente et se voulant apporter une explication aux observations exposées ci-dessus, indépendamment de la présence d'ennemis naturels des ravageurs : l'hypothèse de la Concentration des Ressources, qui stipule que la probabilité que les ravageurs des cultures ont de trouver leur plante hôte, d'y rester et de s'y reproduire, est plus forte dans des formations pures d'une seule espèce végétale (représentant la concentration maximale de la ressource) que dans des formations composées de plusieurs espèces en mélange (dans lesquelles la ressource recherchée est diluée au milieu d'autres ressources).

De très nombreux travaux ont cherché à tester la validité de cette hypothèse, mais alors que beaucoup d'entre eux ont porté sur les relations entre diversité végétale et diversité des arthropodes phytophages (Mulder et al., 1999; Koricheva et al., 2000; Haddad et al., 2001), et sur celles existant entre deux états extrêmes de diversité ("monocultures" *versus* "polycultures", en agriculture comme en sylviculture) et les niveaux de population des arthropodes phytophages (qui ont été analysées par : Russell, 1989; Andow, 1991; Finch & Collier, 2000; Jactel et al., 2005) ou encore entre niveaux de concentration d'une seule espèce végétale hôte et structure de la population du phytophage (Rhainds & English-Loeb, 2003; Joshi et al., 2004), très rares sont les recherches qui ont abordé de façon fondamentale les effets de gradients de diversité végétale sur les niveaux de phytophagie (intensité des dommages infligés aux plantes), aspect potentiellement important pour la production agricole.

Aucune méta-analyse ne semble évidemment disponible sur ce sujet précisément, et seulement cinq publications ont été recensées suite à une large recherche bibliographique (Mulder et al., 1999; Pfisterer et al., 2003; Hanley, 2004; Scherber et al., 2006; Unsicker et al., 2006). Parmi elles, une concerne des insectes phytophages et des mollusques (Scherber et al., 2006) et une autre que des mollusques (Hanley, 2004). Alors que **la prédiction théorique de l'hypothèse de la concentration des ressources est une relation négative entre diversité végétale et niveau de phytophagie par les invertébrés**, une seule publication fait état de résultats conformes à celle-ci mais ne concerne que des insectes phytophages généralistes et non spécialistes, pour lesquels leurs ennemis naturels ont de plus joué un rôle significatif (Unsicker et al., 2006). Les autres publications mentionnent des réponses des phytophages soit positivement corrélées à la diversité végétale, donc contraires à la prédiction de l'hypothèse (Mulder et al., 1999; Pfisterer et al., 2003), soit variables (Scherber et al., 2006), soit encore nulles (Hanley, 2004). Sur un plan fondamental, les principaux enseignements qui ressortent de ces expérimentations ayant mis en œuvre des gradients de diversité végétale, sont que **la richesse spécifique des communautés végétales joue un rôle beaucoup moins important que supposé précédemment et qu'au contraire l'identité spécifique des plantes, et à travers elle leur identité fonctionnelle, jouent un rôle essentiel, notamment le groupe fonctionnel des légumineuses en**

améliorant la qualité nutritionnelle du couvert et donc en augmentant la phytophagie (Pfisterer et al., 2003; Scherber et al., 2006). Un autre message important est que les invertébrés phytophages, de par leur action sur la biomasse végétale de certaines espèces ou groupes fonctionnels, participent à la structuration (composition, diversité) des communautés de plantes (Pfisterer et al., 2003). D'autres travaux, ayant analysé les liens entre gradients de diversité végétale et composition et diversité de communautés d'insectes phytophages (sans étudier les niveaux de dommage infligés aux plantes), confortent les enseignements concernant la richesse spécifique végétale, l'identité spécifique et surtout fonctionnelle des plantes (Koricheva et al., 2000). Les travaux d'Otway et al. (2005) révèlent quant à eux un cas autre : l'abondance des phytophages, même spécialisés, peut être inversement corrélée à celle de leur plante hôte, et les auteurs parlent alors d'un effet "dilution de la ressource" et non plus d'un effet "concentration de la ressource".

Diversité végétale spécifique et arthropodes ravageurs des cultures : répression des réseaux bitrophiques

Depuis la formulation de l'hypothèse de la Concentration des Ressources par Tahvanainen et Root (1972) et Root (1973), de très nombreuses études ont eu pour cadre les cultures agricoles et pour objet la dynamique des ravageurs (couplée parfois avec celles des auxiliaires) en lien avec des niveaux variables de diversification culturale. Mais une décennie plus tôt, Pimentel (1961) constatait déjà que les pullulations de ravageurs étaient plus fréquentes en monocultures qu'en polycultures. Risch et al. (1983) puis Andow (1986) confirment ce fait dans des revues bibliographiques. Andow (1986) précise que 64,5% des 203 espèces de ravageurs spécialisés étudiées, étaient effectivement moins nombreuses en systèmes de polyculture que de monoculture, et Andow (1991) mentionne que 51,9% des 287 espèces de ravageurs étudiées étaient également moins nombreuses dans les polycultures que dans les monocultures, alors que seules 15,3% d'entre elles montraient une plus forte densité en polyculture. Une méta-analyse (Tonhasca & Byrne, 1994) portant sur 21 publications parues entre 1983 et 1992, apporte des résultats allant dans le même sens : la diversification des cultures entraîne une réduction modérée des densités de population des ravageurs dans 60 à 70% des publications étudiées, selon les modalités de calcul. Les insectes auxiliaires zoophages profitent aussi potentiellement de cette diversification culturale en affichant une plus forte diversité (richesse spécifique et abondance accrues) dans les systèmes de polycultures, ce que les synthèses bibliographiques de Russell (1989) et d'Andow (1991) confirment. Enfin, les taux de mortalité infligés par les ennemis naturels aux ravageurs sont la plupart du temps plus élevés dans les polycultures que dans les monocultures (Russell, 1989).

La tendance, bénéfique pour les cultures, des effets de leur diversification sur les arthropodes phytophages, se retrouve dans les 11 publications scientifiques que nous avons recensées, parues postérieurement à celles prises en compte dans les synthèses bibliographiques d'Andow (1991) et de Tonhasca et Byrne (1994) : Kyamanywa et al., 1993; Coll & Bottrell, 1995; Theunissen et al., 1995; Roininen et al., 1996; Schellhorn & Sork, 1997; Harmon et al., 2003; Hooks & Johnson, 2003; Aquilino et al., 2005; Costamagna & Landis, 2006; Gianoli et al., 2006; Björkman, 2007; Schmidt et al., 2007. Ainsi, parmi ces dernières, 72,7% (8 publications) font état d'un succès de la diversification en termes de réduction des populations de tout ou partie des ravageurs par rapport aux témoins, 36,4% (4 publications) font état d'un résultat nul (pas de différence significative entre les populations de ravageurs sur parcelles expérimentales diversifiées et parcelles témoins), et 9,1% (1 publication) fait état d'un résultat négatif (augmentation de la population du ravageur par rapport au témoin). Comme évoqué ci-dessus, les insectes auxiliaires zoophages peuvent être affectés, positivement ou non, par la diversification culturale comme les 15 publications scientifiques que nous avons recensées sur le sujet, parues postérieurement à celles prises en compte dans les synthèses bibliographiques d'Andow (1991) et de Tonhasca et Byrne (1994) : Edwards et al., 1992; Kyamanywa et al., 1993; Tonhasca, 1993; Coll & Bottrell, 1995; Theunissen et al., 1995; Coll & Bottrell, 1996; Schellhorn & Sork, 1997; Harmon et al., 2003; Aquilino et al., 2005; Costamagna & Landis, 2006; Gianoli et al., 2006; Paulsen et al., 2006; Björkman, 2007; Ma et al., 2007; Schmidt et al., 2007. Ainsi, parmi ces dernières, 66,6% (10 publications) font état d'un succès de la diversification en termes d'augmentation des populations des auxiliaires par rapport aux témoins, 20% (3 publications) font état d'un résultat nul (pas de différence significative entre les populations d'auxiliaires sur parcelles expérimentales diversifiées et parcelles témoins), et 33,3% (5 publications) font état d'un résultat négatif (diminution de la population d'auxiliaires par rapport au témoin).

Cette tendance, dans le sens des résultats globaux émergeant des synthèses bibliographiques et des publications scientifiques qui les ont suivies, ne doit toutefois pas masquer la **grande variabilité des effets de la diversification végétale des cultures sur les arthropodes dont les ravageurs**, ni même le fait que si les effets de la diversification des cultures sont effectivement globalement favorables à la répression des ravageurs, ils sont également modérés. En effet, Andow (1991) signale que la densité de population des ravageurs en polycultures par rapport aux monocultures était dans un peu plus de la moitié des cas seulement (51,9%) plus faible en polycultures qu'en monocultures, dans 15% des cas plus forte, dans 13% identique et dans 20% variable. Tonhasca et Byrne (1994) précisent clairement que la diversification des cultures entraîne globalement une réduction "modérée" des densités de population des ravageurs. L'une des raisons de la variabilité des impacts sur les arthropodes phytophages de la diversification des cultures tient au fait d'une part que les ennemis naturels des ravageurs ne sont pas toujours réellement favorisés par une diversification non conçue spécialement à leur intention (leurs relations aux plantes sont en effet plus précises que généralement supposé ; Nentwig, 1992; Nentwig et al., 1998 - voir section 2.4.2.2.). Elle tient d'autre part au fait que malgré plus de 6 000 publications et quelque 50 ouvrages scientifiques sur la question des relations entre plantes et insectes, la façon dont les ravageurs des cultures localisent leur plante hôte a proportionnellement reçu peu d'attention (Finch & Collier, 2003). De plus, selon Finch et Collier (2003), le postulat selon lequel les stimuli olfactifs jouent, pour tous les insectes, un rôle central dans cette localisation est erroné. Ainsi, étant donné que 90% des quelque 400 000 espèces d'insectes phytophages à travers le monde, affichent une affinité étroite pour l'une des 260 000 espèces de plantes hôtes de ces derniers (Kubitzky, 1993, in Unsicker et al., 2006) et dont un exemple remarquable est donné par Ballabeni et al. (2001) en contexte alpin, Finch et Collier (2000) affirment que les cas particuliers et spécifiques aux taxons sont beaucoup plus nombreux que généralement supposé, ce que démontraient déjà Nordlund et al. (1984), et proposent une nouvelle théorie, plus globale, basée sur les atterrissages "appropriées et non appropriés" (voir la synthèse des mécanismes supposés des effets de la diversification végétale sur les insectes phytophages, section 2.4.2.2.b).

Synthèse

L'hypothèse de la Concentration des Ressources stipule que la probabilité que les ravageurs des cultures ont de trouver leur plante hôte, d'y rester et de s'y reproduire, est plus forte dans des formations pures d'une seule espèce végétale que dans des formations composées de plusieurs espèces en mélange. De très nombreux travaux en agronomie et en écologie ont cherché à tester la validité de cette hypothèse sous diverses formes (corrélations entre diversité végétale et diversité des arthropodes phytophages, entre deux extrêmes de diversité et niveau de population des arthropodes phytophages...), mais rares sont ceux qui ont porté sur les effets de gradients de diversité végétale sur les niveaux de phytophagie. Les résultats observés ne confortent pas du tout la théorie et les principaux enseignements sont que **la richesse spécifique des communautés végétales joue un rôle beaucoup moins important que supposé précédemment et qu'au contraire l'identité spécifique des plantes, et à travers elle leur identité fonctionnelle**, jouent un rôle essentiel, notamment le groupe fonctionnel des légumineuses en améliorant la qualité nutritionnelle du couvert et donc en augmentant la phytophagie. Un autre message important est que les invertébrés phytophages participent à la structuration des communautés de plantes.

Des très nombreux travaux réalisés dans des parcelles agricoles ayant cherché à vérifier la relation entre diversité végétale et niveau d'abondance des arthropodes (relation négative pour les ravageurs, positive pour les auxiliaires zoophages du fait de l'hypothèse des Ennemis Naturels), il ressort des synthèses et méta-analyses que, même si globalement les ravageurs des cultures et leurs ennemis naturels sont effectivement et respectivement à des niveaux de population légèrement inférieurs et supérieurs dans des systèmes culturels diversifiés à ce qu'ils sont dans des monocultures, les **effets de la diversification végétale des cultures sur les arthropodes ravageurs et auxiliaires sont très variables**. Les raisons de cette variabilité sont multiples, mais la raison essentielle semble être que les cas particuliers et spécifiques aux taxons d'arthropodes sont beaucoup plus nombreux que généralement supposé.

Conclusion

Les recherches qui ont abordé de façon fondamentale la question de la relation théoriquement négative entre gradient de diversité végétale et niveau de phytophagie par les invertébrés, sont rares. Une très faible minorité d'entre elles seulement confirme la théorie. La plupart des résultats convergent toutefois sur le fait que la richesse spécifique des communautés végétales joue un rôle beaucoup moins important que supposé précédemment, et qu'au contraire l'identité spécifique des plantes, et à travers elle leur identité fonctionnelle, jouent un rôle essentiel. Les synthèses bibliographiques et méta-analyses sur les nombreux travaux comparant des situations opposées de diversité végétale dans les cultures, montrent toutes la même tendance : dans une majorité faible à moyenne des cas, les ravageurs et leurs ennemis naturels sont respectivement moins nombreux et plus nombreux dans des systèmes cultureux diversifiés que dans des monocultures, et l'identité fonctionnelle des arthropodes semble être ici aussi le facteur prépondérant du sens des réponses. De ces résultats, on retiendra que :

- les cultures diversifiées tendent à défavoriser les ravageurs et à favoriser les auxiliaires par rapport aux monocultures ;
- le niveau de richesse spécifique végétale per se joue un rôle mineur dans la répression des ravageurs ;
- l'identité fonctionnelle des plantes et des insectes est le paramètre de diversité le plus important.

Effets de la diversité végétale intraspécifique sur les phytopathogènes

Au niveau aérien, l'absence de diversité végétale (cultures monospécifiques sur de grandes surfaces, monocultures) privilégie l'abondance de microorganismes phytopathogènes. Il a été montré que des **mélanges de cultivars, ou des mélanges de lignées au sein de cultivars**, permettaient de réduire la propagation de rouilles et d'oïdiums sur céréales (Mundt, 2002) et celle du mildiou causé par *Phytophthora infestans* sur pomme de terre (Garrett et al., 2001) alors que la même stratégie ne garantissait pas toujours le même résultat dans le cas de *Mycosphaerella graminicola* (Cowger & Mundt, 2002). Le même principe de diversité intraparcellaire par mélange de variétés a permis en Chine de réduire l'incidence de la pyriculariose, maladie du riz, et ce sur une très grande échelle (Wolfe, 2000). De manière analogue, il est démontré qu'un mélange judicieux de variétés de pommiers permet de réduire les épidémies de tavelure *Venturia inaequalis* dans les vergers (Parisi et al., 2003).

Outre une certaine diversité nécessaire dans la parcelle pour éviter la propagation des agents pathogènes, une **diversité inter-parcelles**, à l'échelle du paysage ou de la région, permet de réduire les risques d'épidémie ou d'invasion par un pathogène (Mundt, 2002; Mundt et al., 2002).

Pour mettre en évidence l'impact de l'espèce végétale cultivée sur la diversité microbienne, une approche au champ privilégie l'aspect fonctionnel en montrant que selon la nature de l'espèce végétale cultivée, des microorganismes antagonistes de pathogènes peuvent être sélectionnés (Garbeva et al., 2007). Enfin, le cultivar de maïs cultivé peut également déterminer la diversité au sein de l'espèce *Burkholderia cepacia* (Dalmastri et al., 1999).

Conclusion - La diversité végétale intraspécifique constitue un frein à la propagation des agents phytopathogènes en offrant des obstacles à l'expression de leur virulence, en évitant la constitution d'inoculum primaires trop importants, facteur de risque d'occurrence de mutants contournant les résistances variétales ou résistants aux fongicides. Elle stimule les interactions microbiennes au sein des agents pathogènes, maintenant chacune des populations à des niveaux épidémiques faibles et paradoxalement favorisant ainsi leur diversité, ce qui aboutit à un équilibre favorable à la qualité phytosanitaire des plantes.

Effets de la diversité végétale interspécifique sur les phytopathogènes

La diversité végétale interspécifique réduit significativement la progression des épidémies et l'incidence des maladies. Le programme européen INTERCROP, mené de 2003 à 2005 dans cinq pays (Danemark, Allemagne, Italie, France, Grande-Bretagne), a permis de montrer sur l'ensemble des sites que la diversification interspécifique, par mélange d'espèces annuelles (mélanges testés : pois-orge et

blé-féverole) et en mode de production biologique, permettait de réduire l'incidence des maladies tant des céréales (oïdium) que des légumineuses (anthracnose), en comparaison aux mêmes espèces cultivées seules (Jensen et al., 2006). Des recherches analogues menées dans l'Ouest de la France de 2001 à 2003 ont montré des résultats analogues avec le mélange blé-pois (Corre-Hellou et al., 2004). De façon analogue, des études menées au Danemark de 2001 à 2003, ont montré dans des cultures mélangées à base d'orge et de chacune des trois légumineuses, pois, féverole et lupin, que l'incidence des maladies était réduite de 20 à 40% dans tous les cas par rapport aux mêmes espèces cultivées seules. Dans le cas du lupin, la réduction avoisinait même les 80% pour l'anthracnose (Hauggaard-Nielsen et al., 2008).

Ainsi, toujours au sein d'une même parcelle, il a été montré en verger de pommiers, que des rangées d'arbustes disposées entre les rangées de fruitiers, pouvaient permettre la limitation des épidémies de tavelure par leur simple rôle de barrières physiques à la dispersion aérienne des conidies entre les rangées de pommiers (Sandskar, 2003).

De la même manière qu'une diversité intraspécifique à l'échelle interparcellaire réduit les risques d'épidémie ou d'invasion par un pathogène à l'échelle du paysage voire de la région (Mundt, 2002; Mundt et al., 2002), il est probable, mais apparemment non encore démontré, qu'une diversité interspécifique, permise non seulement par les espèces cultivées mais aussi par les espèces spontanées des infrastructures écologiques (haies, bords de champs, friches, bois...) dès lors qu'elles ne servent pas d'hôtes primaires aux maladies, permette de réduire de la même manière l'incidence de certains pathogènes.

Conclusion - La diversité végétale interspécifique réduit significativement la progression des épidémies et l'incidence des maladies. Plusieurs recherches ont montré que des cultures mélangées, à base de céréales et de légumineuses graminées, permettent de diminuer l'ampleur et la progression des maladies par rapport aux cultures des mêmes espèces seules. Au-delà de la diversité interspécifique cultivée, la diversité des végétaux non cultivés au sein même des parcelles apporte dans certaines conditions les mêmes avantages phytosanitaires. Il n'est pas démontré que cette diversité végétale, lorsqu'elle constitue la trame des infrastructures écologiques, apporte les mêmes avantages aux échelles supérieures (paysage, région), même si cela semble possible.

Bénéfices de la rotation culturale

Mise en évidence de l'effet rotation

L'évaluation des effets d'une culture sur la (ou les) suivante(s), constitue le fondement du choix de la succession des cultures et de la rotation (retour régulier du même motif de succession de cultures sur une parcelle ; Bullock, 1992). La littérature consacrée à ce sujet est extrêmement abondante. Un grand nombre de travaux repose sur une mise en relation directe de la nature du précédent cultural avec le rendement de la culture suivante (e.g. Peterson et al., 1990) ou compare des séries chronologiques de rendements dans des essais de longue durée (e.g. Denison et al., 2004). Si cette approche permet de réaliser des classements moyens des effets d'une culture sur la suivante (voir ci-dessous), les résultats s'avèrent extrêmement contingents de l'année et des conditions de l'expérimentation (pour une culture donnée, type de sol et techniques appliquées ; Porter et al., 1997). Ce type d'approche souffre également du défaut de ne pas permettre l'appréciation de la variabilité temporelle des effets, qui est souvent très importante (Doré, 2000). Le rendement de la culture suivante n'est pas le produit immédiat de la présence du précédent cultural (Wilhelm & Wortmann, 2004).

Ceci étant, il apparaît nettement que, lorsqu'une culture est pratiquée en rotation, son **rendement n'est pas inférieur à celui qu'elle atteint lorsqu'elle est pratiquée en monoculture**. C'est "l'effet rotation" (Karlen et al., 1994). L'importance de cet effet (et dans quelques cas son sens) dépend cependant énormément des conditions de sol, de climat et du type de conduite pratiquée. Dans un très grand nombre de cas, l'utilisation d'engrais de synthèse et de produits phytosanitaires réduit considérablement l'écart entre rendement des cultures en rotation et en monoculture. Durant les années 60-80, un grand nombre d'expérimentations ont en effet montré que l'on pouvait soutenir des rendements élevés en monoculture sur une longue période pour un certain nombre de cultures et tout particulièrement le maïs (e.g. Récamier et al., 1972), le blé (Huet, 1973; Carr et al., 2006), l'orge.

Cependant, même en conditions de culture intensive, le rendement en rotation apparaît souvent supérieur à celui obtenu en monoculture (e.g. Nevens & Reheul, 2001; Lopez-Bellido Garrido & Lopez-Bellido, 2001; Sarvari & El-Hallob, 2006). De fait, l'écart diminue au fur et à mesure que le degré de satisfaction des besoins en éléments minéraux est bien couvert, que la protection contre les bioagresseurs est efficace et que le milieu est riche. Pour une culture donnée, l'effet sur son rendement de son précédent varie fortement selon la nature du précédent. Plusieurs travaux proposent ainsi des classements de l'effet d'une culture sur la suivante, à partir de résultats expérimentaux. Ainsi, Krupinsky et al. (2006) proposent une matrice croisant 10 cultures différentes et comparent l'effet sur le rendement de chaque couple, la diagonale donnant l'effet d'une culture sur elle-même. On observe que, pour une culture donnée, **les effets des précédents sur le rendement sont très variables d'un précédent à l'autre, et qu'en tendance lorsqu'une culture succède à elle-même son rendement est plus faible**. Cette étude, menée dans le Dakota du Nord, fait cependant apparaître que dans un certain nombre de cas le précédent ne joue pas sur le rendement : le tournesol par exemple n'est pas influencé en 1999 par la nature de la culture qui le précède, de même que l'orge ou le blé de printemps. Les effets sont en revanche plus nets en 2000, année où le déficit hydrique et la pression de maladies sont plus marqués. Les auteurs de cette étude proposent un système original de points pour quantifier l'effet du précédent à partir des données de cet essai (Tableau 2.2-3.).

Si l'on peut dégager un effet général de la rotation sur le niveau de rendement moyen, on ne peut en revanche conclure avec certitude sur un **effet à long terme** qui porterait sur une plus grande stabilité du rendement en rotation par rapport à la monoculture. Quelques travaux cependant tendent à montrer que la stabilité du rendement du maïs et du blé est plus élevée lorsque ces cultures sont en rotation (e.g. Ittersum et al., 2000).

Tableau 2.2-3. Effet précédent de neuf cultures sur leurs suivantes. Synthèse des résultats d'un essai mené dans le Wisconsin en 1999 et 2000 (Krupinsky et al., 2006).

Culture précédente	Note de l'effet précédent				Valeur relative de l'effet sur le rendement *			
	Effet négatif		Effet positif		Effet négatif		Effet positif	
	1999	2000	1999	2000	1999	2000	1999	2000
Colza de printemps (<i>Brassica Napus L.</i>)	0	-8	0	0		-52	0	0
Crambé (<i>Crambe abyssinica Hochst</i>)	-1	-4	0	0	-7	-26	0	0
Haricot sec (<i>Phaseolus vulgaris L.</i>)	0	0	0	3	0	0	0	20
Pois protéagineux (<i>Pisum sativum, L.</i>)	0	-1	3	0	0	-7	20	0
Lin (<i>Linum usitatissimum, L.</i>)	-2	-2	0	3	-13	-13	0	20
Carthame (<i>Carthamus tinctorius L.</i>)	-7	0	0	3	-46	0	0	20
Soja (<i>Glycine max., L.</i>)	0	-1	4	2	0	-7	26	13
Tournesol (<i>Helianthus annuus, L.</i>)	0	0	0	6	0	0	0	39
Blé de printemps (<i>Triticum aestivum, L.</i>)	-2	-2	2	0	-13	-13	13	0
Orge de printemps (<i>Hordeum vulgare, L.</i>)	0	-2	3	0	0	-13	20	0

* (100 = moyenne de tous les rendements des cultures suivantes)

Pour une culture donnée, lorsqu'un effet significatif sur la culture suivante a été détecté (par un test de Student sur la différence entre le rendement obtenu par la culture suivante et la moyenne de ses rendements sur l'ensemble de l'essai), la culture est affectée d'une note de +1 (respectivement -1) si l'effet est positif (resp. négatif) avec une probabilité inférieure à 10% et de +2 (resp. -2) pour un effet positif (resp. négatif) significatif à 5%. S'il n'y a pas d'effet la note est 0. Pour chaque culture, ces notes sont ensuite sommées pour les neuf cultures suivantes testées. La valeur relative du rendement est celle de la moyenne des rendements des cultures suivantes pour lesquelles on a détecté un effet, exprimé en valeur relative par rapport à la moyenne des rendements sur l'essai. Exemple : les cultures suivant le colza ont vu leur rendement diminuer en moyenne de 52% en 2000 ; celles suivant le haricot sec augmenter en moyenne de 20% en 1999 et en 2000.

Mécanismes responsables de l'effet précédent

Pour comprendre les relations entre deux cultures qui se suivent, il faut faire l'analyse des effets sur les états du milieu (physique, chimique et biologique) par l'intermédiaire desquels la culture

précédente joue sur la culture suivante, tout en tenant compte des autres opérations de l'itinéraire technique. Les effets de la culture précédente sur celle qui la suit doivent donc être vus comme l'interaction de deux phénomènes (Sebillotte, 1990) : l'effet du précédent cultural sur le milieu cultivé (l'"*effet précédent*") et l'élaboration du rendement de la culture suivante en fonction des états du milieu laissés par le précédent cultural, de l'itinéraire technique et du climat (la "*sensibilité du suivant*"). Un grand nombre de travaux ont donc cherché à comprendre l'effet rotation mentionné ci-dessus, en étudiant les effets sur les états du milieu. Ces derniers sont présentés dans le Tableau 2.2-4., organisé autour des trois composantes de l'état des sols cultivés : physique, chimique et biologique. Dans cette partie sont abordés les effets sur la composante biologique, alors que les effets sur les composantes physique et chimique sont abordés au titre des services intrants (sections 2.2.1.1, 2.2.1.2, 2.2.1.3).

Tableau 2.2-4. Mécanismes sous-tendant les effets agronomiques positifs de la rotation
(d'après Stockdale et al., 2001).

	Effets de la rotation	Références bibliographiques (exemples)
<i>Effets sur la composante biologique de l'état du milieu</i>	Diminution de l'incidence des maladies Diminution de l'incidence des ravageurs Meilleure maîtrise des adventices Accroissement de la diversité biologique (autre que cultivée) Effet allélopathique	Finckh et Wolfe, 1998; Huang Hung Chang et al., 2002 Vidal, 1997; Berkelmans et al., 2003; Chen, 2007 Debaecke & Sebillotte, 1988; Liebman, 1995; Colbach & Debaecke, 1998; Barberi & Lo Cascio, 2000 Altieri & Letourneau, 1982 Liebman & Dyck, 1993
<i>Effets sur la composante physique de l'état du milieu</i>	Préservation et amélioration de la structure du sol Réduction du risque érosif	Balesdent et al., 2000; Boizard et al., 2000 Crowder, 1996; Boller et al., 1997; Jankauskas & Jankauskiene, 2003
<i>Effets sur la composante chimique de l'état du milieu cultivé</i>	Meilleure utilisation de la réserve en eau Meilleure efficacité d'utilisation des éléments minéraux Enrichissement en azote grâce aux légumineuses Accroissement du stock d'humus et diversification des types de MOS Limitation des pertes d'azote par lixiviation	Roder et al., 1989 Sadler & Turner, 1994 Van Noordwijk et al., 1996 Lopez-Bellido Garrido & Lopez-Bellido, 2001; Soon & Arshad, 2004 Stopes et al., 1995 ; Kass et al., 1997 Hussain et al., 1988; Kay et al., 1988 Karlen & Sharpley, 1994

Effets sur la composante biologique du champ cultivé. La rotation est un élément fondamental de la mise en place d'une **stratégie de lutte intégrée**. Un grand nombre de travaux supportent l'idée émise par Francis et Clegg (1990) affirmant que plus la diversité des cultures est importante dans la rotation, meilleur sera le contrôle des bioagresseurs par voie non chimique. Cet effet sur les bioagresseurs passe par de multiples mécanismes (voir sections précédentes Effets de la diversité végétale sur l'herbivorie par les invertébrés et Effets de la diversité végétale sur les phytopathogènes). Ceci étant, la rotation ne permet pas de contrôler tous les ennemis des cultures (Bullock, 1992). Ceux qui sont les plus efficacement contrôlés sont ceux dont l'inoculum provient de la parcelle elle-même : les principales cibles sont donc les nématodes (Chen, 2007) et les champignons pathogènes du sol lorsqu'ils n'ont pas de phase de dissémination aérienne dans leur cycle (Huang Hung Chang et al., 2002). Ainsi, outre l'impact sur la nutrition de la plante, la modification de la structure et de la diversité de la microflore microbienne peut avoir un effet bioprotecteur pour la plante vis-à-vis de bioagresseurs phytopathogènes. Ainsi, un plus grand nombre de microorganismes antagonistes de *Rhizoctonia solani* AG3 (pathogène de la pomme de terre) a été mis en évidence sous une culture de maïs ou de prairie temporaire comparées à des cultures d'orge ou d'avoine (Garbeva et al., 2007), ce qui peut être

déterminant dans le choix des rotations. Un contre exemple intéressant est celui donné par la culture du blé en absence de traitement phytosanitaire. Durant les quatre premières années de monoculture, les dégâts occasionnés par les attaques dues au champignon phytopathogène *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* conduisent à un piétin échaudage particulièrement dommageable, puis dans les années suivantes, la gravité de la maladie diminue significativement. L'explication est liée à la sélection au niveau des nécroses racinaires du blé, de bactéries du genre *Pseudomonas*, productrices d'un métabolite, le 2,4-diacetylphloroglucinol auquel le champignon est sensible. L'interruption de la monoculture de blé arrête la sélection de ces bactéries et ramène à une situation permissive pour la maladie (Raaijmakers & Weller 1998; Weller et al., 2002).

Enfin, diversifier les cultures dans la succession accroît la diversité des auxiliaires et donc les possibilités de régulation de populations d'ennemis des cultures par voie naturelle (Altieri & Letourneau, 1982). La rotation permet d'alterner des cultures qui ont différents niveaux de compétitivité à l'égard des adventices, elle permet de ménager des périodes d'interculture plus ou moins longues et différemment placées dans le temps, ce qui laisse la possibilité de lutter mécaniquement contre les différentes espèces de mauvaises herbes. Elle autorise enfin l'utilisation d'une plus grande variété de produits herbicides, ce qui limite les risques d'apparition de résistances, élargit le spectre des espèces adventices visées. Cet intérêt d'utiliser la rotation des cultures pour lutter contre les adventices prend une importance croissante dans le cadre de la généralisation des techniques simplifiées de travail du sol.

Mais l'un des effets suspectés le moins connu et relativement peu étudié, est celui de l'**allélopathie**. Cet effet intervient en particulier lorsque les résidus enfouis d'une culture libèrent des substances dans le sol qui affectent la croissance de la culture suivante, ou celle des adventices, ou qui sont toxiques pour un certain nombre d'agents pathogènes (Duke et al., 2005). Ainsi, les Brassicacées par exemple, sont des plantes qui libèrent des glucosinolates qui, dans le sol, se transforment en isothiocyanates, molécules toxiques pour le rhizoctone brun ou le piétin échaudage (Smith et al., 2004; Reau et al., 2005). Cependant, ces effets ont rarement été mis en évidence au champ et l'essentiel des travaux porte sur des expérimentations en laboratoire (boîtes de Pétri, serres) difficilement transposables en règles de décision pour les systèmes de culture (Inderjit Dakshini, 1995). En particulier, au champ, l'effet allélopathique va dépendre de l'activité des microorganismes qui dégradent les produits ou des liens qui s'établissent entre ceux-ci et la matière organique du sol.

Conclusion - L'effet rotation existe, et passe par de nombreux mécanismes agissant sur l'ensemble des caractéristiques du champ cultivé. L'analyse bibliographique conduit à conclure sur les points suivants :

- 1. Introduire de la diversité dans la succession des cultures permet d'atteindre des rendements au moins aussi élevés que, toutes choses égales par ailleurs, la conduite en monoculture. C'est l'effet rotation. Les situations dans lesquelles on n'observe pas de différence de rendement correspondent à des systèmes de culture très intensifs, pour lesquels les effets positifs de la rotation sont remplacés par l'emploi de fertilisants et de produits pesticides. Certaines cultures se prêtent mieux à la monoculture que d'autres (maïs, blé d'hiver).*
- 2. Cet effet, extrêmement variable suivant les conditions de milieu, les conditions de culture, les climats, ne peut être quantifié. Il est cependant d'autant plus important que le milieu est pauvre et/ou que le niveau d'apport d'intrants est faible. De même il dépend beaucoup du mode de travail du sol pratiqué. Actuellement, on note un regain d'intérêt pour les travaux sur l'effet de la rotation qui revisitent des résultats établis dans un contexte d'agriculture conventionnelle avec labour en les reconduisant dans un contexte de non labour.*
- 3. En revanche, on ne peut conclure nettement sur une plus grande stabilité des rendements sur le long terme, ou sur une meilleure résistance face aux impacts du changement climatique lorsque la rotation est plus diversifiée. Cependant, l'analyse des effets de la rotation sur les états du milieu (voir ci-dessous) laisse à penser que ceux-ci conduisent à créer un état du milieu cultivé qui lui permette de mieux faire face à des stress biotiques ou abiotiques.*

4. *Même en conditions d'agriculture conventionnelle, on observe, dans un grand nombre de situations, un effet rotation. Celui-ci peut être attribué à l'impact positif de la diversification des cultures de la succession sur les différentes composantes de l'état des sols cultivés. Suivant le type de succession pratiquée, on relève un accroissement des réserves en éléments minéraux et une meilleure efficacité de leur utilisation, une meilleure préservation et utilisation de la ressource en eau, un accroissement de l'activité biologique et de la biodiversité, de meilleures conditions de maîtrise des bioagresseurs, une amélioration de la structure du sol.*
5. *Sur un plan scientifique, il est extrêmement difficile d'étudier l'effet strict de la rotation indépendamment des autres techniques ; en pratique la plupart des études abordent l'effet de la rotation en interaction avec d'autres techniques (fertilisation et/ou travail du sol, en général).*

Effets de la faune sauvage utilisant l'agroécosystème

Du fait de la disparition des écosystèmes ouverts, de nombreuses espèces utilisent l'agroécosystème comme refuge pour se nourrir ou se reproduire. La nécessité de respecter la biodiversité de ces espèces et la réduction des intrants se traduisent par une remontée de la densité de certaines populations sans que les habitats originels aient pour autant été restaurés. Des densités trop importantes de ces animaux protégés (grande outarde, *Pescador peris* ; cervidés, Putnam & Moore, 1998) peuvent occasionner des dégâts plus ou moins acceptés par les agriculteurs. Les perturbations du sol par les rongeurs (p.ex. campagnols³) ou les sangliers sont problématiques pour l'exploitation des prairies (notamment pour la fauche), et peuvent mener à une perte de production animale bien que celle-ci ne soit pas forcément proportionnelle à la surface concernée (Derner et al., 2007). Les problèmes peuvent être plus importants quand il s'agit d'animaux s'attaquant directement aux récoltes suite à la réduction de l'utilisation des rodenticides (souris domestique, Brown et al., 2007 ; campagnols terrestres, Quere et al., 1999).

Conclusion - Certaines espèces utilisant les agroécosystèmes comme habitat peuvent causer des pertes de production plus ou moins acceptables pour les agriculteurs.

Diversité du paysage

La diversité des paysages peut améliorer la stabilité de la production, directement via ses effets sur les différents services intrants (voir 2.2.1), et indirectement via ses effets sur les organismes impliqués dans les services intrants ou la stabilité de la production primaire (avec l'incertitude pour l'instant des effets directs de la diversité des paysages sur les ravageurs, effets ne passant donc pas par les auxiliaires des cultures ; voir Chapitre 1).

Une plus forte complexité du paysage, avec des structures linéaires (par ex. haies ou bordures enherbées), des parcelles de petite taille, et l'existence de couverts de piégeage des sédiments (prairies permanentes, formations boisées), permet de limiter la perte de sol à l'échelle du bassin versant. La diversité du paysage, et notamment de sa composante boisée (y compris les haies), est aussi un élément important à gérer pour maîtriser la ressource en eau pour la production agricole. La structure du paysage dans lequel chaque parcelle est incluse influence l'occurrence et l'intensité de la prédation exercée sur les graines d'adventices, les paysages complexes permettant une meilleure expression de ce service. La structure spatiale des paysages, et en particulier ses effets sur la disponibilité en graines des espèces invasives (pression de propagules) et sur leur dissémination, influent aussi sur l'abondance des adventices et sur l'invasion par les espèces exotiques. La diversification des productions végétales à l'échelle du paysage peut également s'organiser de manière efficace pour atteindre différents objectifs tels que la protection contre les bioagresseurs et la gestion durable des résistances variétales.

³ Les pertes à la récolte peuvent atteindre jusqu'à 6 tonnes de foin sec par hectare. Il y a également une forte diminution de la qualité des fourrages (terre dans les ensilages avec tous les problèmes que cela engendre : mauvaise fermentation, formation de toxine (acide butyrique), refus de l'ensilage par le bétail...) et une usure anormale des outils de fauche et de ramassage. De plus, la destruction du couvert végétal favorise l'apparition d'adventices. Dans les vergers, les dégâts peuvent aller jusqu'au dépérissement de 80% des jeunes arbres.

(Source : http://agriculture.wallonie.be/apps/spip_wolwin/IMG/pdf/DegatsRongeursPrairiesPermanentes.pdf)

Enfin, la diversité des paysages peut jouer un rôle important pour la santé des animaux car les paysages diversifiés offrent des abris dont la présence améliore leur santé et donc leur productivité.

Conclusion - La diversité du paysage, et notamment son hétérogénéité spatiale et sa composante boisée (y compris les haies), jouent un rôle important pour la stabilité de la production, directement via ses effets sur les différents services intrants et indirectement via ses effets sur les organismes impliqués dans les services intrants ou la stabilité de la production primaire.

Effets de la diversité spatiale des paysages sur le contrôle des bioagresseurs par leurs ennemis naturels

La composition et la structure des paysages (respectivement la nature des patches d'habitats, et leurs surfaces, leur arrangement spatial et le degré de connectivité entre eux) déterminent en partie les processus écologiques qui s'y déroulent et donc la structure et la composition des communautés d'arthropodes, dont les auxiliaires des cultures, de toute parcelle agricole. Ainsi, les parcelles de paysages complexes hébergent davantage d'espèces et d'individus d'arthropodes auxiliaires et sont de ce fait le siège de régulations biologiques plus intenses des ravageurs. Toutefois, toutes les espèces ne réagissent pas de la même façon à la fragmentation et donc à l'isolement des patches d'habitats.

Effets de la diversité spatiale des paysages sur la répression des réseaux bitrophiques

Cette question des effets du degré d'hétérogénéité des paysages sur les relations ascendantes directes entre ravageurs et cultures (donc équivalent à l'échelle paysage de ce que prédit l'hypothèse de la concentration des ressources à l'échelle de la parcelle ou de la plante), n'a pas fait l'objet de travaux spécifiques, probablement parce que cette question ne peut être dissociée de l'effet du paysage sur les auxiliaires et de leur action, ce qui correspond à l'approche descendante du contrôle des ravageurs (voir 2.2.1.6.). Il est très probable que ce type de recherche ne puisse jamais être fait en situation réelle, i.e. autrement que par modélisation, car il faudrait en effet pouvoir exclure les auxiliaires de paysages entiers, afin de voir les seuls effets de leur degré d'hétérogénéité sur les ravageurs.

Conclusion générale

*Les activités de tout un ensemble d'organismes contribuant (au moins de manière quantitative) à l'agrobiodiversité (adventices, ravageurs, phytopathogènes, faune sauvage) causent des **dommages à la production agricole sur le court terme**. Ces dommages ne peuvent être qu'indirectement chiffrés (achat de pesticides, nombre de journées travaillées, remboursement des dégâts de gibier) (voir p.ex. Silvy, 1999; Pimentel et al., 2005). L'objectif de l'agriculture conventionnelle est de les réduire par les pratiques de travail du sol et par l'utilisation de pesticides. Néanmoins, le maintien au sein des cultures de la diversité végétale, intra- ou inter-spécifique, à plusieurs échelles spatio-temporelles, peut réduire ces dommages.*

(b) Stabilité de la production face aux sources de variation abiotiques

Diversité végétale et stabilité interannuelle de la production des prairies

Selon l'hypothèse d'assurance (Loreau & Yachi, 1999), ou hypothèse du portefeuille boursier (Tilman et al., 1998), les fluctuations de rendement sont plus faibles dans une communauté végétale plus diverse que dans une communauté moins diverse ou une culture monospécifique. Ceci est dû au fait que différentes espèces (ou génotypes) ont des réponses différentes aux fluctuations interannuelles des conditions du milieu : une année humide le rendement sera dominé par les espèces (génotypes) plus productives en conditions humides, alors qu'une année sèche le rendement sera dominé par les espèces (génotypes) tolérants à la sécheresse. Ce phénomène d'amortissement des variations entre espèces ne peut pas fonctionner si certains groupes de réponse sont absents, un événement dont la probabilité est moindre dans des communautés plus diverses. Il est aussi mécaniquement associé à une augmentation de la variabilité de la production des espèces individuelles (Cottingham et al., 2001; Chesson et al., 2002), ce qui signifie qu'il peut être avantageux sur la globalité, mais défavorable si on s'intéresse à

maintenir le rendement ou l'abondance d'une espèce particulière (Sankaran & McNaughton, 1999; van Ruijven & Berendse, 2007 ; voir une excellente revue par Muradian, 2001).

Au-delà de ce raisonnement basé sur une bibliographie théorique relativement abondante, et qui a fondé de nombreux discours sur la valeur de la biodiversité pour l'agriculture (voir les revues de Swift, et al. 2004, Jackson et al. 2007), les preuves empiriques d'une augmentation de la stabilité du rendement pour des cultures plus diverses sont étonnamment limitées (Balvanera et al., 2006, n'ont pu recenser que dix études). Il n'y a pas non plus consensus entre études puisque l'on a autant de résultats soutenant cette hypothèse (Frank & McNaughton, 1991; Tilman & Downing, 1994; Naeem et al., 1995; Tilman, 1996; McNaughton, 1997; Craine et al., 2003; Pfisterer et al., 2004; Caldeira et al., 2005; Tilman et al., 2006; van Ruijven & Berendse, 2007), que de résultats contradictoires (Lepš et al., 1982; Pfisterer & Schmid, 2002; Kennedy et al., 2003; van Peer et al., 2004) ou non significatifs (Dodd et al., 1994; Wardle et al., 1999; Wardle et al., 2000; Valone & Hoffman, 2003). Leur interprétation fait débat parce que : (i) dans les communautés synthétiques la stabilité de mélanges riches en espèces peut résulter d'effets d'échantillonnage (effets d'espèces particulières dominantes et très productives) ; (ii) dans les communautés naturelles d'autres facteurs tels que la fertilité peuvent masquer les effets de la diversité ; (iii) la structure de dominance des communautés naturelles, avec des espèces très dominantes et une multitude d'espèces à faible abondance est contradictoire avec le mécanisme de compensation entre fluctuations d'abondances de différentes espèces (Cottingham et al., 2001; Loreau et al., 2001; Naeem, 2002; Wardle & Grime, 2003; Lepš, 2004).

Une des raisons avancées pour expliquer l'observation d'une relation négative entre richesse spécifique et stabilité interannuelle de la productivité de communautés de prairies expérimentales est qu'il y aurait un compromis entre accroissement de la production moyenne par la richesse spécifique et stabilité du rendement (Pfisterer & Schmid, 2002). De plus, des écueils méthodologiques entravent l'interprétation *a posteriori* du peu de résultats disponibles. La stabilité du rendement est souvent mesurée en termes relatifs en divisant la moyenne par l'écart standard (Collins, 1995; Tilman et al., 2006) : une variation de 1000 à 600 g de foin par m² est considéré aussi stable qu'une variation de 500 à 300 g. Ainsi, en valeur absolue, les mélanges d'espèces les plus productifs pourraient apparaître comme moins stables que les cultures monospécifiques moins productives.

Les systèmes expérimentaux plus divers, en particulier lorsqu'ils ont des rendements élevés, tendent à être moins stables en réponses aux stress brutaux tels qu'un réchauffement ou une sécheresse (Kennedy et al., 2003; van Peer et al., 2004; Caldeira et al., 2005; Pfisterer et al., 2005). Des prairies naturelles à diversité élevée dans lesquelles l'efficacité de la production est faible peuvent répondre à la sécheresse par une augmentation de la croissance racinaire, une réponse qui n'a pas été observée pour des prairies moins diverses (Kahmen et al., 2005). En région semi-aride il a aussi été observé que la redondance fonctionnelle entre espèces (présence de plusieurs espèces ayant les mêmes traits fonctionnels liés à la productivité primaire, par exemple la surface spécifique des feuilles) permettrait le maintien de la productivité des parcours malgré de fortes perturbations de la composition botanique par le pâturage (Walker et al., 1999). La composition fonctionnelle, plutôt que la richesse fonctionnelle peut aussi expliquer la réponse de la production (et d'autres propriétés des écosystèmes) à des événements climatiques extrêmes (MacGillivray et al., 1995; Wardle et al., 2000; Wardle & Grime, 2003). Par exemple, si la plus forte productivité de communautés plus riches en espèces ou en groupes fonctionnels résulte de l'abondance des légumineuses, cet effet sera accompagné d'une plus forte vulnérabilité à la sécheresse (Wardle & Grime, 2003).

Conclusion - Bien que théoriquement on attende que la diversité spécifique, fonctionnelle et génétique des communautés végétales garantisse une meilleure stabilité des rendements, les études empiriques et en particulier expérimentales sont étonnamment pauvres sur le sujet, et les résultats ne sont ni uniformes ni ne font l'unanimité dans leur interprétation. Si dans un certain nombre d'études on observe bien une plus grande stabilité interannuelle de la production due au fait que la productivité de différentes espèces fluctue de manière asynchrone, ce n'est pas toujours le cas, et en particulier lorsqu'on analyse la réponse à des événements climatiques particuliers, comme une sécheresse. La composition fonctionnelle pourrait jouer un rôle plus important que la diversité quantitative dans la stabilité de la production.

Diversité végétale et stabilité de la production face aux changements globaux

Il n'est pas clair que de faibles fluctuations interannuelles de rendement résultant d'une diversité élevée (lorsque c'est le cas) aient une valeur prédictive de la stabilité face aux différentes formes de changement environnemental (événements extrêmes ou changement directionnel). Les systèmes plus diversifiés sont certes plus stables face aux invasions (voir 2.2.1.7), mais ils ont aussi tendance à subir des pertes de rendement plus faibles par herbivorie (cf. supra – stabilité à l'intérieur d'une saison) et à répondre moins fortement à la fertilisation (voir 2.4.1.1. et 2.4.3.1).

Seules quelques études ont réalisé des manipulations expérimentales simultanées de la diversité végétale et de facteurs de changement global. Ces études ont montré une plus forte réponse à l'augmentation de CO₂ atmosphérique et/ou à la fertilisation de la productivité de mélanges plus riches en espèces ou en groupes fonctionnels que de mélanges simplifiés (Niklaus et al., 2001; Reich et al., 2001; He et al., 2002), bien que l'amplitude de ces différences soit variable entre les trois sites où ces expériences ont été conduites (prairie américaine, prairie calcaire en Suisse et friche méditerranéenne ; Potvin et al., 2007). Cette réponse est donc *a priori* opposée à la plus forte résistance de la productivité de mélanges plus riches en espèces à des changements climatiques expérimentaux (cf. supra). Ceci peut être expliqué par le fait que la diversité végétale est elle-même modifiée par les facteurs de changement global (CO₂, température, sécheresse, déposition d'azote), si bien que les effets de ces facteurs sur la productivité pourraient passer par leurs effets sur la diversité, non seulement quantitative mais en termes de composition spécifique (voir Craine et al., 2003) et fonctionnelle (Soussana et al., 2005). Par exemple, la déposition d'azote tend à éliminer les légumineuses fixatrices d'azote et les graminées pérennes (méta-analyse de Suding et al., 2005). Or les légumineuses jouent un rôle clé dans la productivité des prairies diversifiées ou en culture associée, donc le résultat net de la déposition d'azote résulterait de l'effet positif de cette fertilisation et de l'effet négatif de la perte des légumineuses. Néanmoins, dans le cas des agrosystèmes la biodiversité pourrait être gérée de manière à éviter des modifications en réponse aux changements globaux et maintenir les niveaux de production. Par exemple, la fertilisation de prairies peut permettre de mitiger les effets de l'augmentation de CO₂ (Soussana & Lüscher, 2007).

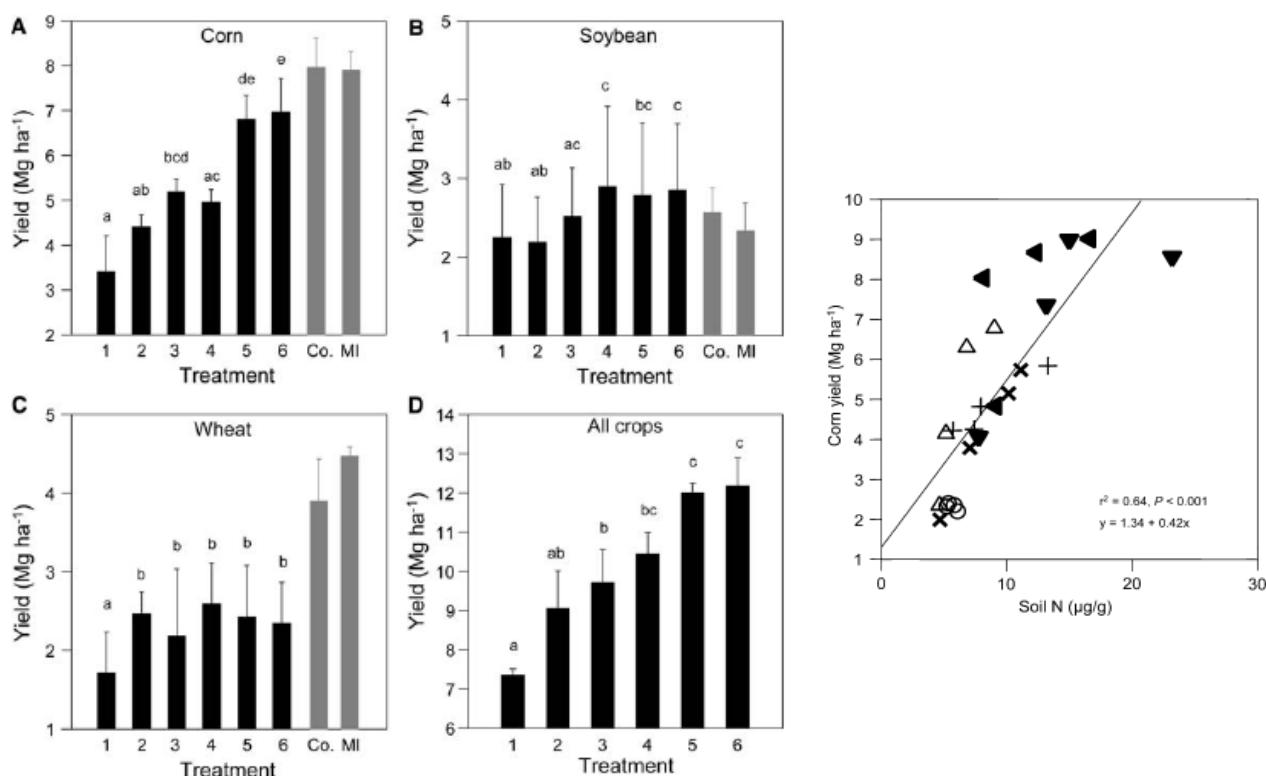
Conclusion - Les données existantes ne permettent pas de prédire si une diversité plus élevée des communautés végétales devrait permettre une meilleure stabilité, voire une augmentation (pour la fertilisation en CO₂ et en azote) de la production en réponse aux changements globaux. Les effets nets des facteurs de changement global seront un compromis entre leurs effets directs sur la productivité (par ex. fertilisation par le CO₂ ou l'azote, diminution par la sécheresse), en interaction avec la gestion, et leurs effets indirects via les modifications de diversité des communautés, en particulier les changements de composition spécifique et fonctionnelle.

Diversité végétale et stabilité de la production des cultures

L'utilisation des **rotations culturales** et des **cultures de couverture ou intermédiaires** permet une amélioration du rendement à long terme via une amélioration de la nutrition minérale, en particulier azotée, des propriétés mécaniques des sols, et de l'alimentation hydrique. Ces aspects sont traités en détail au titre des services intrants (2.2.1.1, 2.2.1.2, 2.2.1.3 ; voir aussi Tableau 2.2-4. Mécanismes sous-tendant les effets agronomiques positifs de la rotation). Pour résumer, la rotation permet de jouer sur l'identité des cultures successives via l'architecture de leur système racinaire et leur phénologie pour améliorer l'accès à la ressource en eau, la structure du sol et réduire le risque érosif à l'échelle de la parcelle et du bassin versant. La rotation offre la possibilité d'améliorer la stabilisation de la matière organique du sol par l'accroissement de l'activité biologique sous l'effet de la complémentarité fonctionnelle entre espèces ayant des systèmes racinaires différents (notamment culture-prairie ou culture-jachère). Ceci permet un accroissement du stock d'humus et une diversification des types de matière organique. L'introduction dans la rotation de légumineuses en culture principale ou intermédiaire augmente la ressource azotée disponible sur le long terme, bien que cet effet soit très variable. La rotation permet une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote (et des autres éléments minéraux) grâce à la complémentarité temporelle (au sein de l'année ou entre années) et fonctionnelle (par ex. différences de systèmes d'enracinement) entre cultures pour leurs prélèvements d'azote.

Enfin, elle permet de limiter les pertes par lixiviation via l'utilisation complémentaire de la ressource azotée entre espèces ayant des profondeurs d'enracinement différentes.

L'effet combiné d'une rotation diversifiée et de cultures intermédiaires (intercultures) peut avoir un fort impact sur le rendement des cultures puisque à l'effet nature du précédent, s'ajoute celui du nombre d'espèces entrant dans la rotation (cultures de vente et intercultures), tous deux jouant un rôle important dans l'établissement du rendement d'une culture. Ainsi, Smith et al. (2008) ont-ils montré, dans un système rotationnel expérimental conduit dans le Michigan (USA) sur trois ans, en l'absence de fertilisation et de traitements phytosanitaires, et où la seule variable manipulée est le nombre d'espèces dans la rotation, que les rendements des trois cultures étudiées (maïs, blé d'hiver, soja) sont significativement plus importants en rotation diversifiée qu'en monoculture. Les rendements de maïs obtenus dans les rotations les plus diverses (trois cultures de vente plus trois intercultures, traitement 6 sur les histogrammes) furent plus de 100% plus élevés qu'en monoculture continue de même qu'ils furent statistiquement équivalents à ceux obtenus dans la région (Mi = moyenne du Michigan) avec apports de fertilisants et de pesticides. Ils se sont également avérés être fortement et positivement corrélés au nombre de légumineuses (cultures et intercultures) incluses dans la rotation. Les cultures de blé d'hiver et de soja ont quant à elles montré des augmentations plus faibles des rendements par rapport à leur monoculture (respectivement 53% et 32% d'augmentation entre les traitements 1 et 6), une faible corrélation avec le degré de diversité de la rotation, et des rendements statistiquement équivalents à ceux obtenus dans la région pour le soja mais inférieurs pour le blé (Smith, Gross et al., 2008 ; Figures 2.2-19. et 2.2-20.).



Figures 2.2-19. et 2.2-20. (à droite). La diversité des cultures utilisées en rotation peut augmenter le rendement pour des cultures (histogrammes de gauche) non fertilisées et sans pesticides, notamment en améliorant la disponibilité en azote du sol. D'après les auteurs de cette étude (Smith, Gross et al., 2008), la réponse particulièrement marquée du rendement du maïs à la diversité de cultures dans la rotation et à la présence de cultures intermédiaires s'explique principalement par une meilleure offre en azote du sol. La présence de légumineuses dans le système est donc déterminante.

En noir, variations du rendement moyen sur 3 ans d'un système expérimental de grandes cultures dans le Michigan (USA) en fonction du nombre d'espèces utilisées dans la rotation sur trois ans, incluant trois cultures maïs, blé et soja, ainsi que trois espèces de plantes en interculture (*Trifolium pratense*, *T. incarnatum* et *Secale cereale*). En gris sont présentés les rendements moyens obtenus dans les exploitations agricoles du district où l'expérience a eu lieu (graphique de droite).

Des expérimentations agronomiques analogues rapportent des niveaux de rendements en maïs de même ordre (Poudel et al., 2002; Pimentel et al., 2005; Smith & Gross, 2006) ou légèrement inférieurs (de moins de 10% ; Porter et al., 2003) dans des systèmes biologiques diversifiés ou à bas intrants comparés à des systèmes conventionnels.

Le recours à des **cultures en mélange** permet quant à lui d'exploiter la diversité végétale dans l'espace : deux ou plusieurs espèces sont cultivées simultanément. Les preuves d'une meilleure stabilité interannuelle de la production des cultures sont peu nombreuses mais, par le biais des mêmes mécanismes de complémentarité entre espèces, les bénéfices retirés des mélanges culturels, tout au moins en situation de ressource azotée limitée, semblent les mêmes. Ainsi, le programme européen INTERCROP, mené de 2003 à 2005 dans cinq pays (Danemark, Allemagne, Italie, France, Grande-Bretagne), a permis de mesurer en mode de production biologique et en zone tempérée où il manquait des références, l'intérêt de cultures annuelles en mélange à base de céréales et légumineuses pour la stabilité des rendements. Les associations testées, à savoir pois-orge et blé-féverole, même si elles ont montré des variations importantes, ont néanmoins globalement montré une meilleure stabilité interannuelle du rendement que les mêmes espèces en culture pure (Jensen et al., 2006; Hauggaard-Nielsen et al., 2008).

Néanmoins, pour l'agronome, les travaux d'écologie tendant à montrer que la stabilité est plus grande lorsque la diversité spécifique est élevée souffrent du défaut de ne pas prendre en compte les possibilités offertes par le pilotage opéré par l'agriculteur. En effet, il semblerait qu'en intervenant à bon escient, l'agriculteur puisse rendre stable des mélanges d'espèces qui, spontanément, ne le seraient pas (Dupraz, 2001). Ainsi le contrôle mécanique d'un enherbement peut permettre d'atténuer la compétition pour l'eau pendant la période de déficit important. Là encore, les données expérimentales sont trop peu nombreuses pour que l'on puisse conclure.

En **prairie temporaire** tempérée l'utilisation de **cultures associées** permet une augmentation de la stabilité des rendements, en particulier dans les systèmes à forte variabilité climatique et/ou avec de faibles intrants (revue par Anil et al., 1998). Les mécanismes sont essentiellement les mêmes que ceux évoqués pour les rotations culturales.

De la même manière qu'on attend une stabilisation de la production des cultures par la diversité spécifique, il a été postulé que la **diversité génétique** augmenterait la stabilité des rendements (Norberg, 2001). Utilisant des données économétriques et de pratiques culturales de la région méditerranéenne, deux études ont montré que les **mélanges variétaux** pouvaient assurer une meilleure stabilité interannuelle dans la productivité primaire de cultures de blé (Di Falco & Chavas, 2006; Di Falco et al., 2007). Cependant, cet effet positif ne semble exister que dans des systèmes à faibles niveaux d'intrants (pesticides notamment) et surtout pour les couverts présentant de très hauts niveaux de diversité variétales (jusqu'à dix variétés différentes).

Conclusion - Dans le cadre des cultures annuelles ou des prairies temporaires, la diversification spécifique ou génétique dans le temps (rotation, cultures de couverture, culture intermédiaires) ou au sein d'une même parcelle (culture associée, mélange variétal diversifié) permet d'augmenter la stabilité de la production primaire au cours du temps sous l'effet de la diversification des traits fonctionnels, en particulier l'architecture racinaire, la phénologie et la capacité de fixation d'azote (légumineuses).

Intérêt de la diversification au niveau de l'exploitation pour la production fourragère

Cette section concerne les travaux conduits au niveau des exploitations agricoles qui ont évalué le rôle de la diversité fourragère pour sécuriser les systèmes d'alimentation des herbivores domestiques notamment vis-à-vis des aléas climatiques et de leur effet sur la variabilité interannuelle de l'offre fourragère.

Différents travaux sur les élevages extensifs ont montré qu'une des clefs de leur réussite réside dans l'utilisation des ressources produites sur des prairies semi-naturelles voire des parcours, peu exigeants en consommations intermédiaires et en charge de mécanisation. Une des difficultés auxquelles sont confrontés ces élevages réside dans la prédictibilité généralement faible de ces ressources à la fois du

point de vue de leur quantité et de leur qualité. Cette caractéristique découle de leur sensibilité aux aléas climatiques et de la diversité des types de prairies. La diversité des types de prairies résulte des caractéristiques intrinsèques des parcelles (hydromorphie, exposition, portance, accessibilité au matériel, distance au siège de l'exploitation...) et agronomiques (fertilité, précocité, types de végétation). Ces caractéristiques influencent les modes d'utilisation car elles conditionnent la possibilité de différents usages (fauche, pâturage) à différentes périodes (Tichit et al., 2008). Les variations de fertilité des sols et les modes d'utilisation sont à l'origine de variations importantes de rendement et de qualité des fourrages qui globalement induisent qu'il n'y a jamais deux prairies totalement comparables (Duru & Gibon, 1988; Tichit et al., 2005).

Diversité et sécurisation du système fourrager

Les variations intra et interannuelles du climat peuvent entraîner un déficit de l'offre fourragère ou au contraire à certaines périodes des excédents difficiles à maîtriser. La sécurisation du système fourrager face aux variations climatiques étant un élément central pour la performance des élevages extensifs, différents travaux ont cherché à évaluer si une diversité de ressources permettait de tamponner la variabilité de l'offre fourragère. Ces travaux ont montré que pour sécuriser leur système fourrager, les éleveurs disposent de plusieurs leviers, tous en lien, direct ou indirect, avec les modes d'utilisation de leur territoire et la diversité de ressources disponibles pour alimenter leur troupeaux (Dedieu et al., 2008; Dobremez et al., 2008). Ces leviers de régulation de la variabilité de la production fourragère concernent, simultanément ou non : (i) les régulations et reports de l'offre de fourrages (via les dates et dimensionnement de la surface de fauche) ; (ii) la réduction de la demande du troupeau (sevrage des jeunes et rentrée en stabulation de lots d'animaux), (iii) l'augmentation de l'offre alimentaire (via les achats de foin), (iv) les reports de ressources d'une période à l'autre, (v) l'adaptation de la pression de pâturage au cours du temps pour garantir le maintien de l'adéquation entre offre végétale et besoins animaux.

La manière dont les éleveurs utilisent ces leviers pour gérer ressources fourragères et troupeau a donné lieu à des travaux basés sur le concept de stratégie d'alimentation (Guérin et al., 1994; Léger et al., 2000; Moulin et al., 2001). Ce concept décrit l'organisation par l'éleveur de la campagne en deux séries chronologiques liées, déterminées par la "demande animale" (successions de séquences liées à la physiologie ; à la conduite ; à la possibilité de mobiliser ou à l'obligation de reconstituer des réserves corporelles définissant un schéma d'allotement) et par "l'offre alimentaire" (successions de séquences liées à la quantité et la qualité des ressources disponibles au pâturage et à la quantité et à la qualité des stocks fourragers et des concentrés disponibles). Ces approches ont montré que les sécurités d'un système d'alimentation dépendent d'une diversité de ressources mobilisées par le troupeau à différentes périodes. Ainsi des ressources très diversifiées telles que des parcours peuvent permettre de remplir différentes fonctions clés pour l'alimentation des troupeaux, notamment en assurant des stocks pour des périodes critiques et en fournissant une flexibilité pour les séquences de pâturage (Bellon & Guérin, 1992; Girard et al., 2001). Sur des ressources, qualitativement moins diversifiées, les modes de conduite (périodes et taux d'utilisation de l'herbe) permettent de générer une diversité de ressources alimentaires pour différents lots d'animaux et les sécurités dépendent alors des surfaces tampons qui peuvent être affectées à différents usages (pâturage, ensilage..) en fonction des excédents ou déficit observés (Coleno & Duru, 1998).

Plus récemment, des travaux conduits dans le Massif Central ont mis en évidence l'intérêt de la diversité des types de prairies pour la sécurisation des systèmes fourragers (Andrieu, Josien et al., 2007; Andrieu, Poix et al., 2007; Andrieu et al., 2008). Les types de prairies renvoient à la fois aux types de végétation définis sur la base de leur valeur agronomique ainsi qu'aux caractéristiques intrinsèques non modifiables des parcelles. L'altitude, l'exposition, la profondeur et la texture du sol, de même que le type de végétation, influent la production de biomasse de chaque parcelle, son accessibilité (la portance) et sa précocité. Ces auteurs ont évalué via la modélisation si la prise en compte de ces caractéristiques pour l'allocation des parcelles aux différents usages (pâturage, fauche, ensilage...) influence l'offre fourragère. Ils ont également analysé pour un usage donné, l'effet de l'ordre d'utilisation de parcelles présentant des caractéristiques différentes sur l'offre globale de fourrages au cours de la campagne. Les résultats ont permis de montrer que les modes de gestion de cette diversité agissent positivement sur les performances du système fourrager. Sur la base de la

simulation de 11 années climatiques, il apparaît que le bilan fourrager obtenu est meilleur lorsque la diversité des prairies est intégrée dans la stratégie de l'éleveur (Tableau 2.2-5.), notamment grâce à des récoltes moyennes plus importantes, des distributions au pâturage moindres et une amélioration de la qualité du foin récolté (Andrieu et al., 2008). Les simulations montrent toutefois que la diversité des types de prairies ne permet pas de diminuer la variabilité interannuelle de la production (Figure 2.2-21.). Ces résultats soulignent l'intérêt de la diversité des types de végétations pour sécuriser le système d'alimentation même si cette sécurisation ne provient pas d'une diminution des effets de la variabilité climatique mais de la capacité à créer des reports de stocks permettant de tamponner soit la variabilité du besoin hivernal en fourrage soit une production insuffisante l'année suivante.

Tableau 2.2-5. Comparaison des effets des stratégies de prise en compte de la diversité sur le bilan fourrager. *L'indicateur synthétique correspond à l'agrégation de plusieurs indicateurs et décrit le prélèvement de biomasse permis par une stratégie donnée. (Andrieu, Coleno et al., 2008)

Stratégie	1	2	3
Distributions (jours de consommation pour le troupeau)	0	+ 0,1	- 9,2
Qualité du foin récolté (% récolte totale)	0	- 3,6	+ 7,2
Récoltes (jours de consommation pour le troupeau)	0	+ 16,1	+ 13,1
Indicateur synthétique (jours de consommation pour le troupeau)*	0	+ 8	+ 14

Stratégie 1 = "Pas de mise à profit de la diversité des végétations et des caractéristiques topographiques" : l'éleveur privilégie la distance des parcelles au siège de l'exploitation sans tirer parti des différences de production (niveau et saisonnalité) entre parcelles. Stratégie 2 = "Mise à profit de la diversité des végétations et des caractéristiques topographiques dans le dimensionnement uniquement" : l'éleveur tient compte des différences de production lors de l'affectation des parcelles aux différents ateliers (pâturage, ensilage) mais privilégie la distance lors des décisions concernant l'utilisation des parcelles au sein de l'atelier. Stratégie 3 = "Mise à profit de la diversité des végétations et des caractéristiques topographiques dans le dimensionnement et l'ordre d'utilisation" : l'éleveur tire parti des différences de production entre parcelles aussi bien dans ses décisions de dimensionnement que d'ordonnancement.

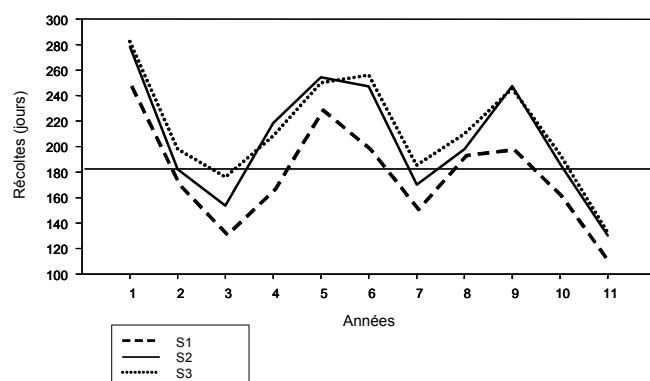


Figure 2.2-21. Variabilité interannuelle des récoltes de fourrages conservés (jours de consommation par vache). La ligne horizontale indique le besoin moyen de fourrages conservés en nombre de jours par an (Andrieu et al., 2008).

Diversité et flexibilité des modes de conduite

Ces résultats évalués à l'échelle du système fourrager sont liés à des mécanismes s'exerçant à des niveaux plus fins dans les couverts prairiaux. Des travaux menés à cette échelle ont montré que la modification du régime de défoliation (période et intensité) permet de fabriquer des ressources alimentaires ayant des valeurs d'usage différentes, sans pour autant engendrer de changements irréversibles ou durables des caractéristiques de la Ressource (Duru, 2008). Les couverts prairiaux sont donc susceptibles d'offrir une source de flexibilité dans le système fourrager qui est d'autant plus importante que la gamme des ressources créée (en quantité et en qualité) dans une prairie donnée est grande. Cette gamme de ressources potentiellement fabricable dépend des types fonctionnels de plantes présents dans le couvert prairial et de leur aptitude à supporter des régimes de défoliation contrastés pour constituer des ressources différentes en qualité et en quantité selon le moment où le prélèvement est fait. Ces types, regroupant des espèces répondant de la même façon aux modes de conduite (fertilisation et régime de défoliation) permettent de comparer la valeur agronomique des milieux à flore complexe en fonction du type fonctionnel de plante dominant (Ansquer et al., 2004).

Des caractéristiques telles que la durée de vie des feuilles et la date de floraison permettent d'identifier les types fonctionnels de plante selon leur stratégie de capture ou conservation des ressources (Tableau 2.2-6.) (Cruz et al., 2002; Al Haj Khaled et al., 2005). Des durées de vie des feuilles courtes et des dates de floraison précoces correspondent à une stratégie de capture des ressources et sont caractéristiques de types fonctionnels ayant des vitesses de croissance rapide et une valeur nutritive élevée. En revanche, des durées de vie de feuilles longues et des dates de floraison tardives correspondent à une stratégie de conservation de ressources, traduisant une adaptation à des milieux pauvres en nutriments. Ce type correspond à des vitesses de croissance lentes et une valeur nutritive moins élevée.

Tableau 2.2-6. Caractéristiques de groupes fonctionnels de graminées ; données exprimées en degré jour, à compter du 1^{er} février pour les stades début montaison et floraison (Duru, in press ; d'après Cruz et al., 2002).

Espèces (exemple)	Type	Début montaison *	Floraison	Durée de vie des feuilles	Matière sèche des limbes (mg/g)
<i>Lolium perenne</i> <i>Holcus lanatus</i>	A	600	1200	600	200
<i>Dactylis glomerata</i> <i>Festuca arundinacea</i>	B	700	1400	800	225
<i>Festuca rubra</i> <i>Agrostis capillaris</i>	C	800	1600	1200	250
<i>Brachypodium pinnatum</i> <i>Briza media</i> <i>Deschampsia caespitosa</i>	D	1000	1900	1400	275

* si pâturage après cette date, la repousse est végétative

Sur la base de ces connaissances, Duru (2008) montre que la flexibilité d'utilisation d'une végétation pour constituer une ressource optimisant l'efficacité de récolte (biomasse prélevée/ biomasse produite) est d'autant plus élevée que la durée de vie des feuilles des espèces dominantes sera longue et que la date de floraison sera tardive. Dans des prairies dominées par ce type fonctionnel de plante, un pâturage différé aura une moindre incidence sur le ratio biomasse récoltée/biomasse produite (Figure 2.2-22.) et ces prairies peuvent ainsi permettre de constituer des réserves sur pied pour les périodes de ralentissement de la croissance (début d'été, fin d'automne). Ces mêmes auteurs ont montré que pour chaque type fonctionnel de plante, les modes d'exploitation (date, intensité ou fréquence d'utilisation) permettent de fabriquer des ressources alimentaires différentes en termes de valeur nutritive susceptibles de remplir différentes fonctions pour l'alimentation de lots d'animaux différant dans leur niveau de besoins. En effet, les données sur les dynamiques de croissance et de qualité par type fonctionnel de plante permettent de prédire les changements à court terme résultant du mode d'exploitation du couvert prairial (Figure 2.2-23.). Ces données montrent qu'une variation, de quelques jours à quelques semaines, sur la date d'utilisation permet de constituer une grande diversité de ressources alimentaires quel que soit le type de végétation (Figure 2.2-23.). Toutefois ces auteurs précisent que ces degrés de liberté sur les périodes d'utilisation doivent être raisonnés dans une perspective pluriannuelle afin d'éviter des changements de type fonctionnel de plante, ces derniers étant fortement liés à la plasticité des espèces face à des variations du niveau des ressources.

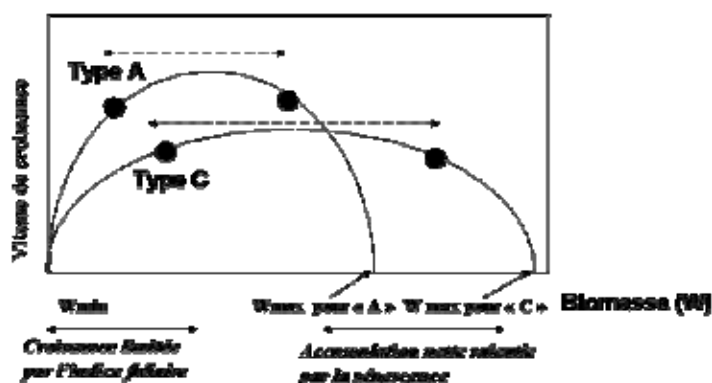


Figure 2.2-22. Vitesse de croissance de repousses végétales en fonction de la biomasse sur pied pour des espèces et ou communautés de type A ou C (voir tableau 2.2-6 pour la définition des types). (Duru, 2008).

Le trait pointillé indique la gamme de temps de repousse permettant d'optimiser l'efficacité de récolte ; les ronds noirs indiquent des exemples de temps de repousses où la végétation mise à disposition des animaux au pâturage permet à une même prairie d'assurer plusieurs fonctions.

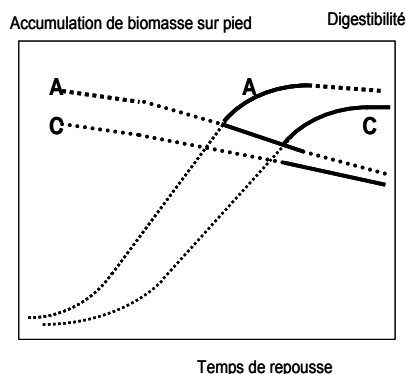


Figure 2.2-23. Accumulation de biomasse (courbes croissantes et ordonnée de gauche) et dynamique de la digestibilité (courbes décroissantes et ordonnée de droite) au cours de la pousse de printemps pour 2 types fonctionnels de plante (A et C) différant par les caractéristiques phénologiques (tableau 2.2-6) et le niveau de nutrition azotée. (Duru, 2008).

En trait plein figure la période de récolte qui permet de renouveler les caractéristiques de la végétation entre années, en trait pointillé les caractéristiques de la ressource à des moments de récolte antérieurs ou postérieurs à cette période.

Conclusion - Que ce soit au niveau du système fourrager ou encore au niveau de la parcelle, ces travaux montrent qu'une diversité de types de prairies est susceptible de constituer un atout pour la robustesse du système fourrager face aux fluctuations climatiques mais également pour accroître la flexibilité de la gestion des ressources fourragères. Ces deux propriétés résultent à la fois d'adaptations dans la conduite de l'ensemble des ressources composant le système fourrager (règles de dimensionnement et d'ordonnancement en fonction des caractéristiques des prairies) mais également des caractéristiques intrinsèques du couvert prairial résultant des stratégies de capture et d'utilisation des ressources par les plantes. Des couverts complexes et par nature hétérogènes (dans leur composition comme dans leur structure) peuvent être un atout pour diversifier les modes de conduite et sécuriser des systèmes d'alimentation des troupeaux exposés aux variations climatiques.

Encadré 2.2-5. Mode de production et stabilité de la production agricole face aux changements globaux

Les modes de production les plus classiquement étudiés en agronomie, car les plus opposés quant à leurs pratiques de gestion des intrants de fertilisation et de protection phytosanitaire (deux postes importants pour le niveau des rendements), sont le mode biologique et le mode conventionnel. Le premier est uniquement basé, pour l'entretien de la fertilité des sols, sur l'apport de fertilisants et amendements minéraux naturels ou organiques (déchets, sous-produits, engrais verts, pour lesquels la biodiversité est sollicitée d'une part dans les étapes amont pour leur production et d'autre part dans les étapes aval pour leur recyclage), alors que le second est basé essentiellement sur l'apport de d'engrais minéraux. Toutefois, concernant la stabilité de la production agricole face aux changements globaux, les travaux portant sur l'influence des modes de production sont excessivement rares.

Dans un suivi sur 15 années, les rendements de rotations en mode biologique et en mode conventionnel ont été étudiés (Lotter et al., 2003). Les rotations étaient de trois et cinq années en mode biologique, et de cinq années en mode conventionnel, avec répliquats et en système non irrigué. Toutes avaient comme caractéristique essentielle la succession maïs-soja, et le mode biologique incluait en plus une ou trois années de céréales et de prairies. Les modes de production différaient donc essentiellement par la nature des fertilisants/amendements apportés aux cultures : fumier et engrais vert de seigle sur la rotation courte en mode biologique (modalité dite "Bio fumier"), engrais vert de légumineuse fourragère sur la rotation longue en mode biologique (modalité dite "Bio lég"), et engrais minéraux sur la rotation longue en mode conventionnel (Lotter et al., 2003).

Durant les 15 années de suivi, six années de sécheresse importante sont survenues, et durant les années normales les rendements en maïs et soja étaient statistiquement équivalents. Durant les cinq premières années de sécheresse, moyennement sévères, les rendements des cultures de maïs biologiques ont été significativement plus élevés que ceux en mode conventionnel. Durant la dernière année du suivi, année de la plus forte sécheresse, tous les rendements en maïs et soja ont été réduits : les rendements en maïs biologique ont été de 38% et 137% de ceux en conventionnel, et ceux en soja biologique de 196% et 152%, respectivement pour les modalités "Bio lég" et "Bio fumier" (Lotter et al., 2003). Les auteurs expliquent que le principal facteur expliquant les rendements généralement nettement plus élevés en mode biologique qu'en conventionnel (le faible rendement du maïs "Bio lég" était du à une très forte compétition par les adventices cette année-là), est la meilleure capacité de rétention en eau du sol, ce qui a été vérifié lors des pluies torrentielles d'automne avec près de 100% de capacité de rétention en plus dans la modalité biologique (Lotter et al., 2003).

Conclusion générale

Une partie non négligeable du discours sur la valeur de la biodiversité pour l'agriculture s'appuie sur sa valeur d'assurance face aux variations du milieu à long terme, en particulier climatiques (voir les revues de Swift et al., 2004; Jackson et al., 2007). A l'échelle de la parcelle, on sait pourtant relativement peu de choses sur les effets de la biodiversité sur la stabilité de la production primaire sur le long terme, que ce soit face à la variabilité climatique, face à des événements extrêmes (p.ex. sécheresse), ou en réponse aux facteurs du changement global. Si théoriquement on pourrait attendre une augmentation de la stabilité du rendement pour des cultures plus diverses (malgré de plus fortes fluctuations de l'abondance des espèces individuelles), pour les prairies permanentes les preuves empiriques sont trop peu nombreuses, parfois contradictoires, et leur interprétation est controversée. Leur composition fonctionnelle pourrait jouer un rôle plus important que leur diversité quantitative dans la stabilité de la production. On ne peut pas prédire le bilan entre les effets directs des changements environnementaux et leurs effets indirects via les changements de diversité végétale, quantitative et qualitative.

En revanche, pour les cultures annuelles et les prairies temporaires, la diversification spécifique ou génétique dans le temps (rotation, cultures de couverture, culture intermédiaires) ou au sein d'une même parcelle (culture associée, mélange variétal diversifié) permet d'augmenter la stabilité de la production primaire au cours du temps sous l'effet de la diversification des traits fonctionnels, en particulier l'architecture racinaire, la phénologie et la capacité de fixation d'azote (légumineuses).

Au niveau du système fourrager une diversité de types de prairies est susceptible de constituer un atout pour la robustesse face aux fluctuations climatiques mais également pour accroître la flexibilité de la gestion des ressources fourragères. Des couverts complexes et par nature hétérogènes (dans leur composition comme dans leur structure) peuvent être un atout pour diversifier les modes de conduite et sécuriser des systèmes d'alimentation des troupeaux exposés aux variations climatiques.

2.2.2.2. Production animale⁴

. Diversité végétale et ressource alimentaire

(a) Qualité des fourrages

Pour les principales graminées et légumineuses fourragères sélectionnées et semées dans les prairies temporaires, ainsi que pour les prairies constituées d'associations simples (2 à 3 espèces), les lois de variation de la digestibilité et donc de la valeur énergétique, de la valeur azotée et de l'ingestibilité sont relativement bien connues et ont fait l'objet en France de nombreuses publications, notamment sous forme de tables (Andrieu et al., 1981), qui ont été remises à jour récemment (Baumont et al., 2007). Pour les prairies permanentes et en particulier les prairies diversifiées, les études sont plus éparpillées du fait de la diversité des espèces végétales et de la diversité de composition botanique des couverts rencontrés. Il n'existe pas de synthèse des connaissances en la matière. Notons cependant que des travaux très importants ont été réalisés dans les Alpes du Nord et en Suisse sur les prairies permanentes mais ils ont, pour la plupart, donné lieu à de la littérature grise (Fleury et al., 1990; Roumet et al., 1996; Daccord et al., 2006). Des progrès significatifs récents, associés à des publications scientifiques en France, ont été cependant réalisés dans la compréhension de la digestibilité des prairies permanentes grâce notamment à l'approche fonctionnelle développée sur les graminées.

La présence d'un grand nombre d'espèces dans une prairie permanente diversifiée influence sa digestibilité et sa valeur nutritive, d'une part, en raison des différences de digestibilité entre espèces à un même stade phénologique et, d'autre part, en raison des différences de stade de maturité entre espèces à même date de mesure. Du fait de cette complexité et d'une moindre connaissance des espèces natives, les lois de réponse et la prévision de la valeur nutritive pour ces types de couverts ne

⁴ Sur la base de la synthèse par Farruggia et al. (2008)

sont pas encore clairement établies. L'aptitude des prairies diversifiées à assurer un fourrage de bonne valeur nutritive a été étudiée par plusieurs auteurs (Tallowin & Jefferson, 1999; Bruinenberg et al., 2003; Fiems et al., 2004). La plupart de ces études ont montré que la valeur nutritive des prairies diversifiées et leur valorisation par les animaux étaient généralement plus faibles que celles de prairies conduites de façon intensive. Ces différences résultaient cependant davantage d'une baisse ou d'une absence de fertilisation, en particulier pour la teneur en protéines et en minéraux, que de l'incidence de la diversité floristique. Au-delà de la valeur absolue de valeur nutritive, plusieurs auteurs ont suggéré que la valeur nutritive de la prairie diversifiée était plus stable au cours de la saison (Gibon et al., 1997; Bruinenberg et al., 2002), lui conférant ainsi une plus grande souplesse d'exploitation. Les résultats obtenus par Duru (1997) contribuent à valider cette hypothèse. Dans cette étude, les prairies de milieux pauvres plus diversifiées présentaient une digestibilité plus faible au stade précoce, mais qui diminuait plus lentement que celles des milieux riches, en raison de la présence d'espèces à développement plus tardif. Daccord et al. (2006) ont quant à eux mis en évidence que la digestibilité et la valeur énergétique et azotée des prairies riches en dicotylédones feuillues étaient plus élevées et moins sujettes à diminuer avec le stade de végétation que celles des prairies riches en graminées.

Ces auteurs ont proposé pour les prairies suisses une typologie simple, permettant de relier la valeur nutritive de la prairie à ses caractéristiques botaniques (Figure 2.2-24.). Quatre types principaux de prairies ont ainsi été identifiés en fonction de la proportion de graminées, de légumineuses et de dicotylédones autres que légumineuses (diverses). L'évolution de la composition chimique et de la valeur nutritive en fonction du stade a ensuite été calculée à partir de la valeur individuelle de chaque plante pour des mélanges virtuels représentatifs des différents types de prairies ainsi définis (Figure 2.2-24.).

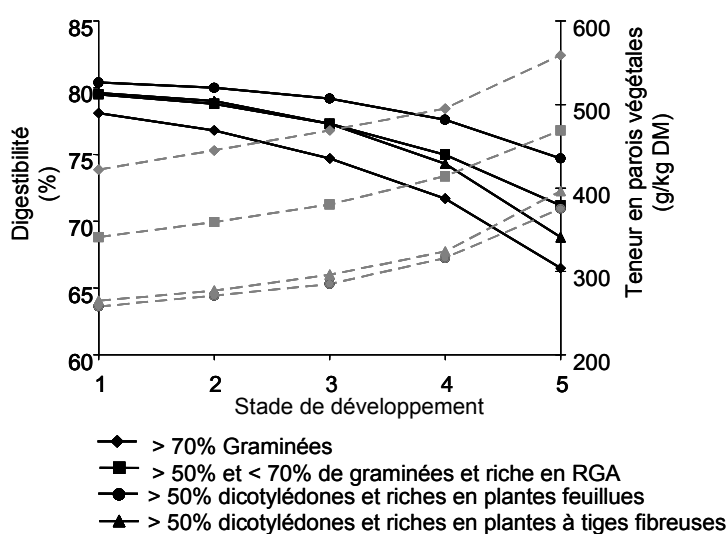


Figure 2.2-24. Evolution de la digestibilité (symboles en noirs reliés par des lignes pleines) et des teneurs en parois végétales (symboles en gris reliés par des tirets) pour 4 types de prairies définis par leur composition botanique (d'après Daccord et al., 2006).

Sur cette base, le groupe présentant plus de 50% de dicotylédones feuillues montre la digestibilité la plus élevée dans le temps, suivi par le groupe riche en graminées avec le ray-grass dominant. Cela pose cependant la question de l'additivité des valeurs quand on sait que les espèces peuvent présenter des différences de teneur en parois végétales et donc de digestibilité selon qu'elles sont cultivées en culture mono-spécifique ou en mélange (Carrère et al., 2006). Les mesures effectuées par (Rodriguez et al., 2007) sur 180 prairies permanentes du Massif Central vont également dans le sens de ces résultats. Dans cette étude, les prairies présentant une digestibilité élevée étaient caractérisées par la présence de dicotylédones feuillues comme le pissenlit et le céraiste alors que les prairies de faible digestibilité étaient caractérisées par la présence de dicotylédones à tige fibreuse comme la bistorte. Par ailleurs, la diminution de digestibilité observée entre le stade ensilage et le stade foin était plus élevée sur le groupe de prairies les plus fertilisées que sur le groupe de prairies les moins fertilisées. Toutefois, la digestibilité au stade foin des deux groupes était similaire et d'autre part, leur richesse spécifique était également équivalente. De cet ensemble d'études réalisées à l'échelle de la parcelle, il résulte que la plus grande stabilité de la valeur nutritive des prairies diversifiées pourrait être expliquée

par la présence importante d'espèces à phénologie tardive et/ou par la présence de dicotylédones feuillues dont la valeur nutritive reste relativement stable au cours du temps.

Pour mieux comprendre ces résultats et prédire les interactions entre la valeur nutritive des prairies permanentes, leur composition botanique et leur mode d'exploitation, des avancées significatives récentes ont été réalisées grâce, d'une part, à une meilleure connaissance de la valeur et de la phénologie des espèces natives, et d'autre part, grâce à l'approche fonctionnelle développée sur les graminées. Ainsi, la valeur nutritive de 13 espèces natives de graminées retrouvées communément dans les prairies permanentes a été étudiée récemment dans un essai factoriel avec deux niveaux de fertilisation azotée et deux fréquences de fauche (Pontes et al., 2007b). La digestibilité mesurée par la méthode pepsine-cellulase variait en premier lieu avec l'espèce végétale, alors que la teneur en azote total dépendait d'abord de la conduite (fertilisation et fréquence de fauche). Les différences de digestibilité entre espèces ont été en partie liées aux différences de phénologie, les espèces à phénologie tardive présentant des valeurs de digestibilité moyenne au cours de la saison plus élevées, confirmant ainsi l'importance de la prise en compte de ce facteur (Figure 2.2-25.A). Il est en effet bien établi que la digestibilité des graminées diminue au cours du premier cycle de végétation avec l'avancée du stade phénologique (Baumont et al., 2005), mais cette diminution va être d'autant plus rapide que l'espèce est précoce. Ainsi, la digestibilité du vulpin et celle du dactyle sont équivalentes au stade végétatif, mais la digestibilité du vulpin, graminée très précoce, sera de dix points inférieure à celle du dactyle, quatre semaines après l'épiaison du dactyle (Schubiger et al., 2001).

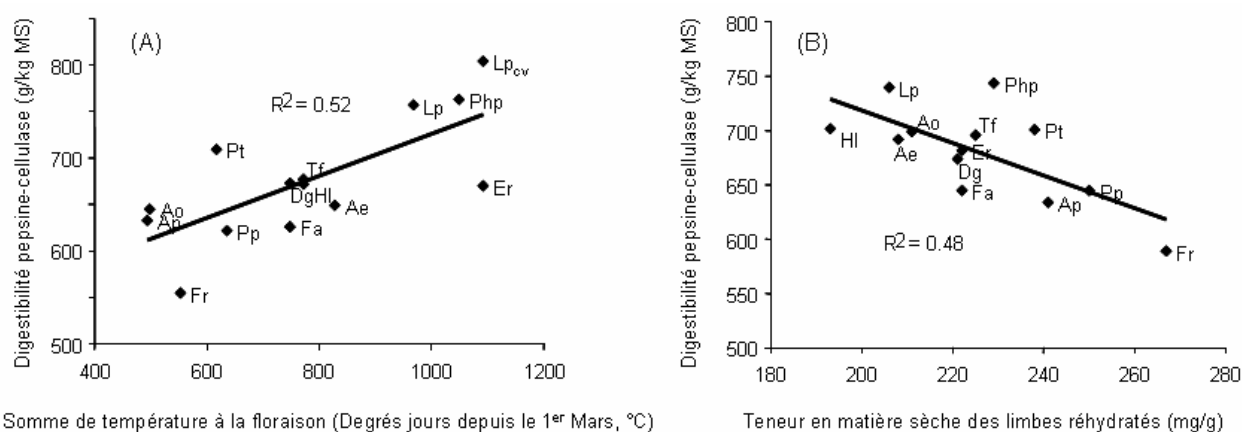


Figure 2.2-25. Relations entre la digestibilité mesurée avec la méthode pepsine-cellulase et (A) la somme de températures à la floraison, (B) le taux de matière sèche des feuilles pour 13 espèces de graminées natives des prairies permanentes : *Alopecurus pratensis* (Ap), *Anthoxanthum odoratum* (Ao), *Arrhenatherum elatius* (Ae), *Dactylis glomerata* (Dg), *Elytrigia repens* (Er), *Festuca arundinacea* (Fa), *Festuca rubra* (Fr), *Holcus lanatus* (Hi), *Lolium perenne* (Lp), *Lolium perenne* cultivar (Lp_{cv}), *Phleum pratense* (Php), *Poa pratensis* (Pp), *Poa trivialis* (Pt) et *Trisetum flavescens* (Tf). D'après Pontes et al., 2007a; Pontes et al., 2007b.

La baisse de digestibilité des légumineuses au cours de la saison est plus faible que celle des graminées, en particulier pour le trèfle blanc. La digestibilité des dicotylédones est très variable selon les espèces. Ainsi, la digestibilité de certaines espèces de dicotylédones comme par exemple la renoncule rampante peut être élevée et équivalente à celle du ray-grass qui présente la plus forte digestibilité dans la plupart des études (Korevaar, 1986, cité par Bruinenberg et al., 2002). De même, la digestibilité du pissenlit est similaire à celle des graminées au stade végétatif et ne diminue pas avec l'avancée du stade de végétation (Schubiger et al., 2001). A contrario, certaines dicotylédones de la famille des ombellifères caractérisées par des grosses tiges fibreuses et d'autres espèces spécifiques de montagne en zones humides comme la renouée bistorte présentent des diminutions rapides de digestibilité avec l'avancée du stade (Daccord et al., 2006).

Au-delà de cet examen par espèce, les différences de valeur nutritive observées entre espèces sont aujourd'hui interprétées pour les graminées en particulier, à la lumière des **groupes fonctionnels d'espèces et des traits d'espèces afférents**. Cette subdivision de la végétation permet d'analyser des

groupes d'espèces plus homogènes quant à leur réponse aux facteurs du milieu et au mode d'exploitation. Les traits foliaires, comme la surface spécifique foliaire et le taux de matière sèche des feuilles, ont ainsi été utilisés par Cruz et al. (2002) pour classer les graminées en deux grands types fonctionnels, de type graminées compétitrices ou conservatrices, qui permettent de décrire et de prévoir les stratégies des espèces en fonction de la fertilité du sol et de la fréquence de défoliation. Les traits utilisés permettent de décrire correctement la digestibilité des différents types. Les travaux de Pontes et al. (2007a) confirment en effet l'augmentation de la digestibilité des espèces avec la diminution du taux de matière sèche des feuilles et avec l'augmentation de la surface foliaire (Figure 2.2-25.B). De même, les travaux de Rodriguez et al. (2007) sur les prairies du Massif Central montrent que les écarts de digestibilité peuvent s'expliquer en partie par la contribution plus ou moins importante à la biomasse des graminées appartenant aux types fonctionnels de graminées compétitrices ou conservatrices. En revanche, sur un réseau de parcelles d'éleveurs exploitées en fauche ou en pâture, Ansquer (2006) ne trouve pas de différence de digestibilité de la biomasse totale au pic de biomasse en fonction de la composition en types fonctionnels de graminées. D'après cet auteur, les graminées à feuilles les plus digestibles (espèces de type compétitrices) sont aussi celles qui présentent le plus faible rapport feuilles/tiges. A l'inverse, les espèces conservatrices aux feuilles riches en matière sèche sont celles qui ont le rapport feuilles/tiges le plus élevé. Les deux paramètres observés évoluant globalement en sens inverse, les variations éventuelles de digestibilité à l'échelle de la biomasse totale des différents types de prairies sont tamponnées. Pour les dicotylédones hors légumineuses, la classification fonctionnelle se base actuellement sur la présence ou non d'une tige au stade végétatif (Ansquer et al., 2004). On distingue ainsi les dicotylédones qui, au stade végétatif, ne présentent pas de tiges mais seulement des feuilles larges ou peu découpées (e.g. pissenlit ou plantain) et les dicotylédones présentant des tiges (e.g. véronique), d'importants pétioles (e.g. antrisque) ou des feuilles très découpées (e.g. achillée). Les résultats pré-cités obtenus par Daccord et al. (2006) et Rodriguez et al. (2007) ont confirmé l'intérêt de cette classification.

La diversité floristique, via la présence de certaines plantes, peut également avoir un impact important sur la **valeur azotée des fourrages**. L'analyse d'une large base de données de mesures de dégradabilité dans le rumen a montré que la dégradabilité des protéines était significativement moins élevée pour les fourrages issus de prairies permanentes que pour des fourrages monospécifiques de graminées ou de légumineuses (Nozières et al., 2006). Cela pourrait être dû à l'action de composés présents dans certaines plantes comme les tanins condensés, présents dans beaucoup de légumineuses. En se complexant aux protéines, les tanins condensés diminuent leur dégradation et leur solubilité, permettant ainsi un flux d'azote non ammoniacal plus important au niveau de l'intestin grêle et menant à une meilleure efficacité de l'azote alimentaire (Min et al., 2000). A titre d'exemple, dans des mélanges composés de luzerne et de sainfoin, le sainfoin, riche en tanins, a réduit la solubilité des protéines de la luzerne (Aufrère et al., 2005). Par ailleurs, Selje et al. (2007) ont testé 500 plantes sur leur capacité à inhiber la protéolyse ruminale. Cinq ont été particulièrement prometteuses dont quatre riches en tanins. La cinquième, une dicotylédone relativement commune en prairie permanente (scabieuse des champs) a présenté un mécanisme d'action différent qui reste à élucider. D'autres travaux ont montré que la polyphénol oxydase, abondante par exemple dans le trèfle violet, réduisait également, mais de façon indirecte, la protéolyse ruminale (Merry et al., 2006). Des différences de dégradabilité des protéines constatées entre espèces de graminées pourraient être attribuées à la présence de cette enzyme : la dégradabilité des protéines de dactyle par exemple, serait plus faible que celle des autres graminées en raison de sa plus forte teneur en polyphénol oxydase (Aufrère et al., 2008).

En prairie temporaire, l'utilisation des graminées et des légumineuses a donné naissance à une grande variété de mélanges, plus ou moins complexes. En règle générale, la diversité végétale est moins importante que dans le cas des prairies permanentes où de véritables communautés floristiques ont le temps de s'installer sur la durée : le cas le plus fréquent est donc l'association de deux espèces, la nature du mélange dépendant de l'utilisation qui est faite du fourrage (pâture, foin ou ensilage). La qualité du fourrage dépend alors essentiellement de l'équilibre entre les deux partenaires de l'association. En second lieu vient la date et le rythme des récoltes. Le fait que les deux partenaires n'aient pas le même rythme de pousse, les mêmes exigences écologiques, la même fragilité, rend

particulièrement délicate la conduite de l'association et il faut, pour chaque région, bien connaître les dates de réalisation des stades pour optimiser la qualité du fourrage récolté.

Les mélanges plus complexes comprennent un nombre variable de graminées et légumineuses. Les informations sur le comportement de ces associations sont extrêmement rares, au contraire des mélanges simples de deux espèces. La digestibilité et la composition chimique du fourrage sont intermédiaires de ceux observés en culture pure, l'écart dépendant de la proportion des espèces dans le mélange. Plus encore que dans le cas précédent, la conduite précise de la qualité du fourrage est rendue difficile par la différence des rythmes de croissance et de développement des différentes espèces.

Conclusion - L'hypothèse que les prairies permanentes diversifiées présentent une valeur nutritive moins élevée mais plus stable dans le temps que les prairies peu diversifiées n'a été validée que partiellement. C'est en effet davantage la présence d'espèces à phénologie tardive plus fréquentes dans les prairies diversifiées des milieux peu fertiles ainsi que la présence des dicotylédones feuillues qui expliquent cette plus grande stabilité plutôt que la richesse floristique elle-même. Par ailleurs, la diversité floristique via la présence de certaines plantes comme les plantes riches en tanins peut avoir un impact positif sur la valeur azotée des fourrages. Les lois de variations de la valeur nutritive des prairies permanentes ainsi que les outils de prévision de cette valeur sont cependant encore largement à élaborer. L'approche fonctionnelle développée sur les graminées constitue un premier pas dans cette direction. Le rôle des dicotylédones dans l'élaboration et la stabilité de la valeur nutritive ainsi que leur rôle sur la valeur nutritive suite à des interactions digestives restent à clarifier.

La diversité végétale des prairies temporaires est moins importante que celle des prairies permanentes, et les associations de deux espèces sont les plus courantes. Les espèces en mélange sont choisies en fonction de l'utilisation du fourrage (foin, pâture, ensilage), dont la qualité dépend essentiellement de l'équilibre entre elles, de même que de la date et du rythme d'exploitation. Particulièrement dans les prairies temporaires complexes comprenant plus de deux espèces, et presque toujours des graminées associées à des légumineuses, la conduite de la qualité du fourrage est difficile du fait de la différence des rythmes de croissance et de développement des différentes espèces.

(b) Diversité alimentaire et ingestion par les animaux

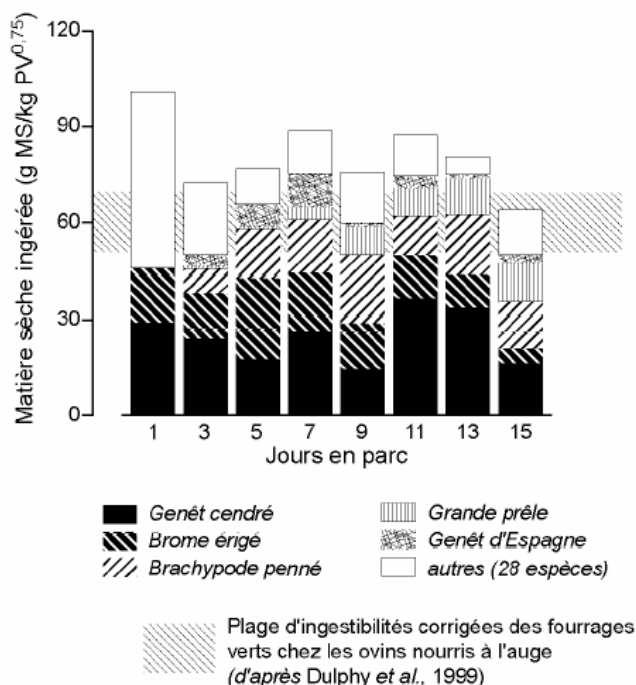
Les études concernant ce sujet sont récentes et largement d'origine française. Ce thème n'a pas fait l'objet de synthèse spécifique mais a été mentionné dans des synthèses plus générales traitant en particulier de l'ingestion des herbivores domestiques.

Au-delà de la valeur nutritive, la diversité floristique des ressources fourragères présente un intérêt en terme d'ingestion. Sur les végétations hétérogènes, les herbivores choisissent généralement un régime alimentaire diversifié (Duncan et al., 2003; Agreil et al., 2005). Il avait été suggéré que la diversité alimentaire pourrait être un stimulus positif pour l'animal qui augmente sa motivation à ingérer (Meuret & Bruchou, 1994; Champion et al., 2004). Cette hypothèse a été récemment validée expérimentalement, d'abord sur des génisses alimentées à l'auge avec des fourrages secs (Ginane et al., 2002), puis avec des fourrages secs et humides (Baumont et Pomiès, 2004), enfin sur des ovins pâturent des couverts prairiaux hétérogènes (Côrtes et al., 2006). Cette dernière expérimentation a utilisé des associations simples comme 'modèles' d'associations plus complexes et a été menée sur des animaux à faibles besoins (brebis taries). Il a ainsi été proposé à des brebis soit une prairie constituée d'une seule espèce végétale (ray-grass ou fétuque élevée), soit une prairie dans laquelle les deux espèces étaient associées en mélange "large" (deux demi-parcelles de chaque espèce) ou en mélange fin (imbrication des deux espèces), soit une prairie de ray-grass et une prairie de fétuque successivement dans la journée. L'ingestion, aussi bien en termes de quantité totale qu'en termes d'éléments digestibles, ainsi que le temps de pâturage, ont été de 12% à 14% plus élevés sur les traitements associant les deux espèces (quel que soit le type d'association) que sur la prairie de ray-grass. L'offre successive au cours de la journée de deux parcelles monospécifiques, mais constituées d'espèces végétales différentes a eu le même effet que leur offre simultanée avec deux surfaces adjacentes. La diversité alimentaire peut donc s'organiser à différentes échelles de temps, et l'étude de la cinétique des choix alimentaires au cours de la journée pourrait permettre d'étayer une organisation

à l'échelle de la journée. Il reste à étudier dans quelle mesure ces résultats sont généralisables à des situations où le temps de pâturage est moins "extensible", comme pour les animaux en lactation ou lorsque les disponibilités en herbe sont réduites. Les animaux à besoins plus élevés qui doivent pâturer plus longtemps avec une vitesse d'ingestion plus élevée, ont en effet probablement moins d'élasticité dans leurs adaptations comportementales que les animaux à besoins peu élevés (Prache et al., 1998). A titre d'illustration, la "relance", pratiquée par les bergers et qui consiste à conduire le troupeau sur une nouvelle zone de végétation (différente de celle sur laquelle les animaux sont en train de s'arrêter de pâturer), pour relancer leur ingestion, constitue une mise en pratique concrète de ce mécanisme de stimulation (Meuret, 1993).

Par ailleurs, l'effet de la nature et de l'ampleur de la diversité floristique sur l'ingestion a également été récemment étudié expérimentalement, mais avec des résultats variables. Des vaches alimentées avec des fourrages issus de prairies permanentes ont montré une ingestion supérieure lorsque la prairie était très diversifiée par rapport à une prairie peu diversifiée (Bruinenberg et al., 2003). De même, l'ingestion volontaire de moutons alimentés à l'auge avec de l'herbe coupée a été plus élevée lorsque l'herbe provenait d'une prairie diversifiée riche en dicotylédones plutôt que d'une prairie également diversifiée, mais surtout riche en graminées (Andueza et al., non publié). En revanche, Soder et al. (2006) ont observé que l'ingestion et la production de lait étaient similaires quel que soit le niveau de complexité d'associations végétales pâturées par des vaches laitières (mélanges de 3, 6 ou 9 espèces végétales).

Selon Agreil et al. (2005), la diversité de l'offre fourragère peut également être utilisée quotidiennement par les animaux dans les milieux très hétérogènes pour stabiliser leur ingestion, tant quantitativement que qualitativement. Les milieux très hétérogènes comme les landes ou les parcours permettent en effet d'offrir aux animaux la possibilité de réaliser chaque jour des prises alimentaires de masses et de valeur nutritive très diverses. Ces auteurs ont ainsi montré sur des parcours embroussaillés de la Drôme que des brebis mobilisaient chaque jour la presque totalité de la gamme présente, sans privilégier les prises alimentaires de meilleure qualité, et stabilisait leur ingestion de leur entrée du parc jusqu'à leur sortie (Figure 2.2-26.)



Conclusion - Plusieurs études menées aussi bien chez les éleveurs qu'à partir d'expérimentations à l'auge et au pâturage ont mis en évidence que lorsque les herbivores domestiques ont le choix, ils choisissent un régime alimentaire diversifié. Cette diversité constitue un stimulus qui accroît leur motivation à ingérer et conduit à une augmentation de l'herbe ingérée via une augmentation de leur

temps de pâturage. Sur des végétations très hétérogènes composées de ligneux et de plantes herbacées, la diversité peut également contribuer à stabiliser l'ingestion des animaux dans le temps quantitativement et qualitativement.

. Effets de la diversité des prairies sur la production animale

De nombreuses études ont examiné les effets du pâturage sur la diversité végétale dans les écosystèmes prairiaux (voir Chapitre 1) ainsi que les effets des caractéristiques du couvert végétal sur la masse des prises alimentaires et l'ingestion des herbivores au pâturage. Cependant il existe un nombre limité de travaux ayant évalué en retour les effets de la diversité végétale sur les performances animales et la production quantitative qui en découle.

La plupart des études reliant diversité végétale et performance animale ont porté sur des **associations simples combinant une légumineuse et une graminée**. Les performances en viande et en lait obtenues sur des prairies d'association ray gras anglais - trèfle blanc ont été étudiées dans différents contextes de production en Europe, aux USA et en Nouvelle Zélande où ces associations simples sont à la base de systèmes d'élevage à faibles niveaux d'intrants (White & Hodgson, 2000; Le Gall et al., 2001; Alard et al., 2002; Le Gall & Guernion, 2004). Ces différents travaux ont montré que selon les contraintes du milieu (hydromorphie et pluviométrie) les associations graminées - trèfle blanc peuvent atteindre des rendements similaires à ceux obtenus sur graminées pures fertilisées et que le rendement des associations dépend du taux de trèfle (e.g. en France rendement optimum pour un taux variant entre 20-30% au printemps et 40-50% en été).

Du point de vue de la production animale, ces associations présentent plusieurs avantages comparativement à du ray gras pur fertilisé : une valeur alimentaire énergétique et azotée similaire et plus stable au cours du temps, une production fourragère décalée sur l'été et l'automne, une souplesse d'exploitation, enfin une réduction du niveau d'intrants. Les différentes études montrent des **résultats globalement positifs sur la production de lait ou de viande**. Des essais en France et aux USA ont montré que les performances laitières sur prairies d'association peuvent être équivalentes voire supérieures à celles observées sur graminées pures fertilisées (e.g. Pflimlin, 1993, et revues de Soder et al., 2007, et de Sanderson et al., 2007, pour USA et Canada). En Nouvelle Zélande, des essais avec des vaches laitières pâturant des associations graminées - trèfles (au moins 50% de trèfle) ont obtenu une production laitière supérieure à celle permise par des graminées pures non fertilisées (White & Hodgson, 2000). Toutefois, le niveau de performance atteint dépend du taux de trèfle blanc dans l'association, avec un effet positif sur la production laitière journalière jusqu'à un taux variant selon les études de 30 à 50% (White & Hodgson, 2000; Rochon et al., 2004; Soder et al., 2007). En effet au-delà d'un certain taux, la production laitière décline en raison d'un coût énergétique supplémentaire pour métaboliser l'excès de protéines ingéré. Pour la production de viande, les prairies d'association simple ont permis d'atteindre des performances de croissance supérieures pour des agneaux nourris à l'herbe (Pflimlin, 1993). Une synthèse de 24 études aux USA conduite dans les années 1980 sur des bovins en croissance a montré un gain moyen de croissance journalière supérieur sur des associations simples graminée - légumineuse comparativement à une graminée pure fertilisée (revue dans Sanderson et al., 2007). Plus récemment, des effets positifs ont été mis en évidence sur la croissance de génisses pour des taux de trèfle blanc supérieurs à 20% (Yarrow & Penning, 2001), toutefois ces différences sont difficiles à maintenir au cours du temps car le taux de trèfle blanc varie entre saisons et n'est pas facilement maîtrisable entre années.

Des travaux récents conduits aux USA sur des micro-parcelles exploitées en pâturage tournant ont comparé des **associations combinant 2, 3, 6 ou 9 espèces de graminées et légumineuses** (Sanderson et al., 2005; Soder et al., 2006; Deak et al., 2007). Sur deux années, aucune différence de rendement n'a été mise en évidence pour les associations à 3, 6 ou 9 espèces. Ces dernières ont cependant produit un rendement significativement supérieur (58%) à celui de l'association bi-spécifique en année sèche mais n'ont pas présenté de différence significative (12%) en année pluvieuse (Sanderson et al., 2005). Le même dispositif conduit sur trois ans montre que les rendements supérieurs des associations complexes sont liés à un effet d'échantillonnage, résultant de la présence de certaines espèces plutôt que de la complexité du mélange décrite par le nombre d'espèces (Deak et al., 2007). De même, la

valeur nutritive de l'association est plus influencée par le ratio graminées/légumineuses que par la complexité de l'association (Deak et al., 2007). Sur ces micro-parcelles pâturées par des vaches laitières, les niveaux d'ingestion ont été similaires quel que soit le nombre d'espèces et aucun effet des associations sur la production laitière par vache et la composition du lait n'a été mis en évidence (Soder et al., 2006). En revanche, cette série d'études montre que le meilleur rendement fourrager des associations complexes (3, 6 ou 9 espèces) permet une production de lait par hectare supérieure aussi bien en année sèche (86%) que pluvieuse (34%) comparativement à une association simple (Soder et al., 2007). En bovins viande, des essais récents aux USA ont montré soit des effets positifs avec des performances de croissance supérieures pour les associations les plus complexes, soit l'absence d'effet quel que soit le nombre d'espèces (Sanderson et al., 2007).

Conclusion - L'absence d'effet ou encore les effets divergents en termes de performance de croissance ou de production laitière obtenus sur associations complexes suggèrent que ceux issus des associations simples ne sont pas généralisables. Des approfondissements semblent nécessaires pour comprendre en quoi les caractéristiques d'une large gamme d'espèces végétales en mélange affectent le comportement au pâturage des herbivores domestiques et leurs performances. Les effets positifs de la diversité floristique sur le rendement des prairies sont d'autant plus marqués que les conditions climatiques sont défavorables. Au-delà du nombre d'espèces, il apparaît que leur nature et leur abondance jouent un rôle déterminant sur la production fourragère. Bien que le nombre d'études soit très limité dans ce domaine, il semble intéressant de souligner que les rendements fourragers supérieurs obtenus à partir d'associations complexes permettent néanmoins d'atteindre une production laitière par hectare nettement supérieure à celle des associations simples, et ce pour différents contextes climatiques.

Encadré 2.2-7. Agroforesterie et élevage

Les travaux portant sur les effets de l'agroforesterie, et précisément de la présence d'arbres dans des pâturages, sur les performances zootechniques des herbivores domestiques, semblent très rares puisqu'une requête bibliographique très large n'a pu repérer qu'une seule publication internationale. Restrepo-Saenz et al. (2004), comparant les gains et pertes moyens quotidiens de poids, respectivement en saison humide et en saison sèche, de jeunes bovins de mêmes race et âge, répartis en lots dans des prairies différant par leur couverture arborée (7%, 14% et 27%), ont ainsi observé que les meilleures performances étaient obtenues aux deux saisons dans les parcelles possédant les plus fortes couvertures arborées. Ils ont attribué ces résultats, outre à une consommation plus forte d'une certaine herbe dans ces parcelles, à une digestibilité significativement plus forte des espèces prairiales de ces mêmes parcelles grâce à un microclimat plus tamponné.

Jusqu'au 19^e siècle, la valeur du chêne se mesurait non pas selon le volume de bois d'œuvre mais en fonction de la glandée produite chaque année. Les éleveurs amenaient leurs cochons pâturer sous les chênes, selon des règles de pâturage très réglementées. Appelée "plantade" en France, ce système est plus connu sous le nom de "*dehesa*" en Espagne où il couvre près de 3 millions d'hectares. Comme aliment, le gland est pauvre en protéines mais riche en hydrates de carbone, facilement assimilable sous forme de graisse. Le complément alimentaire à base de glands est donc destiné aux animaux ayant déjà formé leur masse musculaire, en vue de leur engraissement. La valeur énergétique des glands est de 0,5 UF par kilo (Ayaz, 1994). A titre d'exemple, le porc ibérique est capable de transformer entre 9 et 13 kg de glands en kg de poids vif, avec un rythme de consommation journalière de 8 à 10 kilos. La production moyenne de glands d'un chêne adulte de la Dehesa varie entre 7 et 15 kg par an (Hernandez et al., 1998). La qualité de viande produite est excellente du fait de sa pauvre teneur en graisse insaturée et antioxydante. L'alimentation à base de châtaignes et de glands affecte en effet la composition en acides gras des tissus adipeux et des muscles. Chez le porc Ibérique, cette alimentation se traduit par une nette hausse du taux d'acide oléique et une baisse de celle de l'acide stéarique dans les triglycérides des tissus adipeux et musculaires (Cava et al., 1997; Flores, 1997).

Mais le chêne n'est pas le seul arbre utilisé en sylvopastoralisme. Ainsi, le févier produit des gousses dont la valeur fourragère atteint en moyenne de 1 UF*/kg sachant qu'un févier adulte greffé produit entre 30 et 50 kilos en moyenne. La digestibilité des graines est toutefois supérieure à celles des gousses. La matière azotée totale peut atteindre 300 grammes par kilo de MS. Cette productivité est similaire au caroubier, espèce légumineuse de la région méditerranéenne, dont les gousses présentent également une haute valeur nutritive (Bourbouze & Donadieu, 1987). Les valeurs fourragères de ces arbres sont comparables aux valeurs fourragères de l'avoine ou de la luzerne.

En systèmes sylvopastoraux tempérés ou méditerranéens, les arbres fournissent un apport fourrager de haute valeur nutritive, utilisé en période de sécheresse. Mais les arbres fournissent également une ombre aux animaux qui permet d'accroître leur productivité, que ce soit en viande ou en lait (jusqu'à 10% en climat tempéré). Dans les élevages de volailles, les parcs arborés favorisent la dispersion des animaux sur l'ensemble de la parcelle. Les volailles circulent d'arbre en arbre pour bénéficier de l'ombrage et de la sécurité assurée par le houppier vis-à-vis des rapaces chassant en vol.

*Unité Fourragère

. Diversité floristique et caractéristiques sensorielles des produits animaux

Concernant les produits laitiers, en dehors de l'effet bien connu depuis une vingtaine d'années, de certaines plantes (crucifères, ail, oignon) sur la flaveur du lait ou du fromage (Forss, 1992; Urbach, 1990), l'effet propre de la composition botanique et de la diversité floristique des fourrages sur les caractéristiques sensorielles des fromages n'a été abordé que récemment. Les travaux réalisés depuis une dizaine d'années, dans le contexte des fromages au lait cru bénéficiant d'une AOC en France et en Italie principalement, ont fait l'objet d'articles de synthèse récents (Coulon et al., 2005; Martin et al., 2005). Les données bibliographiques concernant spécifiquement l'effet de la composition botanique des prairies sur les caractéristiques sensorielles des produits carnés sont en revanche rares et plus éparses. La demande des filières sur cette thématique est en effet plus faible du fait d'une production marginale de produits carnés bénéficiant d'une AOC. Par ailleurs, les effets spécifiques de ce facteur sont plus difficiles à étudier dans la mesure où, contrairement au lait qui est produit en continu, les caractéristiques de la viande correspondent à des phénomènes d'accrétion qui ont lieu tout au long de la vie de l'animal. Les études engagées pour la plupart en France et dans les pays anglo-saxons se sont plus intéressées à l'effet de certaines plantes plutôt qu'à celui de la composition botanique.

Encadré 2.2-8. Appréciation des caractéristiques sensorielles des produits animaux

Les caractéristiques sensorielles des fromages, des laits et des viandes sont appréciées à partir de l'évaluation de leur texture, de leurs odeurs (perçues directement par le nez), de leurs arômes (perçus lorsque le produit est en bouche grâce à la voie rétronasale), de leurs saveurs (perçues sur la langue) et de leur couleur, par un jury de dégustateurs, entraînés ou non. La flaveur est l'ensemble des sensations (texture, odeur, arôme et saveur) ressenties lors de la dégustation.

(a) Produits laitiers

Les études, réalisées le plus souvent chez des producteurs de fromages fermiers (généralement à pâte pressée cuite ou demi cuite), ont clairement fait apparaître des modifications qualitatives parfois très importantes des caractéristiques sensorielles des fromages concomitantes de changements de parcelles ou associées à des parcelles dont la composition botanique des prairies variait fortement : versant nord vs. versant sud, plaine vs. montagne, ou encore prairie monospécifique vs. prairie permanente (Coulon & Priolo, 2002). La compilation de ces données (Tableau 2.2-7.) ne fait pas apparaître toutefois de tendances générales claires concernant les relations entre la diversité spécifique appréciée uniquement par le nombre d'espèces végétales et les caractéristiques sensorielles des différents types de fromages. Tout au plus peut-on observer que les fromages issus des parcelles les plus riches en espèces présentent des caractéristiques aromatiques légèrement moins fortes que ceux issus des parcelles les moins diversifiées lorsqu'ils sont dégustés au même âge. Selon les fromagers, ces types de fromages sont reconnus pour s'affiner plus lentement et une des hypothèses pour expliquer ce résultat pourrait être qu'ils n'ont pas encore pu développer tout leur potentiel aromatique. Une méta analyse réalisée sur une base de données composée de 50 fromages d'Abondance issus de quatre expérimentations différentes, dans lesquelles la composition botanique des prairies et les caractéristiques sensorielles des fromages pouvaient être mises en parallèle, a également été décevante quant à la mise en évidence d'associations entre les caractéristiques sensorielles des fromages, la diversité floristique et la présence de certaines plantes ou familles de plantes dans les prairies utilisées par les animaux (Martin &

Tableau 2.2-7. Différences ($p < 0.05$) de caractéristiques sensorielles de fromages issus d'animaux nourris avec des fourrages de composition floristique différente, à partir d'une compilation bibliographique.

Italique : tendance ($p < 0.10$), NS : non significatif
(F1* : faciès 1 zone de pente, F2* : faciès 2 replat humide).

Auteurs	Fromage	Conserv. Herbe		Diversité +	Diversité -	Les fromages issus des parcelles les plus diversifiées sont caractérisés par :			
						Texture	Saveur	Odeurs	Arômes
Buchin et al., 1999	1 producteur fermier d'Abondance – 2 parcelles	Pâturage	Altitude Nb Espèces % dicot. % gram.	1650 (alpage) 64 57 43	1650 (alpage) 41 (F1*) – 25 (F2*) 47 (F1) – 59 (F2) 53 (F1) – 16 (F2)	+ ferme, + granuleuse, -adhésive, - souple, - fine	- salé, - amer, - persistant	NS	- aigre, + <i>acide</i> , - <i>fermenté</i> , + <i>fruité</i> , - <i>étable</i>
Bugaud et al., 2002	3 producteurs fermiers d'Abondance – 10 parcelles	Pâturage	Altitude Nb Espèces % dicot. % gram.	1550-1800 (alpage) 52 (47-60) 59 (41-66) 35 (27-42)	950-1050 (vallée) 27 (12-53) 31 (14-53) 47 (26-68)	+ ferme, - sableuse, - élastique	- piquant	NS	+ fruité, + animal
Martin et al., 2005	1 producteur fermier de Beaufort – 2 parcelles	Pâturage	Altitude Nb Espèces % dicot. % gram.	2200 (alpage) 48 62 38	2050 (alpage) 28 53 47	NS	- salée, - acide	- intense, - animale	- intense, - diversifiée, - animal, - épicé
Martin et al., non publié (étude 1997)	1 producteur fermier d'Abondance – 2 parcelles	Pâturage	Altitude Nb Espèces % dicot. % gram.	1020 (vallée) 53 74 (21% ombellif.) 26	1060 (vallée) 34 69 31	+ jaune, + <i>fondante</i> , - <i>sableuse</i>	- <i>salé</i> , - piquant, + amer	- brûlé, - from. Bleu, + pieds, + terre	- fruité, + alcool, + herbacé, - soufre, - vinaigre - apprécié
Verdier-Metz et al., 2002	Expérим. Saint-Nectaire	Foin	Altitude % gram.	1100 70% (foin PP)	1100 100 (Dactyle)	- jaune, - fondant	- salé, - amer	- rance, - moisi	- intense
Verdier-Metz et al., 2000	Expérим. Saint-Nectaire	Foin	Altitude Nb Espèces % gram.	1100 27 (foin PP) >65%	1100 1 (Dactyle) 100	NS	NS	+ chou, - <i>cave</i>	NS

Farruggia, données non publiées). Ce résultat pourrait être dû au fort effet "expérimentation" englobant des effets année, stade de l'herbe (généralement mal caractérisé dans les études), conditions et durée d'affinage, etc., qui pourraient masquer les effets de la végétation.

Au-delà de ces constats, **les effets de la composition floristique sur les propriétés sensorielles des fromages restent dans l'ensemble mal compris**. L'ensemble des travaux ayant été réalisés sur des fromages au lait cru, il n'est pas exclu que la composition microbiologique des laits, connue pour jouer un rôle important dans la formation des caractéristiques sensorielles des fromages au lait cru, soit impliquée pour expliquer les effets de la composition botanique des fourrages mais cette hypothèse n'a jamais été testée. Les hypothèses explorées à ce jour, concernent la présence dans le lait de composés issus directement des fourrages ingérés ou bien, produits par l'animal suite à l'ingestion de plantes particulières. Les travaux récents se sont particulièrement intéressés aux terpènes des plantes, qui, lorsque leur concentration est suffisante, ont des propriétés aromatiques et antimicrobiennes reconnues. Chaque plante présente une composition en terpènes qui lui est propre et son ingestion modifie le profil et la concentration en terpènes du lait et du fromage (Viallon et al., 1999; Verdier-Metz et al., 2000; Bugaud et al., 2001b; Fedele et al., 2004; Buchin et al., 2007). Toutefois, dans les laits, ces composés sont en très faible concentration (au maximum de l'ordre de 1µg/l) et il ne semble pas qu'ils puissent avoir un effet direct sur la flaveur des fromages (Moio et al., 1996; Verdier-Metz et al., 2000a; Bugaud et al., 2002). L'hypothèse, émise par (Moio et al., 1996; Verdier-Metz et al., 2000; Bugaud et al., 2002) à savoir que ces composés pourraient modifier la dynamique ou l'activité de l'écosystème microbien durant la fabrication fromagère et l'affinage et jouer ainsi un rôle indirect sur les propriétés sensorielles des fromages n'a pas été confirmée expérimentalement. Dans deux essais récents réalisés sur des fromages à pâte pressée (Tornambe et al., 2007a) ou à pâte pressée cuite (Buchin et al., données non publiées), l'ajout de terpènes dans le lait avant la fabrication n'a eu que des effets très marginaux sur le développement des différentes populations microbiennes ou sur la production de composés volatils dans les fromages. Les effets de la composition botanique des prairies sur les composés volatils et sur les caractéristiques sensorielles des fromages sont donc certainement indépendants des terpènes.

Les autres interprétations données de l'effet de la composition botanique des prairies pâturées sur les qualités sensorielles des fromages concernent actuellement majoritairement l'influence de la plasmine et les acides gras. La plasmine, une protéase endogène provenant du sang, joue un rôle important dans le processus d'affinage des fromages à pâte pressée cuite. Dans les essais de Buchin et al. (1999), Bugaud et al. (2001a), l'activité de cette enzyme a été hautement variable selon les prairies consommées et pourrait expliquer ainsi partiellement les différences de protéolyse et donc de texture et de flaveur des fromages. L'augmentation de la concentration en plasmine dans certains régimes pourrait être due à l'ingestion de certaines espèces végétales telles les renoncles, présente uniquement dans certains types de prairies. Dans ce cas de figure, ce n'est donc pas la diversité floristique qui interviendrait sur cette composante sensorielle, mais la présence d'une espèce ou d'une famille d'espèces. Cette hypothèse reste cependant à confirmer.

Les acides gras du lait sont aussi vraisemblablement impliqués dans l'effet de la composition botanique des prairies sur la texture des fromages dans la mesure où les proportions d'acides gras longs et poly-insaturés qui ont un point de fusion plus bas, se sont révélées être plus élevées dans les fromages de montagne que de plaine (Bugaud et al., 2001c; Collomb et al., 2002; Zeppa et al., 2003).

Quant aux caractéristiques sensorielles du lait cru, les effets de la diversité floristique des prairies n'ont pas pu être mis en évidence dans deux études récentes spécifiquement orientées sur cette thématique : l'une menée chez des producteurs de lait (Guichard et al., 2006), l'autre en conditions contrôlées (Tornambe et al., 2007b). Le fait que la composition floristique des prairies n'ait pas d'influence sur le lait alors qu'elle a un effet marqué sur le fromage pourrait avoir plusieurs origines. Le lait est plus difficile à déguster que les fromages. Par ailleurs, la fabrication fromagère concentre la majorité des composants du lait, matières grasses et composés liposolubles notamment. Enfin, les mécanismes évoqués pour expliquer les effets de la composition botanique sur le fromage impliquent des composés du lait intervenant au cours de la fabrication et de l'affinage, phase absente dans le cas du lait.

Conclusion - Les résultats expérimentaux ont clairement mis en évidence des liens entre la composition botanique des prairies et les caractéristiques sensorielles des fromages même si les mécanismes sous-jacents ne sont que partiellement élucidés et semblent particulièrement complexes. L'influence de la composition botanique sur les caractéristiques sensorielles des laits crus n'a cependant pas été observée mais plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer cette absence d'effet. Dans l'ensemble des études examinées, la diversité floristique n'a fait l'objet que de très peu de travaux spécifiques. Néanmoins, il apparaît que le pourcentage et la diversité des dicotylédones joueraient un rôle important dans l'élaboration des caractéristiques sensorielles des fromages en faisant intervenir les métabolites secondaires de ces familles de plantes. Il faut enfin souligner qu'indépendamment du niveau de diversité floristique, la seule présence d'une espèce ou d'une famille d'espèces dans une prairie pourrait intervenir dans les processus d'élaboration des caractéristiques sensorielles des fromages.

(b) Produits carnés

Dans le cas des bovins et des ovins, de nombreux travaux ont montré que la viande des animaux finis à l'herbe est plus sombre, moins tendre et a une flaveur plus forte que la viande des animaux finis avec des régimes à base de concentrés (Coulon & Priolo, 2002). Au delà de ces résultats, les effets éventuels spécifiques de la composition botanique de l'herbe ont été peu étudiés. La plupart des études dans ce domaine ont été réalisées en conditions expérimentales et se sont centrées sur l'effet d'une ou d'un nombre restreint d'espèces végétales. Les effets de prairies monospécifiques ou d'associations composées d'un faible nombre d'espèces ont ainsi été testés sur les caractéristiques sensorielles de la viande de bovins et d'ovins. En 1987, Larick et al. (1987) ont comparé la viande de bouvillons élevés pendant sept mois sur trois pâtures composées chacune d'une ou deux espèces différentes (fétuque élevée et brome inerme ; trèfle violet et dactyle; trèfle violet) et abattus à la fin de cette période de pâturage. Les dégustateurs, n'ont pas relevé de différences significatives à la fin de cette période. Sur la viande ovine, Young et al. (1994) ont comparé la flaveur de la viande d'agneaux âgés de six mois qui ont pâturé pendant six semaines sept parcelles différentes composées d'une seule espèce : phalaris (*Phalaris aquaticus*), luzerne, chicorée, "herbe de prairie" (*Bromus willdenowii*), ray-grass, fétuque élevée ou dactyle. La viande d'agneau pâturent le phalaris a été plus tendre et a présenté une intensité de saveurs atypiques telles que "poisson" et "rance" plus élevée, vraisemblablement en raison des alkylamines d'indole de cette plante qui pourraient causer des perturbations métaboliques aux animaux se répercutant sur la flaveur de la viande (Sheath et al., 2001). Au contraire, Park (1972) rapportait que la viande d'agneaux pâturent de la luzerne était moins appréciée et présentait plus souvent des saveurs atypiques que celle d'agneaux pâturent une autre espèce de Phalaris (*Phalaris tuberosa*). Cet effet plutôt négatif de la luzerne a été confirmé dans un essai où des quantités croissantes de bouchons de luzerne déshydratée ont été associées à l'apparition de défauts de flaveur dans la viande d'agneaux (Prache et al., non publié). Cet effet indésirable pourrait s'expliquer par les quantités plus importantes d'acides gras courts (C8 et C9) ramifiés observés dans la viande d'agneau nourris avec de la luzerne (Young et al., 2003). Plus récemment, Fraser et al. (2004) ont comparé de la viande d'agneau pâturent des prairies à base de trèfle violet, de luzerne ou de ray-grass en phase de finition (38 à 50 jours). Ces auteurs n'ont pas mis en évidence d'effet de ces rations de finition sur les caractéristiques sensorielles de la viande mais, dans cet essai, les effets éventuels de la nature des prairies ont pu être confondus avec les effets de l'âge des animaux à l'abattage et de la durée de la finition qui variaient selon les traitements. Par ailleurs, une synthèse récente fait état de l'effet de la consommation de plantes riches en tanins sur les caractéristiques sensorielles des viandes (Priolo & Vasta, 2007). L'ingestion de pulpe de caroube, de feuilles d'acacia, ou de sulla est à l'origine de viandes plus blanches. Les tanins seraient en effet responsables d'une diminution de la biosynthèse ruminale de la vitamine B12, un précurseur des pigments hémiques. Ces auteurs rapportent également les résultats d'études menées sur de la viande d'agneaux nourris avec des régimes riches en tanins qui montrent que ces derniers diminueraient la biosynthèse ruminale de composés odorant tels que le skatole ou l'indole, responsables de saveurs désagréables. Enfin, Whittington et al. (2006) ont montré des différences de flaveur sur de la viande d'agneaux ayant pâturent des types de couverts très différents. Ils ont comparé de la viande issue d'agneaux de race Suffolk Mule élevés et finis (pendant au moins 100 jours) sur une prairie peu diversifiée à base de ray-grass anglais (traitement témoin ; 10 espèces) ou bien sur des prés

salés (31 espèces) à de la viande issue d'agneaux de race Scottish Blackface élevés et finis sur des landes à bruyères (51 espèces) ou sur des parcours très diversifiés (60 espèces). Le gras des agneaux élevés sur les parcours les plus diversifiés avait développé plus d'odeurs anormales et la flaveur "agneau" avait été jugée plus forte. L'interprétation des résultats reste toutefois délicate du fait là encore de la confusion d'effet liée notamment à la race.

Conclusion - Les études sont encore peu nombreuses dans ce domaine. Elles ont surtout pointé le rôle de l'identité spécifique en mettant en évidence l'apparition d'effets indésirables sur la flaveur de la viande due à la présence d'une espèce végétale, comme par exemple le trèfle blanc et la luzerne ou l'influence des tanins, sur la réduction de la biosynthèse ruminale de composés responsables de flaveurs désagréables ou de la couleur. Le rôle de la diversité floristique bien qu'exploré dans une étude n'a pu être explicitement démontré.

2.2.3. Services produits hors revenu agricole direct

Cette section concerne des services qui ne sont pas les produits commerciaux directs de l'agriculture, mais reçoivent ou sont susceptibles de recevoir une rémunération dans le cadre du tourisme, de subventions agri-environnementales, de marchés alternatifs, ou inversement de faire l'objet de taxation ou de sanctions (voir Chapitre 4). Dans la terminologie du Millennium Ecosystem Assessment (2003), il s'agit d'un ensemble de services de production (eau), de régulation, de support et culturels.

2.2.3.1. Disponibilité en eau (potable, irrigation, hydro-électricité, industrie...)

Les effets de la biodiversité des plantes et des organismes du sol sur la disponibilité en eau pour les cultures ont été traités au titre des services intrants de l'agriculture (Section 2.2.1.2.). La disponibilité en eau pour le reste des activités de la société dépendra de la quantité d'eau disponible à la sortie des parcelles et du paysage agricole. Outre les fonctions abordées pour les aspects ressources pour l'agriculture interviennent les effets du paysage agricole sur le drainage profond et sur la quantité d'eau disponible à l'exutoire.

Nous avons vu dans la section 2.2.1.2 que soit les couverts de biomasse importante, résultant éventuellement d'une plus forte richesse spécifique et en particulier de la présence de légumineuses, soit le mélange de plusieurs types fonctionnels de plantes, notamment avec des profondeurs d'enracinement diversifiées et/ou des phénologies différentes permettent une meilleure exploitation de la ressource hydrique au niveau de la parcelle, donc une plus forte évapotranspiration et une diminution du ruissellement et du drainage profond. Le flux à l'exutoire sera donc d'autant plus faible qu'on aura une plus grande diversité fonctionnelle de la végétation dans la parcelle. Il en résulte un **antagonisme** entre un service d'augmentation de la ressource hydrique pour la production agricole et une éventuelle demande de services au-delà du paysage agricole. De même, la présence d'éléments boisés dans le paysage (haies, bosquets, couvert forestier en tête de bassin versant), et leur hétérogénéité spatiale diminuent l'écoulement à l'exutoire et donc la ressource pour des utilisations externes (revue par Brauman et al. 2007; Viaud et al., 2004). On notera enfin que les communautés de succession secondaire post-culturelle, en particulier les premières phases ligneuses, sont particulièrement consommatrices d'eau car en croissance rapide donc avec forte une transpiration, donc leur accroissement dans le paysage limite d'autant les ressources en eau à l'exutoire (Debussche et al., 1987). En montagne, le passage d'alpages à des formations ligneuses basses après abandon du pâturage peut néanmoins conduire à une augmentation du drainage profond (Tasser & Tappeiner, 1995; Körner, 2004) en relation avec l'augmentation de volume racinaire des ligneux par rapport aux tapis graminéens.

Brauman et al. (2007) soulignent que les effets de la végétation sur les flux hydriques en conditions moyennes ne sont probablement pas prédictifs des effets en **conditions extrêmes**, qui sont très mal connus. On notera simplement que des effets de la diversité végétale qui pourront être dommageables à la disponibilité en eau à l'exutoire pourront potentiellement devenir positifs en conditions extrêmes comme pour limiter les crues.

Conclusion - En conditions moyennes, la diversité végétale dans les parcelles et le paysage agricoles joue probablement un rôle négatif sur la ressource en eau à l'échelle régionale. Cet effet peut potentiellement devenir un service en conditions extrêmes.

2.2.3.2. Qualité des eaux

. Effets de la diversité végétale sur la qualité des eaux

A l'échelle de la parcelle

Une dizaine d'études expérimentales sur des communautés synthétiques de prairies ont analysé les pertes en nitrates par lessivage, ou les ont inférées par des mesures de teneurs en nitrates dans le sol

(Tilman et al., 1996; Hooper & Vitousek, 1997; Hooper & Vitousek, 1998; Symstad et al., 1998; Mulder et al., 2002; Scherer-Lorenzen et al., 2003; Palmborg et al., 2005; Spehn et al., 2005 pour les 8 sites du dispositif BIODEPTH, Oelmann et al., 2007). Dans tous les cas le facteur de contrôle principal de la perte par lessivage est avant tout le recouvrement. Les effets potentiels de la diversité végétale auront donc lieu principalement via ses effets sur le recouvrement et la biomasse totale. Le second facteur déterminant est l'abondance des légumineuses, qui augmente généralement les pertes de nitrates, bien que pas toujours (Oelmann et al., 2007). Dans cette étude, la présence de graminées, au contraire, était responsable de la perte de nitrate dans les lessivats, vraisemblablement à cause de leur faible demande pour la croissance. Cependant, des mélanges diversifiés, avec une variété de graminées et de dicotylédones associées aux légumineuses peuvent permettre de réduire l'effet négatif des légumineuses sur la qualité des eaux, notamment par des complémentarités entre espèces et surtout en groupes fonctionnels dans leur utilisation de l'azote (voir 2.2.1.3). **La réponse du lessivage de nitrate à la diversité végétale est donc non-linéaire, avec un fort effet à faibles valeurs de diversité.**

Conformément à ces résultats, les nombreux essais agronomiques où sont utilisées des **cultures de couvertures** montrent une amélioration de la qualité des lessivats sous l'effet des couvertures qui ont une croissance active pendant les périodes où le sol serait sinon nu (ou peu recouvert) (revue par Dinnes et al., 2002). Le risque de dégradation avec une couverture de légumineuses uniquement, utilisé pour leurs bénéfices fertilisants, est réduit lorsqu'elles sont mélangées à des graminées (Alvarez et al., 1998). L'utilisation d'une **culture de couverture mélangée** permet donc non seulement de diminuer la fertilisation minérale sans perte de rendement, mais aussi de réduire la perte de nitrates, en moyenne de 40% par rapport à une culture conventionnelle. (méta-analyse par Tonitto et al., 2006). Dans la rotation culturale, l'introduction d'une **culture intermédiaire** (culture installée entre deux cultures principales) a pour premier objectif la préservation de l'environnement (limitation des pertes par lixiviation, protection contre l'érosion, on parle alors d'engrais vert ou de Culture Intermédiaire Piège à Nitrates, CIPAN) dans les cas où la période d'interculture est longue (cas typique d'une succession céréale à paille-Maïs ou Betterave) et, beaucoup plus rarement, une intensification de la production en "glissant" entre deux cultures principale une culture fourragère à cycle court (cas de certain systèmes fourragers intensifs, où l'on cultive un ray-grass entre un blé et un maïs. On parlait autrefois de culture dérobée). L'utilisation de cultures intermédiaires pièges à nitrates (CIPAN) en périodes automnale et hivernale apparaît comme une pratique indispensable au contrôle des pertes de nitrate vers les eaux souterraines dans les systèmes de grande culture des régions tempérées (Meisinger et al., 1991). En plus de leurs effets bénéfiques sur le lessivage des nitrates, les cultures intermédiaires ont un effet positif sur la prévention de l'érosion des sols et sur l'activité biologique. Des expérimentations de longue durée ont aussi montré que l'introduction systématique de cultures intermédiaires augmente légèrement le taux d'azote organique total, la minéralisation et le rendement de la culture principale, tout en réduisant significativement la concentration en nitrates de l'eau drainée (Mary et al., 2002). La gestion des cultures intermédiaires porte sur le choix des espèces, les dates de semis et de destruction, le mode de destruction, en relation avec les cultures précédentes et suivantes dans la rotation. Pour optimiser ces techniques, on cherche à maximiser l'absorption de l'azote, particulièrement dans les horizons profonds, tout en minimisant la consommation d'eau, particulièrement sous climat sec. On cherche enfin à favoriser la minéralisation de l'azote piégé par la CIPAN, et son utilisation par la culture suivante. Il n'y a pas de recette standard : tout dépend des conditions de sol et de climat et de la nature du système de culture pratiqué. Enfin, la complémentarité des profondeurs d'enracinement au cours de la **rotation culturale** permet de limiter les pertes d'azote par lixiviation. Une revue de Karlen et Sharpley (1994) montre le rôle fondamental de l'ordre dans lequel les cultures apparaissent dans la succession.

Conclusion - La diversité végétale utilisée de manière contemporaine (prairies et cultures diversifiées) ou au cours du temps (cultures de couverture, cultures intermédiaires, rotation culturale) permet de contrôler le lessivage de nitrates via ses effets positifs sur le recouvrement et la biomasse, et dans certains cas via l'utilisation complémentaire de la ressource azotée entre espèces et entre groupes fonctionnels. La composition fonctionnelle joue un rôle primordial, en particulier la présence de légumineuses. L'utilisation de couverts mélangeant légumineuses et graminées permet d'optimiser les gains sur le rendement tout en minimisant le lessivage des nitrates.

A l'échelle du paysage

La perte de nitrate dans les cours d'eau est proportionnelle au recouvrement de différents types d'usage du sol dans les bassins versants, avec des pertes décroissant avec la proportion de couvert forestier ou de prairies naturelles et croissant avec la proportion de cultures (Thiébaud et al., 2001; Lefèbre et al., 2007). L'utilisation de couverts de piégeage et de structures linéaires (bandes enherbées, haies) pour intercepter et piéger les flux de nitrates permet de réduire significativement la pollution des cours d'eau et des nappes (Caubel-Forget et al., 2001; Viaud & Mérot, 2002). Toutefois, les études portant spécifiquement sur l'effet des haies bordant les parcelles sur le piégeage et le recyclage des éléments minéraux provenant des cultures sont peu nombreuses. Des travaux menés en Pologne ont ainsi montré que les haies pouvaient limiter de façon très efficace la pollution en ions nitrates des eaux souterraines et de ruissellement, grâce aux éléments minéraux lixiviés et lessivés qu'elles remobilisent. Ainsi, concernant l'azote, elles peuvent absorber 85% des molécules de nitrates lixiviées provenant des cultures. Après la chute des feuilles, ce sont en moyenne 70 kg d'azote qui sont ainsi à nouveau disponibles pour la culture sur une bande de 1 mètre le long d'une haie, et entre 2 et 5 kg d'azote à 10 mètres de la haie (Ryszkowski & Kędziora, 2007).

Conclusion - A l'échelle du paysage, la perte de nitrate dans les cours d'eau et les nappes phréatiques croît avec la proportion de cultures et décroît avec la proportion de couvert forestier, de prairies naturelles et de zones de piégeage (bandes enherbées, haies, ripisylves) qui s'avèrent efficaces pour réduire significativement la pollution azotée. Les haies remobilisent certains éléments lixiviés et lessivés, essentiellement l'azote, qu'elles peuvent redistribuer sur les parcelles agricoles avec la chute des feuilles.

. Intérêt de la biodiversité microbienne pour la rétention des nitrates dans les sols

Si la fixation d'azote peut être imputée à un nombre relativement réduit et actuellement identifié de groupes microbiens (cyanobactéries, fixateurs symbiotiques et fixateurs libres) (Barrios, 2007; Vessey et al., 2005) les autres processus semblent répartis de manière plus diffuse dans de nombreux groupes, parmi lesquels les archaebactéries dont on ignorait le rôle dans la nitrification jusqu'à un passé récent (Leininger et al., 2006). Or la nitrification est une étape conduisant à la formation de nitrates, indispensables à la nutrition des plantes mais susceptibles d'être lessivés par les eaux et de s'accumuler dans les nappes. Cependant peu d'information sont accessibles concernant la diversité des communautés bactériennes nitrifiantes, les groupes des *Nitrosospira* sp., *Nitrobacter* sp. et *Nitrosomonas* sp. étant souvent rencontrés, pas forcément ensemble d'ailleurs, dans les sols agricoles (Le Roux et al., 2007; Nicolaisen et al., 2004; Yuan et al., 2005). Le gène codant pour une sous unité de l'enzyme ammonium mono-oxygénase (*amoA*) a été utilisé pour évaluer la diversité des communautés bactériennes nitrifiantes des études citées précédemment. Ce gène a également été mis en évidence chez les *Crenarcheota* (un groupe d'archéobactéries). Une analyse d'échantillons de sols agricoles a révélé que son occurrence est 3000 fois plus importante dans ce groupe que dans les eubactéries jusqu'à présent considérées ce qui met en lumière un rôle important des archaebactéries dans le processus et leur possible contribution à l'accumulation de nitrates dans les sols, puis dans les eaux (Leininger et al., 2006). **Il n'y a cependant pas d'étude établissant de lien causal ou simplement corrélatif entre la diversité des communautés bactériennes impliquée dans la nitrification et la présence de nitrates dans les eaux souterraines.**

Par contre, plus de travaux portent sur la dénitrification qui est un processus respiratoire microbien au cours duquel les oxydes d'azote sont utilisés comme accepteur terminal d'électrons lorsque l'oxygène est limitant (Dambreville et al., 2006; Wertz et al., 2006; Wolsing & Prieme, 2004). Cette réduction des nitrates en azote gazeux par dénitrification (Figure 2.2-27.) est l'étape qui permet d'équilibrer le cycle de l'azote et d'éviter l'accumulation de nitrates dans les sols (Deiglmayr et al., 2006), l'eau des stations d'épuration (Ramdhani & Bux, 2007) et des formes combinées dans la biosphère en compensant les entrées dues à la fixation biologique et industrielle. Ce processus est cependant aussi le principal responsable des émissions de N_2O , gaz impliqué à la fois dans l'effet de serre et la décomposition de la couche d'ozone stratosphérique (Bouwman, 1996; Sharma et al., 2006). Il est donc nécessaire de s'assurer que les communautés bactériennes dénitrifiantes conduisent le processus de dénitrification à son terme (N_2).

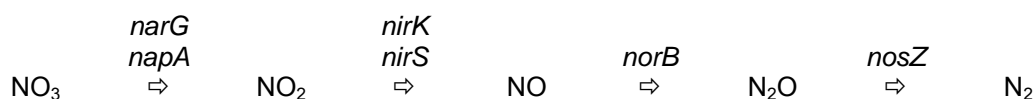


Figure 2.2-27. Chaîne de la dénitrification : les gènes *narG*, *napA*, *nirK*, *nirS*, *norB* et *nosZ* codent pour les enzymes impliquées dans les différentes phases de la dénitrification

Comme dans le cas de la fixation d'azote, la diversité de la communauté microbienne impliquée dans la fonction de dénitrification peut être estimée en évaluant la diversité d'un gène ou d'un groupe de gènes impliqués dans cette fonction. Ainsi, sur l'ensemble des études conduites et citées ci-dessus, il apparaît qu'une grande diversité est observée en ce qui concerne la distribution des gènes *narG* codant pour la nitrate réductase au sein de la communauté bactérienne incluant, comme dans le cas de la production de nitrates, une contribution importante des archaebactéries dans le processus (Bru et al., 2007). Cette distribution assure une **redondance fonctionnelle** importante, notamment vis-à-vis des variations de concentration en nitrate et une stabilité de la fonction (Deiglmayr et al., 2006).

*Conclusion - Il n'y a pas de lien établi entre la diversité des communautés bactériennes impliquées dans la nitrification et la présence de nitrates dans les eaux souterraines. En revanche, une grande diversité est observée en ce qui concerne la distribution des gènes *narG* (codant pour la nitrate réductase) au sein de la communauté bactérienne incluant, comme dans le cas de la production de nitrates, une contribution importante des archaebactéries. Cette distribution assure une redondance fonctionnelle importante, notamment vis-à-vis des variations de concentration en nitrate et une stabilité de la fonction.*

. Intérêt de la biodiversité microbienne pour la biodégradation de xénobiotiques agricoles (et autres)

La diversité des communautés microbiennes correspond un formidable réservoir de gènes et de fonctions dont l'intérêt peut se révéler en réponse à l'utilisation de pesticides dans les parcelles agricoles et peut conduire à l'accumulation de molécules délétères dans les sols. Ainsi, les premiers apports de lindane, insecticide organochloré, dans l'environnement, se traduisaient par une diminution significative de la densité des microorganismes du sol (Ahmed et al., 1998). En réponse à cette pression de sélection nouvelle (la molécule synthétisée par l'homme n'avait pas exercé de pression de sélection préalable), la communauté microbienne a mobilisé ses ressources génétiques et dégrade cette molécule, le niveau de dégradation étant plus important dans la rhizosphère que dans le sol nu et permet ainsi la croissance de plantes indemnes de résidus (Kidd et al., 2007). Des travaux récents suggèrent fortement qu'un gène de dégradation du lindane a pu se constituer *de novo* en quelques décennies par combinaison de matériel génétique issu de différentes espèces microbiennes dans le sol (Boubakri et al., 2006). Ceci illustre à quel point la grande diversité microbienne peut être utile pour le fonctionnement des écosystèmes.

De la même manière, mais par des mécanismes évolutifs différents, la microflore des sols agricoles s'est adaptée à la dégradation d'herbicides tels que l'atrazine (Martin-Laurent et al., 2004; Rhine et al., 2003). Les sols recevant régulièrement de l'atrazine montrent une accélération de la dégradation de l'herbicide (Piutti et al., 2002). Une grande diversité de bactéries dégradant l'atrazine a été isolée de sol ayant été en contact avec ce composé, en particulier des sols cultivés en maïs. Ces bactéries sont phylogénétiquement diverses et montrent des combinaisons différentes des gènes cataboliques dont certains peuvent être localisés sur des plasmides différents, suggérant que la communauté bactérienne dégradant l'atrazine est toujours en évolution (Martin-Laurent et al., 2006). Un des mécanismes de cette évolution serait le transfert horizontal de gène entre microorganismes partageant la même niche bien que phylogénétiquement différents (Devers et al., 2005).

Le réservoir de gènes que constitue la biodiversité des microorganismes, l'aptitude à transférer horizontalement des gènes indépendamment des barrières spécifiques et leur relativement faible temps de génération aboutissent à une vitesse évolutive particulièrement importante leur permettant de répondre et de s'adapter rapidement aux variations des conditions environnementales. Cet ensemble de caractéristiques propres à la diversité microbienne permet d'envisager la bioremédiation des sols

agricoles mais également ceux de sites industriels ou urbanisés recevant des xénobiotiques (hydrocarbures aromatiques polycycliques= PAH) dans le cadre d'un service écologique bénéfique pour l'écosystème (Ambrosoli et al., 2005). Cette bioremédiation microbienne peut être associée à une phytoremédiation pour amplifier le potentiel de dégradation naturelle de ces xénobiotiques (Taghavi et al., 2005).

Conclusion - Le réservoir de gènes que constitue la biodiversité des microorganismes, l'aptitude à transférer horizontalement des gènes indépendamment des barrières spécifiques et leur relativement faible temps de génération aboutissent à une vitesse évolutive particulièrement importante chez les microorganismes leur permettant de répondre et de s'adapter rapidement aux variations des conditions environnementales. Dans le même temps, une grande diversité constitue un mécanisme d'autorégulation, sorte de pouvoir tampon interne, contre l'émergence et l'absence de contrôle d'une population (d'un génotype) invasive. Elle fournit l'assurance de services attendus aussi bien dans le domaine de la biodégradation de xénobiotiques délétères à terme que pour l'ensemble des domaines dans lesquels les microorganismes sont des éléments clés.

. Conclusion générale

La biodiversité végétale utilisée de manière contemporaine (prairies et cultures diversifiées) ou dans le temps (cultures de couverture, cultures intermédiaires, rotations culturales) joue un rôle primordial dans le contrôle de la qualité des eaux, en particulier via la diversité fonctionnelle *sensu lato*. A l'échelle du paysage, la pollution par les nitrates est sous le contrôle du recouvrement en prairies permanentes et en éléments boisés. Il n'y a pas de lien établi entre la diversité des communautés bactériennes impliquée dans la nitrification et la présence de nitrates dans les eaux souterraines. Ceci est la conséquence de la forte redondance fonctionnelle des communautés bactériennes, et ce malgré une forte diversité génétique au sein de ces communautés. Inversement, la forte diversité génétique des microorganismes s'avère être une ressource importante pour la dégradation des xénobiotiques.

2.2.3.3. Régulation du climat global et régional

. Séquestration du carbone

(a) Diversité végétale et cycle du carbone

La séquestration du carbone est un enjeu environnemental clé pour l'agriculture et en particulier pour la gestion des prairies dans un contexte de changement global (Soussana et al., 2007; Soussana & Lüscher, 2007). La séquestration du carbone n'est pas que le résultat de la productivité primaire, donc on ne peut pas déduire une augmentation de séquestration avec la diversité spécifique des prairies, de celle de l'augmentation de productivité (voir 2.2.2.1.). Il sera donc nécessaire pour évaluer les effets nets de la diversité de considérer l'ensemble des processus déterminant la productivité nette de l'écosystème : productivité primaire nette, libération de carbone labile dans la rhizosphère, respiration des plantes et du sol, effets sur le microclimat, et décomposition (Catovsky et al., 2002; Eviner & Chapin, 2004; Dorrepaal, 2007), par des mesures individuelles de ces effets, et un calcul de bilan.

Les effets de la diversité des communautés végétales sur la séquestration du carbone n'ont été quantifiés explicitement que par une étude expérimentale. Dans des prairies pérennes issues de succession post-culturelle sur sol pauvre en nutriments la séquestration de carbone dans le sol et les racines pendant une décennie augmente selon une fonction logarithmique de la diversité spécifique, et ce de manière durable entre années (Tilman et al., 2006). Cet effet est **lié à l'augmentation de productivité primaire sous l'effet notamment de la fertilisation par fixation atmosphérique des légumineuses**, en moyenne plus abondantes dans les prairies les plus riches en espèces. Il est également lié à la présence non seulement des légumineuses, mais aussi des **graminées en C₄**, qui par leur activité estivale peuvent bénéficier de la fixation d'azote atmosphérique. On aurait donc non seulement des effets de la **présence de ces deux groupes fonctionnels**, mais un bénéfice de leur **complémentarité** à la fois phénologique et de morphologie racinaire (Fornara & Tilman, 2008).

Concernant la **décomposition des litières**, nous avons vu que ce n'est pas la diversité spécifique (ou fonctionnelle) au sens purement quantitatif du terme qui augmente la décomposition des litières, mais la composition chimique des espèces, et les éventuelles interactions (positives ou négatives) biochimiques entre litières de différentes espèces qui déterminent la vitesse de décomposition (voir 2.2.1.3). La présence de légumineuses, en prairie ou comme culture de couverture, peut favoriser la décomposition, alors que la présence d'espèces avec de fortes teneurs en composés secondaires, dont en particulier la lignine, a un effet inhibiteur.

Nous également avons vu dans les analyses précédentes que les traits fonctionnels des espèces sauvages ou cultivées, ou leur moyenne à l'échelle de la communauté peuvent influencer sur la **stabilisation de la matière organique du sol** (voir 2.2.1.1). Les bénéfices d'une complémentarité fonctionnelle entre espèces, concernant en particulier leur système racinaire, peuvent être exploités lors des rotations culturales, avec des répercussions positives de l'échelle de la parcelle à celle du paysage agricole.

Deux études ont quantifié les effets de la diversité végétale, en combinaison avec la fertilisation en CO₂, sur la **respiration des sols** (Stocker et al., 1999; Craine et al., 2001). Dans une expérimentation sur les prairies américaines (BioCON), la respiration (flux de CO₂) augmentait avec la diversité spécifique, et ce quelle que soit la teneur en CO₂ atmosphérique ou la fertilité (Craine et al., 2001). La cause principale de cette augmentation était l'augmentation de biomasse, en particulier racinaire. Ce résultat est corroboré par les mesures sur un dispositif sur prairie calcaire en Suisse, où la variabilité interannuelle des effets de la diversité spécifique sur la respiration du sol était entièrement déterminée par son effet sur la production de biomasse (Stocker et al., 1999).

Par ailleurs, quelques études ont mis la fixation de carbone, et les différents éléments du cycle du carbone, en relation avec les traits fonctionnels des plantes. La teneur en carbone total des sols a été reliée à la valeur moyenne pondérée des traits foliaires de friches méditerranéennes (Garnier et al., 2004). Ce sont ainsi les traits des espèces les plus abondantes (par ex. les deux espèces dominantes) qui déterminent la séquestration du carbone dans le sol. Conformément à ceci, une analyse plus fine sur l'expérimentation BioCON a montré que la respiration de carbone non labile par le sol était contrôlée par l'identité des espèces et par leurs traits fonctionnels (biomasse totale et teneur en azote des racines). Cependant, ces relations entre traits fonctionnels végétaux et composantes du cycle du carbone, ou entre ces composantes elles-mêmes, sont encore mal connues, et peuvent s'avérer complexes (Eviner & Chapin, 2004). Par exemple les relations entre respiration du sol et caractéristiques chimiques des litières (rapport C/N ou lignine/N) peuvent varier au cours de la saison de végétation.

La contribution des espèces ligneuses à la séquestration du carbone dans les prairies et les parcours est un cas particulier d'influence de la composition fonctionnelle sur le cycle du carbone. Sa pertinence devient particulièrement importante dans le cadre de l'enfrichement suite à l'abandon des activités agricoles ou pastorales. Aux Etats-Unis Jackson et al. (2002) ont montré que la prévalence des ligneux dans les prairies ou parcours sous climat plus humide (précipitations > 600 mm annuels) diminuait la séquestration du carbone dans les sols. Ce résultat est contredit par d'autres études (Hibbard et al., 2003; Smith & Johnson, 2004), et il reste une grande incertitude quant aux conséquences pour la séquestration du carbone de la colonisation par les ligneux bas (Asner et al., 2004). Dans les prairies de montagnes, on observe soit une augmentation des teneurs en C des sols (Massif Central ; Prévosto et al., 2006), soit une absence d'effet (Pyrénées ; Montané et al., 2007). Il semble aussi que la colonisation par des arbustes de la famille des légumineuses puisse conduire à une remobilisation du carbone récalcitrant du sol des prairies, produisant un effet net de source de carbone (Montané et al., 2007). L'absence d'effets génériques peut être attribuée à la multiplicité des processus en jeu, chacun pouvant être influencé plus ou moins fortement, si bien que le bilan peut être positif ou négatif.

En revanche, dans les paysages dont les ligneux sont une composante importante, comme par exemple les parcours, la possibilité d'émissions de carbone via les incendies présente un risque. Celui-ci est en particulier lié à la composition fonctionnelle des couverts de sa biomasse (qui elle-même est influencée par la biodiversité) (voir 2.2.3.5). D'autre part, la propagation des incendies dépend de l'hétérogénéité spatiale du paysage, et si l'enfrichement peut être favorable à la séquestration du carbone, il augmente aussi ce risque.

Conclusion - La séquestration du carbone est un enjeu important pour l'agriculture et en particulier pour la gestion des prairies permanentes dans le cadre du changement global. Au-delà des effets directs de la gestion, la diversité végétale pourrait favoriser le stockage du carbone via les effets positifs de la richesse spécifique, de la présence de légumineuses, et éventuellement de complémentarités fonctionnelles entre espèces ou groupes fonctionnels sur la production de biomasse (voir 2.2.2.1). La composition fonctionnelle influe aussi sur la décomposition et la stabilisation de la matière organique. Cependant, les effets nets de la richesse spécifique sur le stockage du carbone ne sont pas prévisibles car on observe aussi un effet positif sur la respiration du sol, et que la diversité végétale n'a pas d'effet systématique sur la décomposition des litières (voir 2.2.1.3). Il n'y a de plus que très peu d'études pour appréhender ce bilan. Comme pour les différents processus impliqués dans le cycle du carbone, on peut néanmoins attendre un effet important des traits fonctionnels des espèces dominantes. Quoiqu'il en soit, les effets de la biodiversité végétale et microbienne seront toujours négligeables en regard de ceux des pratiques.

(b) Diversité de la pédofaune et cycle du carbone

A notre connaissance, une seule publication traite des effets de la diversité de la pédofaune sur les émissions de gaz à effet de serre. Expérimentalement, Speratti et Whalen (2008) n'ont pas mesuré d'effet de la composition spécifique et en groupe fonctionnel des vers de terre sur les émissions de N₂O. Toutefois, la production de N₂O se fait essentiellement par dénitrification en présence de *Lumbricus terrestris* (anécique) alors qu'elle se fait essentiellement par nitrification en présence d'*Aporrectodea caliginosa* (endogé). De plus, dans cette expérience, en microcosmes, plus de N₂O était produit par dénitrification dans les traitements où les deux espèces étaient présentes simultanément que lorsque seulement une espèce était présente. Ces différences peuvent avoir pour origine des modifications des communautés microbiennes nitrifiantes et dénitrifiantes dans les différentes structures créées par les vers de terre comme les galeries et les turricules (déjections) dont les caractéristiques varient en fonction des espèces de vers.

Conclusion - Les effets de la diversité de la pédofaune sur l'émission de gaz à effet de serre ne sont quant à eux pas documentés.

(c) Diversité microbienne et cycle du carbone

Séquestration du carbone dans les sols

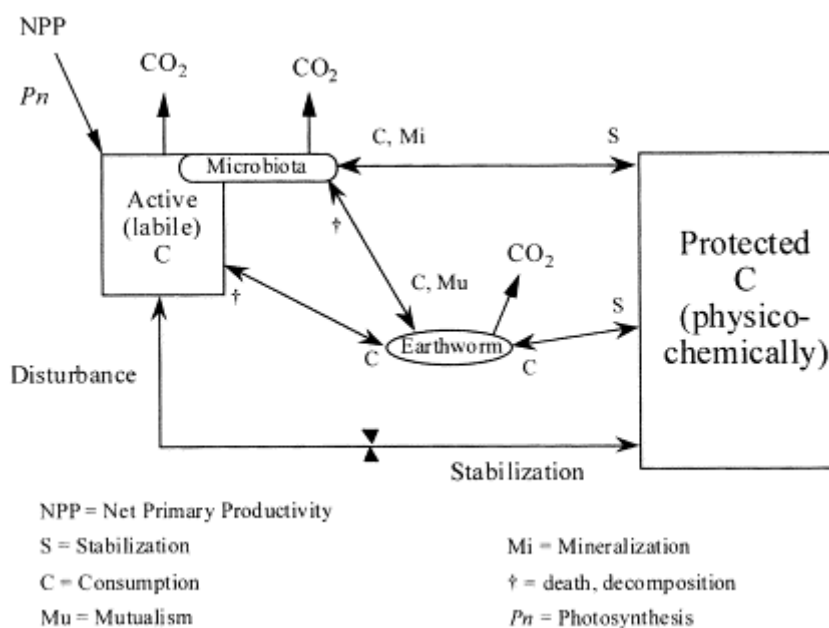
La contribution microbienne au stockage du C est gouvernée par les interactions entre la quantité de biomasse microbienne, la structure et les rapports d'abondance des communautés bactériennes et fongiques, les produits organiques issus de leurs activités et les propriétés du sol telles que la texture, la teneur en argile, la distribution de la taille des pores et la dynamique des agrégats (Figure 2.2-28.) (Six et al., 2006). Les **changements dans l'abondance relative et l'activité des bactéries et des champignons** peuvent affecter significativement le cycle du C et le stockage du C du fait, essentiellement, de la physiologie et des interactions différentielles de ces deux communautés microbiennes avec les propriétés physicochimiques du sol. Le turnover du C dans un sol où la communauté fongique est très importante est plus faible parce que les champignons incorporent plus de C dans leur biomasse que les bactéries et parce que les parois cellulaires des champignons sont plus complexes que celles des bactéries (Dix & Webster, 1995). Il n'y a cependant pas de preuve que les champignons aient une efficacité supérieure à celle des bactéries dans l'utilisation du C (Thiet et al., 2006). Les polysaccharides extracellulaires d'origine fongique et les hyphes sont directement responsables de la formation des macroagrégats du sol (Bossuyt et al., 2001). Ces derniers protègent la matière organique qu'elle soit d'origine végétale ou microbienne. Le matériel organique lié aux agrégats se décompose plus lentement (Six et al. 2000). Ainsi l'agroécosystème sol hébergeant une communauté fongique importante (labour réduit ou absence de labour) peut avoir une quantité de C retenu plus importante que le sol dans lequel cette communauté est réduite (labour conventionnel) (Bailey et al., 2002). D'une manière plus générale, la biomasse microbienne et les rapports d'abondance entre les communautés bactériennes et fongiques, de même que la concentration en

matières organiques d'origine microbienne sont affectés par les rotations, le labour, les amendements organiques, les plantes de couverture (Bailey et al., 2002; Six et al., 2006).

Encadré 2.2-9. Les services hors revenu agricole de la faune du sol

Organismes édaphiques et séquestration du Carbone (sol et végétation)

Le mécanisme de séquestration du carbone (C) correspond à l'incorporation dans le sol du C préalablement fixé par la photosynthèse dans la biomasse végétale. Cette incorporation intervient lors de la décomposition des résidus organiques sous l'action de différents organismes édaphiques. Les effets à petite échelle des invertébrés du sol influencent ce mécanisme en le prolongeant parfois sur de longues périodes de temps, modifiant le processus de décomposition et augmentant ainsi le temps de résilience des composés organiques dans le sol (Lavelle et al. 2006). La drilosphère agit par exemple comme un véritable système régulateur sur le C (voir figure ; Brown et al., 2000)). Les vers de terre ont donc une action très importante sur les stocks de C au niveau des sols. Une seule espèce de vers de terre anécique peut ainsi induire le stockage de près de 9 tonnes de C ha⁻¹ an⁻¹ dans les pâturages intensifs de Colombie orientale (Decaëns et al., 1999). Toutefois, les organismes du sol sont également sensibles aux modifications du climat, et il a par exemple été démontré que l'augmentation des températures pouvait augmenter l'activité des enchytréides et finalement conduire à une dégradation plus rapide du C séquestré dans les sols (Briones et al., 2007). Les systèmes de régulation ayant pour acteurs la faune du sol sont donc eux-mêmes soumis à des systèmes de contrôle rétroactifs agissant à plus large échelle.



Effet des vers de terre et des microorganismes sur les pools de C actifs et protégés. La taille des figures représente la contribution approximative de chaque pool au C total du sol. Les vers sont considérés séparément du pool de C actif pour des raisons graphiques, mais également parce qu'ils interviennent sur les mécanismes de contrôle dans la protection et la minéralisation du C (Brown et al., 2000)

Purification de l'eau et des sols : biodégradation des xénobiotiques

Il a été démontré ex-situ que la faune du sol pouvait contribuer à une dégradation plus rapide de certains polluants organiques dans les sols, comme les HAP (Ma et al., 1995). Une augmentation du nombre d'espèces ou de groupes trophiques au niveau de la mésofaune permettrait une dégradation plus rapide (Cortet et al., 2006). Les mécanismes sont probablement indirects à travers l'activation de la microflore dégradante. Par ailleurs les vers de terre peuvent accroître la biodisponibilité des métaux dans les sols et pourraient jouer un rôle non négligeable dans la réhabilitation des sites pollués par les métaux lourds (Ma et al., 2002; Ma et al., 2006).

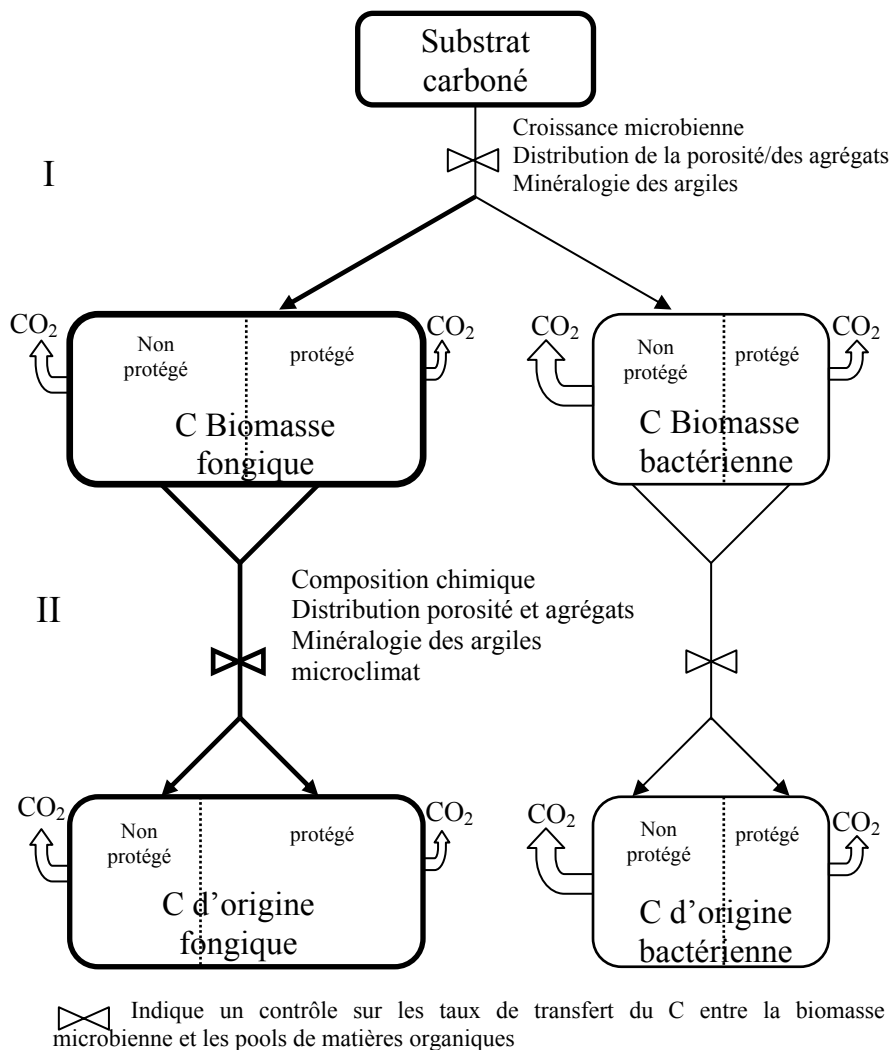


Figure 2.2-28. Diagramme conceptuel de la contribution microbienne à la séquestration du carbone dans les sols (d'après Six et al., 2006). La contribution microbienne au stockage du C est gouvernée par les interactions entre la quantité de biomasse microbienne, la structure et les rapports d'abondance des communautés bactériennes et fongiques, les produits organiques issus de leurs activités et les propriétés du sol telles que la texture, la teneur en argile, la distribution de la taille des pores et la dynamique des agrégats.

Ce diagramme conceptuel met en évidence la contribution microbienne à la séquestration du C dans l'agroécosystème. La taille des pools de C microbien est indiquée par la taille relative des boîtes et le taux relatif de transfert d'un pool à l'autre (incluant l'évolution du CO₂) est représenté par l'épaisseur des flèches. Dans l'étape I, le substrat C est partagé entre les biomasses bactérienne et fongique. La quantité de C incorporé dans la biomasse et les métabolites produits vs le C perdu sous forme de CO₂ est dépendant de l'efficacité de la croissance de la communauté microbienne. La biomasse bactérienne vs la biomasse fongique est également déterminée par le degré relatif de protection assurée par la matrice sol (caractérisée par la distribution de la porosité et de la taille des agrégats et par la nature et quantité d'argiles présentes). Dans l'étape II, le taux de transfert du C de la biomasse microbienne vers la matière organique transformée est influencé par i) la complexité chimique des produits microbiens, ii) la sensibilité du processus de décomposition aux conditions microclimatiques, iii) les différentes interactions entre les produits d'origine bactérienne et fongiques et iv) la matrice sol. Ce concept suppose un **rôle dominant de la communauté fongique pour produire un C plus stable et plus protégé** dans un environnement physique qu'elle contribue à rendre stabilisant pour la séquestration du C. (Six et al. 2006).

Exposés à des concentrations élevées en CO₂ pendant 6 ans à 9 ans, les différents sols testés présentent une augmentation relative de l'abondance des champignons dans un cas (Carney et al., 2007), une augmentation globale de la biomasse microbienne (+48%) et de la diversité bactérienne dans l'autre (Drissner et al., 2007) et généralement une plus grande activité des enzymes dégradant les substrats carbonés, ce qui conduit à une dégradation et une remobilisation de la matière organique entrant plus rapides que celles observées dans le sol soumis à un taux de CO₂ ambiant mais également un plus fort taux de minéralisation. L'augmentation du taux de CO₂ semble induire, suite à une modification de la structure des communautés microbiennes, une meilleure incorporation de la matière organique et donc un enrichissement du stock de C dans certains sols, mais cet effet serait tamponné par une activité accrue conduisant à la minéralisation dans d'autres sols (Carney et al., 2007; Drissner et al., 2007).

Conclusion - Le stockage du C est assuré par les microorganismes du sol. La composante de la diversité microbienne du sol qui importe, toutes choses égales par ailleurs, pour la séquestration du carbone dans les sols est l'importance relative des champignons par rapport aux bactéries. Les actions de gestion ou les changements globaux (CO₂, climat) influenceront aussi sur la séquestration du C via leurs effets sur le ratio champignons : bactéries. Ainsi l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique devrait stimuler les activités microbiennes et se traduire par une plus grande séquestration de C organique dans les sols, modulée par une activité minéralisatrice accrue.

Emissions de gaz à effet de serre

Contrairement à une idée reçue, les études de Philippe Rochette au Canada (Lemke et al., 2003; Rochette & Janzen, 2005) font état d'un écart significatif entre les calculs basés sur les normes du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) et les mesures disponibles, notamment en luzerne et soja. Il semble qu'en fait, les émissions de N₂O des légumineuses correspondent à des émissions de fond des sols agricoles. Les auteurs concluent qu'il n'y a pas d'émission spécifique de N₂O liée à la fixation symbiotique mais que, en l'absence de fertilisation azotée sur blé, la culture de céréale qui suit le pois émet plus de N₂O qu'un blé après un autre blé. En 2007, le GIEC a décidé de retirer la fixation azotée biologique des sources d'émissions dans les méthodes de calcul des inventaires d'émissions de GES.

Les références obtenues sur le pois protéagineux, comparativement à d'autres cultures en condition de plein champ, sont rares et ne prennent pas toujours en compte les émissions durant l'interculture (Xiong et al., 2002). D'autres résultats aux Etats-Unis montrent également qu'un sol sous culture de soja génère 3 à 4 fois moins de N₂O que sous culture de maïs recevant un fertilisant azoté (Parkin & Kaspar, 2006). Il n'y a pas de références en conditions européennes.

Conclusion - Contrairement à une idée reçue, les émissions de légumineuses sont plutôt inférieures à celles d'autres cultures et, parmi les légumineuses, les émissions mesurées lors de la culture de pois et pendant l'interculture qui suit semblent plutôt faibles. Cependant, il y a trop peu de références à ce jour pour conclure avec certitude, mais les tendances sont assez stables. Il reste cependant à évaluer les émissions liées à la dénitrification de l'azote issue de la décomposition des résidus, ce qui renvoie à la question de la quantité et à la nature de ces résidus de culture, en particulier au niveau de la rhizodéposition. Dans le cas des protéagineux comme le pois sec, la quantité d'azote des résidus laissés au champ est peu différente de celle des autres grandes cultures.

Conclusion sur la séquestration du carbone

La séquestration du carbone est un enjeu important pour l'agriculture dans le cadre du changement global. La gestion influe directement sur ce stockage, mais aussi via ses effets sur la diversité végétale et microbienne. Les effets de la richesse spécifique végétale ne peuvent pas être prédits de manière globale. Ceci est d'une part lié à la multiplicité des processus impliqués. D'autre part, ses effets peuvent être antagonistes entre processus, et sont pour plusieurs d'entre eux encore mal connus, de même que leur bilan. On peut néanmoins attendre un effet important des traits fonctionnels des espèces dominantes. De la même manière, pour les microorganismes du sol le ratio champignons/bactéries semble un indicateur important de la séquestration du carbone organique.

Diversité végétale et propriétés de surface

A l'échelle du patch de végétation (parcelle ou ensemble homogène de parcelles), la composition fonctionnelle des communautés définit leurs propriétés de surface qui déterminent les échanges d'énergie et d'eau avec l'atmosphère (Chapin, 2003; Díaz et al., 2006). Ce sont donc principalement les **traits des espèces dominantes**, et probablement pas la diversité quantitative qui importe. La seule étude expérimentale ayant quantifié les effets de la manipulation de la diversité d'une prairie permanente sur les flux de vapeur d'eau n'a d'ailleurs observé aucun effet significatif de la richesse spécifique (Stocker et al., 1999). Les traits et propriétés pertinentes qui en résultent sont : l'albédo, lié à la couleur et la complexité de la structure de la canopée ainsi qu'à sa phénologie, la hauteur et la densité (texture) des canopées, la quantité, la structure et la décomposabilité de leur litière (voir 2.2.1.3. pour les traits pertinents pour cette dernière). Par ailleurs, la **complexité de la structure des couverts** diminue l'albédo, augmente les turbulences, donc le mélange entre couches d'air et ainsi les échanges d'eau, de chaleur et de CO₂ avec l'atmosphère. En particulier, la présence de ligneux au sein des parcelles (parcours, enfrichement) ou en bordures modifie considérablement les échanges entre surface et atmosphère, et ceci même à faible densité.

A l'échelle du paysage, la structure spatiale des paysages influe sur les interactions entre surface et atmosphère (Peters et al., 2004; Díaz et al., 2005). En particulier la distribution spatiale des formations boisées ou ligneuses basses dans un paysage affecte le méso-climat *via* les flux hydrologiques et échanges thermiques à grande échelle, avec des effets pouvant aller jusqu'à une augmentation locale de la pluviosité au dessus des formations ligneuses au détriment des zones ouvertes de culture (Chambers, 1998; Eastman et al., 2001; Pielke & Avissar, 1990; Pielke, 2001; Chapin, 2003; Joffre et al., 1999; Joffre & Rambal, 2006). Il est actuellement admis que ces effets ne sont applicables que pour des échelles relativement vastes, la taille minimale de patch étant de l'ordre de 100 km². Cependant, des travaux de modélisation récents ont montré que l'hétérogénéité à fine échelle (zone de 5x5 km avec une résolution de 50 m), en contrastant un parcellaire homogène avec des structures d'hétérogénéité différentes (damier, linéaire), pouvait influencer les échanges verticaux et horizontaux de l'ensemble de la zone via le développement de circulations thermiques (Courault et al., 2006).

Conclusion - La biodiversité végétale influe sur la dynamique régionale du climat via ses effets sur la structure physique des couverts, de l'échelle de la parcelle à l'échelle régionale. Ces effets sont encore mal connus mais de manière générale ce sont d'une part les propriétés des espèces dominantes qui importent, et d'autre part l'hétérogénéité spatiale de l'échelle inter-parcellaire à l'échelle régionale.

2.2.3.4. Mitigation des incendies

L'inflammabilité est déterminée par la composition fonctionnelle des communautés, pour des conditions météorologiques données (revue par Lavorel & Garnier, 2002). Elle dépend notamment de la composition en formes de vie (graminées, ligneux bas, ligneux hauts), de l'architecture de la canopée et de la teneur en matière sèche des tissus végétaux, alors que, contrairement aux idées reçues, les composés volatiles ne jouent qu'un rôle marginal. L'inflammabilité d'un couvert peut être approximée par une fonction moyenne des inflammabilités de ses constituants (Grigulis et al., 2005), donc fonction des caractéristiques des espèces et de leurs abondances relatives. L'inflammabilité d'un couvert donné évolue en réponse aux conditions météorologiques courantes et récentes (dessèchement et sénescence des tissus) (Rothemel, 1972). L'invasion par des espèces exotiques fortement inflammables, en particulier des graminées, peut modifier radicalement les régimes d'incendies, en particulier sous climat méditerranéen (revues par D'Antonio & Vitousek, 1992; D'Antonio, 2000; Grigulis et al., 2005).

La structure spatiale des paysages affecte la propagation des incendies. Les résultats d'analyses historiques des régimes d'incendies (en particulier dans la péninsule ibérique) mettent en relation la progression des formations ligneuses avec l'augmentation des surfaces brûlées (Vásquez et al., 2002). Les analyses des relations entre hétérogénéité spatiale et propagation font appel à la modélisation. La fermeture des paysages par abandon de l'agriculture entraîne une augmentation de connectivité des

couverts inflammables (en particulier broussailles et formations ligneuses basses) qui favorise la propagation des incendies. En théorie, lorsqu'une proportion de 60% de couvert inflammable est atteinte, le paysage devient conducteur pour les incendies (Gardner et al., 1987). En pratique, avec une répartition des couverts non plus aléatoire mais agrégée, la connectivité peut se faire à partir de 30 à 40% de couvert inflammable (Turner et al., 1989; Lavorel et al., 1993). Il est important de noter que la connectivité augmente avec l'inflammabilité des couverts (Gardner et al., 1999). En particulier, dans des périodes de sécheresse extrême des couverts peu inflammables en conditions moyennes peuvent le devenir, et une faible connectivité initiale peut donner lieu à la propagation.

Les effets de la composition fonctionnelle des communautés et de l'hétérogénéité spatiale des paysages sur la mitigation des incendies ont des répercussions au-delà des dégâts matériels et des questions de sécurité humaine et des animaux d'élevage. En effet les incendies constituent une composante majeure du cycle du carbone dans les écosystèmes qui y sont sujets (écosystèmes méditerranéens, landes, certaines forêts de montagne), et la mitigation des incendies peut jouer un rôle essentiel dans sa gestion (inversement rien ne sert de gérer la biodiversité pour séquestrer le carbone si celui-ci sera par la suite libéré par les incendies). Les incendies modifient aussi profondément l'hydrologie des bassins versants en conduisant dans un premier temps (après disparition d'une grande quantité de biomasse ligneuse) à une forte sensibilité aux crues, puis à une très forte rétention de l'eau via la transpiration des couverts lors de la repousse, conduisant à une disponibilité réduite pour l'agriculture (service intrant) tout comme pour les utilisateurs hors des zones agricoles (service produit hors revenu agricole).

Conclusion - La mitigation des incendies est le fait de deux facteurs liés à la biodiversité végétale. D'une part l'inflammabilité dépend directement de la composition fonctionnelle de la végétation et de sa biomasse (qui elle-même est influencée par la biodiversité). D'autre part la propagation des incendies dépend de l'hétérogénéité spatiale du paysage. Enfin, ces deux facteurs interagissent directement dans la mesure où la connectivité du paysage est fonction de l'inflammabilité relative de ses différentes composantes. En pratique, l'enfrichement des paysages agricoles diminue leur résistance aux incendies via ces deux facteurs conjugués. Il en va de même pour l'invasion par des espèces exotiques très inflammables.

2.2.3.5. Santé des humains

. Diversité floristique et caractéristiques nutritionnelles des produits laitiers et carnés⁵

Trois types de composés jouant un rôle reconnu ou supposé sur la valeur nutritionnelle des produits animaux pour la santé humaine seront abordés dans cette partie : les acides gras, les caroténoïdes et les polyphénols. Les acides gras font l'objet d'un nombre extrêmement important de publications scientifiques récentes d'origine géographique très variée, portant sur leur concentration dans les rations et dans les produits animaux selon l'alimentation. La composition en acides gras du lait selon la nature des prairies a fait, en revanche, l'objet d'études essentiellement en France, en Suisse et en Belgique. En France, une synthèse récente a été réalisée sur les produits laitiers (Chilliard et al., 2007b). Sur la viande, très peu de travaux ont été menés sur cette problématique liée spécifiquement au type de prairie. A notre connaissance, il n'y a pas eu d'étude sur les bovins. Il faut souligner enfin, que si l'intérêt nutritionnel de certains acides gras spécifiques des produits animaux a été mis en évidence sur des modèles animaux, leurs effets cliniques n'ont pas encore été démontrés. Concernant les caroténoïdes et les polyphénols, les d'études en lien avec les prairies sont encore très rares. Leur intérêt nutritionnel est encore peu connu, et les recherches en relation avec la flore des prairies en sont à leurs balbutiements. Une synthèse récente a cependant été réalisée sur l'état des connaissances sur les caroténoïdes impliqués dans les fourrages et les produits animaux (Nozière et al., 2006).

⁵ Ce texte s'appuie très largement sur les contributions de Michel Doreau et Bruno Martin (INRA-URH) pour l'article de Productions Animales intitulé "Intérêt de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux", en préparation.

(a) Les acides gras

Les produits laitiers et carnés des ruminants sont généralement riches en acides gras saturés, et dans le cas des fromages, riches en sel. Pour cette raison, ils sont considérés, lorsqu'ils sont consommés en excès, comme des facteurs de risque pour les maladies cardiovasculaires (Grant, 1998). Bien que pauvres en acides gras poly-insaturés, ils contiennent néanmoins des acides gras insaturés de la série n-3 dits "oméga 3" et des acides gras spécifiques comme les acides linoléiques conjugués (CLA ou acide ruménique) dont les effets protecteurs vis-à-vis des maladies cardio-vasculaires ont été avancés. L'intérêt nutritionnel de certains acides gras spécifiques des produits laitiers et carnés n'a cependant été mis en évidence que sur des modèles animaux. Des effets hypocholestérolémiants des acides vaccénique et ruménique du lait ont été observés chez le lapin (Bauchart et al., 2007). Des résultats positifs sur des modèles cellulaires commencent également à apparaître, comme par exemple la mise en évidence d'effets antitumoraux des CLA de la viande (De la Torre et al., 2005, 2006). Par ailleurs, les acides gras insaturés dits "trans" des produits issus des ruminants seraient plutôt bénéfiques pour la santé humaine, contrairement à ceux de nombreuses margarines (Chardigny, 2007). Ces constatations incitent à orienter les conduites d'élevage de manière à optimiser la valeur nutritionnelle des produits laitiers et carnés des ruminants. La composition en acides gras peut être en effet modulée par l'alimentation de l'animal (Chilliard et al., 2008). En particulier, il est possible d'accroître la teneur en "oméga 3", en CLA et en acides gras trans, la concentration de ces deux familles d'acides gras étant positivement corrélée (Chilliard et al., 2007). L'accent est mis, ici, sur les variations de la teneur de ces acides gras successivement, dans les fourrages, dans les produits laitiers puis dans les produits carnés, en fonction du type de prairies pâturées par les animaux. L'encadré 2.2-10 rappelle succinctement la provenance et les étapes de transformations des acides gras dans le rumen et la mamelle.

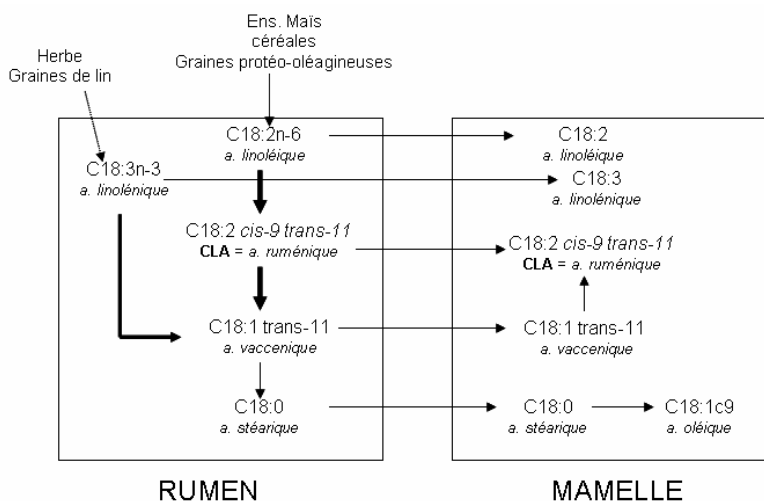
Les fourrages, à l'instar de la graine de lin, sont une source majeure d'acide linoléique (C18 :3 n-3) alors que l'acide linoléique dit "oméga 6" (C18 :2 n-6) est majoritaire dans l'ensilage de maïs, les céréales et différentes graines oléagineuses (tournesol, soja). L'herbe verte contient de 1 à 3% (de la matière sèche) d'acides gras totaux constitués de 50 à 75% d'acide linoléique. Les valeurs les plus élevées sont observées pour l'herbe de printemps et les repousses d'automne (Chilliard et al., 2007a). Une vache consommant 20 kg de MS d'herbe jeune ingère ainsi autant d'acide linoléique qu'une vache recevant un régime à base d'ensilage de maïs avec 1 kg de graine de lin. Pour cette raison, les régimes riches en herbe permettent un accroissement significatif des teneurs en acide linoléique du lait (Chilliard et al., 2001) et de la viande (Nuernberg et al., 2005), par rapport à des rations classiques non complémentées en suppléments lipidiques riches en oméga 3. L'effet de la composition botanique et de la diversité floristique de l'herbe a fait l'objet d'un nombre restreint d'études. Il y a peu de comparaisons directes de la teneur et de la composition en acides gras de prairies monospécifiques et de prairies permanentes dans les mêmes conditions de milieu. Une analyse des données brutes de la bibliographie montre que le ray-grass a une proportion d'acide linoléique plus forte que d'autres espèces, et plus forte que la prairie permanente (Tableau 2.2-8.). Il y a des biais possibles à ce résultat, en raison de la diversité des conditions expérimentales, mais la tendance est confirmée par quelques comparaisons directes (Lourenco et al., 2007; Morel et al., 2006).

Fourrage	Nombre de données	AG totaux (en % MS)			Acide linoléique (% des AG)			Acide linoléique (en % des AG)		
		Médiane	Q1	Q3	Médiane	Q1	Q3	Médiane	Q1	Q3
Ray-Grass	109	2.31	1.76	2.87	11.8	10.1	13.4	66.2	59.9	72.1
Dactyle	35	1.47	1.13	2.08	16	14.6	17.4	53.5	45.5	57.8
Fléole	19	1.88	1.63	2.08	21.6	19.7	23.2	48	46.1	50.2
Trèfle b	19	3.18	2.81	4.38	16.3	13.9	17	47.1	40	55.5
Trèfle v	11	2.07	1.4	2.19	21.4	19.5	23.1	43	42.5	45
Luzerne	8	1.71	1.61	1.76	21.4	19.4	22.4	39.1	38.5	40.7
Prairie permanentes	31	2.62	2.04	3.5	15.5	12.9	17.4	53.8	48.5	56.4

Tableau 2.2-8. Teneurs en acides gras totaux, en acide linoléique et en acide linoléique : médianes, 1^{er} et 3^e quintiles ; données issues d'une compilation de la bibliographie (Glasser & Doreau, non publié)

Encadré 2.2-10. Rappel sur la provenance et les étapes de transformations des acides gras ingérés dans le rumen et la mamelle

Principales voies de synthèse des acides gras trans et du CLA du lait (d'après Chilliard et al., 2000)



Les acides linoléique et linoléique sont isomérisés et biohydrogénés dans le rumen pour aboutir à la production de nombreux isomères du C18:2 et du C18:1, en particulier des CLA et des acides gras *trans* (dont l'acide vaccénique), et *in fine* au C18:0 (acide stéarique). Le CLA *cis-9 trans-11* (acide ruménique) représente 80 à 90% des CLA des laits des ruminants (Bauman et al., 2001). La biohydrogénation est dépendante de l'environnement ruminal (pH) et peut être fortement affectée par la composition de la ration (quantité de concentré, teneur en amidon, nature des fourrages...). Dans des conditions normales, elle est intense puisque le pourcentage de disparition des acides gras 18:2 n-6 et 18:3 n-3 entre la bouche et le duodénum des ruminants est en moyenne respectivement de 80 et 92% (Glasser et al., 2008). Tous ces AG sont ensuite absorbés au niveau de l'intestin, prélevés au niveau de la mamelle où ils sont soit sécrétés directement dans le lait, soit désaturés en particulier par l'activité la delta-9-désaturase qui ajoute une double liaison *cis-9* à différents AG et qui renverse ainsi l'effet de la biohydrogénation ruminale (Grinari et al., 2000). Environ 90% de l'acide ruménique du lait provient de la désaturation mammaire de l'acide vaccénique.

Les pâturages d'altitude ont pour leur part une teneur en acides gras totaux et en acide linoléique plus élevées que les fourrages de plaine (Collomb et al., 1999). Il n'y a toutefois pas de relation systématique entre l'altitude des pâturages et la teneur en acides gras ou la proportion d'acide linoléique. L'effet observé tient probablement à la différence de maturité de l'herbe liée à l'altitude, à une même date. En revanche, il a été observé qu'une diminution de la part de graminées et de légumineuses au profit d'autres familles botaniques (ombellifères, géraniacées) entraînait une diminution de l'acide linoléique, et l'apparition d'acides gras mineurs rares, tels le C16:3 (Bugaud et al., 2001). De même, (Clapham et al., 2005) ont observé sur des fourrages ayant poussé dans les mêmes conditions sous serre que la teneur en acide linoléique était plus élevée pour des graminées que pour des dicotylédones autres que les légumineuses.

Avant d'arriver dans la mamelle ou les muscles, les acides gras ingérés issus des fourrages sont ensuite remaniés au niveau du rumen (voir Encadré 2.2-10). Pour une même teneur initiale, ces acides gras peuvent être plus ou moins biohydrogénés dans le rumen. Des composés présents dans certaines plantes peuvent diminuer la hydrogénation et donc augmenter la concentration en acide linoléique non transformé dans le rumen (Doreau et al., 2005; Lee et al., 2006). C'est le cas de diverses variétés de trèfle violet par exemple, riches en polyphénol oxydase, une enzyme qui transforme certains acides phénoliques en quinones qui inhibent la protéolyse et la lipolyse bactérienne dans le rumen.

A l'inverse des résultats observés sur les fourrages, des corrélations ont montré que la teneur en acide linoléique du lait de vache était plus faible lorsque les graminées étaient majoritaires, et plus élevée avec certaines familles comme les Astéracées et les Apiacées (Collomb et al., 2002a). Ces résultats ont été confirmé sur le lait de chèvre par Trana et al. (2005) qui ont mis en évidence des corrélations

négligentes entre la concentration en acide linoléique du lait et le pourcentage de graminées de l'herbe pâturée et des corrélations positives avec le pourcentage en plantes diverses. L'effet de l'altitude sur la composition du lait de montagne est souvent significatif : les pâturages d'altitude suisses entraînent une teneur plus élevée en oméga-3, par rapport à la moyenne montagne ou à la plaine, dans le lait de vache (Bugaud et al., 2000; Collomb et al., 2002b) et de brebis (Collomb et al., 2006). Les différences de teneur en CLA et acide gras trans vont dans le même sens et sont plus marquées. Des travaux récents ont également comparé au cours de la période estivale, des laits produits soit à partir de pâturage en alpage, soit à partir de pâturage dans la vallée avec des rations composées d'herbe et/ou de fourrages conservés. À partir de ces données, (Chilliard et al., 2007b) ont calculé que les laits d'alpage étaient en moyenne plus riches en CLA (+1,3g/100gAGT) et en oméga 3 (+0,8). Les mêmes résultats ont été retrouvés pour les fromages (Zeppa et al., 2003). Les augmentations marquées d'oméga 3 et de CLA dans les laits et les fromages d'alpage pourraient être dues à des particularités de la flore alpine réduisant la biohydrogénation ruminale, et/ou à une mobilisation plus poussée des lipides corporels. Une expérimentation récente comparant des laits issus de 3 prairies de montagne de diversité floristique croissante (17 vs. 31 vs. 50 espèces et 24, 26 vs. 48% de dicotylédones par parcelle) confirme ces résultats (Tornambe et al., 2007). Bien que la prairie très diversifiée présentait une teneur de l'herbe en oméga 3 plus faible que les 2 prairies à plus faible diversité, la teneur des laits en oméga 3 et en CLA issus de cette prairie a été au final plus élevée. En zone de plaine en Belgique, la diversité floristique des prairies permanentes (prairies comprenant 4% de dicotylédones vs. 45%) n'a eu que peu de conséquence sur la teneur en acide linoléique du lait ; en revanche, elle a accru la teneur en CLA (Lourenco et al., 2005; Lourenco et al., 2007). Les mêmes tendances ont été observées sur des prairies normandes (Guichard *et al.*, 2006) ainsi que sur des prairies monospécifiques de Bretagne comparativement à des prairies permanentes d'Auvergne (Astier et al., 2004). Comme pour les prairies d'altitude, cela pourrait traduire une inhibition de la dernière étape de l'hydrogénation ruminale dans le cas de prairies diversifiées, sans que les causes en soient encore connues. Les prairies diversifiées étant plus riches en dicotylédones et par conséquent en composés secondaires, on peut toutefois envisager que la présence d'inhibiteurs y est plus probable.

Pour les produits carnés, Adnøy et al. (2005) en Norvège ont observé une teneur plus élevée en acides gras poly-insaturés intramusculaires sur des agneaux pâturant une prairie diversifiée de montagne par rapport à une prairie monospécifique de plaine. En Belgique, la teneur en acides gras poly-insaturés et en acide linoléique du gras sous cutané a été plus élevée pour des agneaux pâturant des prairies riches en légumineuses comparée à des prairies plus diversifiées ou des prairies riches en graminées (Lourenço et al., 2007a). Cependant, à l'instar des résultats obtenus sur le lait, les teneurs de la viande en acides gras intermédiaires de la biohydrogénation (CLA en particulier) ont été accrues avec la prairie diversifiée. La viande était en outre plus riche en acides gras à 20 et 22 carbones de la série des n-3 (acides eicosapentaénoïque EPA et docosahexaénoïque DHA). Enfin, Whittington et al. (2006) au Royaume-Uni n'ont pas observé de différences de teneur en acides gras du muscle d'agneaux pâturant des prairies à base de ray-grass anglais, des prés salés et deux types de landes. Par contre, le pâturage sur landes a entraîné un accroissement de la teneur des acides gras à 22 carbone (DHA), mais pas de celle des acides gras à 20 carbones (EPA).

Conclusion - De cet ensemble de travaux, il résulte que la teneur en acide linoléique, principal oméga-3 des fourrages, n'est pas plus élevée dans les prairies diversifiées que dans les prairies peu diversifiées ou monospécifiques. Les graminées, et notamment le ray grass anglais, présentant des teneurs plus importantes en oméga 3 que les dicotylédones, il est cohérent de constater que les prairies diversifiées, plus riches globalement en dicotylédones que les prairies peu diversifiées, présentent parfois les teneurs moins élevées. Ces prairies très diversifiées pourraient toutefois être une source d'acides gras rares. Par ailleurs, l'ingestion de fourrages issus de prairies diversifiées n'accroît pas ou augmente modérément la richesse du lait et de la viande en oméga 3 par rapport à des prairies monospécifiques ou des prairies peu diversifiées. En revanche, la composition botanique et en particulier la présence de dicotylédones, ou tout du moins de certaines dicotylédones comme le trèfle violet, semble avoir des conséquences sur le déroulement de la biosynthèse ruminale des acides gras, sans doute par le biais de métabolites secondaires ou d'enzymes. Ainsi, plusieurs études soulignent l'effet de la diversité floristique sur l'augmentation de la teneur en acides gras

intermédiaires de la biohydrogénation (CLA, acide gras trans) pour les produits laitiers comme pour les produits carnés. Les effets cliniques d'une augmentation de ces acides gras et en particulier du CLA restent cependant à préciser.

(b) Les caroténoïdes et la vitamine A

On regroupe sous le terme de caroténoïdes, les carotènes et les xanthophylles, dont principalement la lutéine, le lycopène et la zéaxanthine. Chez les ruminants, la vitamine A provient principalement de la conversion des carotènes des fourrages en vitamine A (elle peut également être apportée par les compléments vitaminés distribués aux animaux). La vitamine A est une vitamine liposoluble qui est impliquée dans de nombreuses fonctions biologiques comme le développement embryonnaire, la croissance, la vision et la régulation de l'expression des gènes. Dans la mesure où la plupart des mammifères ne peuvent pas la synthétiser *de novo*, la vitamine A doit être apportée par l'alimentation. Chez l'homme, la vitamine A provient des produits animaux (foie, viande, produits laitiers et oeufs), alors que les produits végétaux (carottes, épinards, fruits, huiles végétales...) fournissent des provitamines A (caroténoïdes comme les α - et β -carotène et la β -cryptoxanthin) qui peuvent être, après un clivage spécifique dans l'intestin ou le foie, transformées en vitamine A (Sauvant et al., 2002). Les produits laitiers constituent une source intéressante de vitamine A pour le consommateur adulte et la source principale pour les nouveaux nés (Debry, 2001). Il a été également démontré que les caroténoïdes ingérés, indépendamment de leurs effets dus à la vitamine A, joueraient un rôle dans les voies de signalisations cellulaires et dans la prévention de plusieurs types de cancers et potentiellement des maladies cardio-vasculaires. Plus spécifiquement, la lutéine et la zéaxanthine seraient impliquées dans la prévention de la dégénérescence maculaire (Stahl & Sies, 2005). Enfin, les caroténoïdes présents dans les produits animaux ont également une activité antioxydante bénéfique pour la santé humaine. En outre, ils sont responsables de la coloration jaune des produits laitiers et des tissus adipeux bovins.

L'herbe verte est très riche en ces pigments. (Prache et al., 2003) font état d'une variation de la concentration totale en caroténoïdes de 700 à 430 mg/kg MS au cours de la saison pour une prairie permanente peu diversifiée (7 espèces, 11% de dicotylédones). Les concentrations en caroténoïdes sont plus élevées dans l'herbe pâturée et sont réduites fortement après le séchage et la conservation des fourrages (Nozière et al., 2006). Le stade de l'herbe intervient également fortement sur leur concentration puisqu'au pâturage, les valeurs les plus élevées ont été observées lorsque l'herbe est feuillue au printemps et en automne sur les repousses (Calderon et al., 2007b). Sur une prairie permanente peu diversifiée, Graulet et al. (2006) ont mesuré une concentration de 741 mg/kg MS et identifié au total 8 caroténoïdes dont 76% étaient des xanthophylles et 24% des carotènes. Le taux de transfert des caroténoïdes de la ration au lait est très faible : moins de 1% des caroténoïdes ingérés sont sécrétés dans le lait (Calderon et al., 2007b; Calderon et al., 2007a). S'il existe une relation étroite entre la quantité de β -carotène ingérée et la quantité sécrétée dans le lait, la relation est beaucoup plus lâche, voire quasi inexistante, pour les xanthophylles ingérés et ceux excrétés dans le lait (Nozière et al., 2006). Actuellement, la compilation des données fragmentaires existantes sur les caroténoïdes n'a pas permis de montrer une différence de concentration entre des laits issus du pâturage ou des laits issus de l'apport de foin de prairies monospécifiques ou de prairie permanentes (Martin et al., 2004; Nozière et al., 2006). McDowall et McGilivray (1963) ont toutefois observé une influence, très modérée, de la composition botanique de l'herbe : les laits issus des prairies les plus diversifiées avaient tendance à être légèrement moins riches en β -carotène et rétinol que les laits issus de prairies composées uniquement de graminées. Cette tendance pourrait expliquer partiellement la plus faible concentration en β -carotène et en rétinol des fromages produits en altitude lorsque les animaux utilisent des prairies très diversifiées par comparaison aux fromages de plaine issus de pâturages moins diversifiés (Lucas et al., 2003). Une comparaison sur des laits de mélange a cependant montré un résultat inverse : la teneur en lutéine du lait était plus élevée avec des prairies permanentes auvergnates qu'avec des prairies mono-spécifiques (Astier et al., 2004). L'ensemble de ces résultats ne permet pas de conclure quant à un effet du type de prairies car trop de données manquent pour l'interprétation, comme par exemple le stade de l'herbe, la composition botanique, le type de rations et la complémentation vitaminée des animaux.

Conclusion - Chez l'homme, la vitamine A, qui est impliquée dans de nombreuses fonctions biologiques, peut être fournie directement par les produits animaux et en particulier par les produits laitiers. Cette vitamine provient principalement de la conversion des carotènes des fourrages. Les caroténoïdes pourraient par ailleurs présenter d'autres propriétés bénéfiques pour la santé humaine. Les données disponibles sont aujourd'hui trop partielles pour conclure quant à l'influence de la composition botanique sur les teneurs en caroténoïdes des fourrages.

(c) Les polyphénols

Les hommes, comme les animaux d'élevage, ont à leur disposition différentes sources d'antioxydants pour prévenir et/ou limiter les phénomènes oxydatifs. Ces derniers sont soit d'origine endogène et concernent plutôt des systèmes enzymatiques ou non enzymatiques, soit d'origine nutritionnelle. Les polyphénols contenus dans les produits animaux et provenant des fourrages ingérés peuvent constituer des apports bénéfiques pour la santé humaine.

Les polyphénols constituent une famille de molécules organiques largement présente dans le règne végétal. Il existe des milliers de molécules ayant une structure polyphénolique (groupement hydroxyl (OH) associé à un cycle aromatique), ce qui constitue d'emblée une très grande complexité d'approche pour la recherche. On peut les classer en 4 grands groupes (acides phénoliques, lignanes, stilbènes et flavonoïdes), dont les flavonoïdes représentent le groupe prépondérant (plus de 4 000 molécules identifiées). Parmi les composés phénoliques, se trouvent les tanins qui sont largement répandus chez les végétaux supérieurs (Bruneton, 1995). Chaque plante contient plusieurs structures phénoliques qui sont souvent spécifiques de l'espèce ou de la famille botanique, ou encore des conditions environnementales. Plusieurs études soulignent la plus forte concentration en polyphénols des dicotylédones comparativement aux graminées (Jeangros et al., 1999; Scehovic, 1990) ainsi que l'influence du stade phénologique. Fraisse et al. (2007) ont mis en évidence la très grande richesse en polyphénols d'une prairie de montagne très diversifiée (43 espèces, 58% de dicotylédones en % de la MS) : 170 composés phénoliques différents ont en effet été identifiés parmi lesquels 30 seulement étaient communs à l'ensemble des espèces. Une expérimentation comparant différentes rations hivernales n'a cependant pas montré de différences de concentration en polyphénols totaux et en flavonoïdes dans les laits issus de foin de prairie permanente ou de foin de ray-grass (Besle et al., 2004). Toutefois dans cet essai, la prairie permanente était exploitée à un stade très jeune (foin séché en grange) et l'abondance des dicotylédones était vraisemblablement encore faible.

Conclusion - Les polyphénols contenus dans les produits animaux pourraient constituer une source d'antioxydants d'intérêt pour l'Homme. Comme pour les caroténoïdes, les travaux concernant les polyphénols sont très fragmentaires. Du point de vue de la recherche, ces études sont complexes à mettre en œuvre du fait en particulier de la multitude de molécules existantes chez les végétaux. Le peu d'études engagées ne permettent pas d'émettre des conclusions quant à leurs concentrations dans les produits animaux en fonction des types de prairies pâturées ou récoltées à destination des animaux. Des recherches complémentaires seraient nécessaires dans ces domaines. Le rôle probable important des dicotylédones, plus riches en polyphénols que les graminées, reste à mettre en évidence.

. Toxicité

Quelques cas de problèmes de santé ont été recensés du fait de la présence d'espèces adventices et/ou exotiques. La présence de semences de mauvaises herbes contenant des composés toxiques ont provoqué dans le passé (*Agrostemma githago*, *Lolium temulentum*), et peuvent encore provoquer aujourd'hui (*Solanum nigrum*, *Datura stramonium*), des problèmes occasionnels de toxicité (Geoffrion, 2000). L'ingestion d'un certain nombre d'espèces végétales par des bovins peut se traduire par la présence dans le lait d'un certain nombre de molécules toxiques (Panter & James, 1989). Enfin, l'ambrosie à feuilles d'armoïse (*Ambrosia artemisiifolia*), plante envahissante originaire du continent nord-Américain, produit un pollen allergisant, qui, en touchant jusque 12% de la population dans la région lyonnaise, constitue une gêne et un coût économique suffisamment élevé pour pouvoir être chiffré pour la collectivité (Thibaudon et al., 2004).

2.2.3.6. Conservation de la biodiversité patrimoniale et ordinaire

Les effets de la diversité des organismes en lien avec l'hétérogénéité des paysages ont été abordés au chapitre 1, de ce fait ne sont abordés ici que des aspects particuliers des relations entre groupes d'organismes touchant à la conservation de la biodiversité patrimoniale et ordinaire.

. Rôle des adventices pour la conservation de la biodiversité

La prise en compte de la flore sauvage (flore adventice) en tant que composante de la biodiversité est une approche récente. Dans ces travaux, la biodiversité de la flore est considérée d'une part en tant que telle (nombre et qualité des espèces, régression des espèces rares ; Jauzein, 2001) et d'autre part en tant que maillon indispensable dans les chaînes trophiques. Les espèces végétales pouvant se développer dans les agroécosystèmes représentent une part non négligeable de la flore globale (jusque 20% de la flore française et la flore de Grande Bretagne ; Jauzein, 1995; Marshall et al., 2003). De plus, il a été observé que cette biodiversité végétale était corrélée avec la biodiversité des autres groupes taxinomiques (Duelli & Obrist, 1998) mais aussi avec la diversité des cultures en place ("diversity begets diversity" ; Palmer & Maurer, 1997). Les espèces adventices peuvent être par ailleurs considérées comme des indicateurs de la biodiversité (Spahillari et al., 1999) de par leur capacité à évoluer sous les fortes pressions de sélection des agroécosystèmes. L'application à grande échelle au début des années 1960 du désherbage chimique et de ce fait la possibilité d'augmenter les surfaces en céréales d'hiver, ont eu comme conséquences l'élimination des espèces adventices très sensibles aux molécules herbicides et la sélection d'espèces dont les traits de vie étaient adaptés aux nouvelles conditions du milieu (Bachthaler, 1968; Debaeke & Orlando, 1994). Il est donc souvent avancé qu'un retour vers une flore plus diversifiée (en nombre d'espèces, en espèces à fonctions plus diverses...), obtenue par des approches de gestion intégrée (Marshall et al., 2003; Storkey et al., 2007) permettrait de retrouver des équilibres plus stables au sein des communautés adventices des milieux cultivés (Booth et Swanton, 2002).

Une série d'articles récents insistent sur le rôle fondamental des populations de mauvaises herbes en tant que ressource trophique (feuilles et semences) pour les invertébrés (insectes) et vertébrés (oiseaux, micro-mammifères) (Marshall et al., 2003; Holland et al., 2006; Storkey, 2006). La mise en balance des services rendus par ces espèces et des contraintes qu'elles génèrent amènent à la différenciation d'espèces globalement "bénéfiques" par opposition à des espèces globalement "nuisibles" (Storkey & Westbury, 2007). De nouvelles études sur l'intensité de la prédation en fonction du système de culture ou sur le risque de diffusion par différents groupes d'animaux sont actuellement en cours (Westerman et al., 2003; Mauchline et al., 2004) pour évaluer les potentialités de régulation biologiques au sein des parcelles cultivées dans des systèmes à faible intrants. Enfin, on notera le cas particulier des refus (plantes non consommées) qui dans le cas d'une forte prédation par le bétail constitue des zones de refuge pour les espèces végétales situées à proximité (Callaway et al., 2005).

Conclusion - Les espèces adventices des milieux cultivés sont reconnues à la fois comme un facteur limitant à l'innovation en agriculture et comme une base indispensable à la biodiversité dans les agroécosystèmes. Les ressources trophiques issues des mauvaises herbes semblent indispensables à l'alimentation de nombreuses espèces animales. La préservation de cette biodiversité végétale et la limitation de ses effets négatifs constituent un enjeu scientifique important pour ces prochaines années.

. Effets des espèces exotiques invasives sur la biodiversité et les espèces patrimoniales

Les introductions accidentelles ou volontaires d'espèces exotiques représentent l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité à l'échelle mondiale (Hunter, 1996).

(a) Plantes

En Europe le nombre d'espèces végétales exotiques invasives ayant un impact significatif reste limité dans les prairies et dans les cultures (Maskell et al., 2006), à l'exception de certaines zones sensibles

comme certaines prairies humides ou très fertiles (par ex. *Heracleum mantegazzianum*, Thiele & Otte, 2007, in Pysek et al., 2007 ; *Impatiens glandulifera*, Heda & Pysek, 2006; Hulme & Bremner, 2006 ; *Solidago gigantea*, Güsewell et al., 2005), les sols perturbés et les friches (par ex. *Solidago canadensis*, CABI, 2004), ou la région méditerranéenne, et en particulier les îles méditerranéennes (Lloret et al., 2004). Généralement ces impacts sont le résultat de l'exclusion compétitive des espèces natives par des espèces invasives de grande taille et à croissance rapide, souvent clonales, et/ou d'effets allélopathiques. Ces espèces peuvent conjuguer à leur nuisibilité pour la biodiversité et pour les humains (production agricole, pollen allergisant) un certain nombre d'autres services (valeur esthétique, production de miel, hôte d'auxiliaires des cultures) (Encadré 2.2-11.).

Encadré 2.2-11. Exemple de services et dommages multiples causés par une espèce invasive, *Solidago canadensis* (commune dans le nord de l'Europe)

(d'après : http://www.nobanis.org/files/factsheets/Solidago_canadensis.pdf)



Affected habitats and indigenous organisms: Large areas infested by *S. canadensis* are the result of the inappropriate land-use management, allowing *S. canadensis* to establish and out-compete native plants, leading to gross changes and negatively affecting both flora and fauna to the point where character species may disappear altogether. Species-poor communities of *S. canadensis* homogenize the landscape (CABI, 2004). Once established, *S. canadensis* can remain dominant for a long time. Due to its clonal growth, *S. canadensis* can build up dense stands.

Human health effects: Goldenrods, contrary to the opinion frequently held, play a very unimportant part in hay fever. The flowering period of these plants coincides

with the season of greatest suffering from hay fever and as conspicuous plants they are often suspected. Pollen of the goldenrods can certainly produce hay fever symptoms but normally the heavy sticky pollen is carried by insects or drops to the ground close to the plant. Only occasionally, in dry, very windy weather would sufficient goldenrod pollen be blown into the air to disturb sensitive individuals (Frankton, 1963).

Economic and societal effects (positive/negative): *S. canadensis* is an alternative host of insects that can be vectors of crop pathogens. However, no quantitative studies on the economic impact are available (CABI, 2004). *S. canadensis* is cultivated as an ornamental plant in Europe. Areas dominated by *S. canadensis* are also suitable for honey production. *S. canadensis* is a medicinal plant, and it has been used in European phytotherapy for a very long time as a urological and antiphlogistical medicament (Apáti et al., 2003). A study in Hungary suggested that acetone extracts of *S. canadensis* could have useful allelopathic effects on other weeds (CABI, 2004, cit. Solymosi, 1994).

Les zones cultivées en général, et de grandes cultures en particulier, par leur degré d'ouverture, constituent en théorie des milieux favorables à l'introggression de nouvelles espèces. La flore des champs s'est effectivement enrichie au cours du temps d'espèces d'origines différentes provenant de différentes régions françaises, d'Europe ou des zones américaines africaines et asiatiques (Jauzein, 2001). Si les agriculteurs constatent régulièrement l'arrivée de nouvelles espèces (Chauvel et al., 2005), la pression de sélection liée aux herbicides permet généralement leur contrôle et il n'existe pas d'exemples démonstratifs de modifications des communautés végétales adventices liées à l'arrivée de xénophytes même si leur présence n'est pas à négliger (Maillet, 1993).

Conclusion - En Europe, le nombre d'espèces végétales exotiques invasives ayant un impact significatif sur la biodiversité reste limité dans les prairies et dans les cultures, à l'exception de certaines zones sensibles comme certaines prairies humides ou très fertiles, les sols perturbés et les friches, ou les îles méditerranéennes. Ces espèces peuvent conjuguer à leur nuisibilité pour la biodiversité et pour les humains (production agricole, pollen allergisant) un certain nombre d'autres services (valeur esthétique, production de miel, hôte d'auxiliaires des cultures).

(b) Pédofaune

Les espèces exotiques peuvent avoir des impacts considérables sur la biodiversité du sol de par les modifications qu'elles induisent dans l'environnement édaphique biotique et/ou abiotique. On distingue d'une part les introductions, généralement délibérées, d'espèces exotiques de plantes cultivées, et d'autre part les introductions souvent accidentelles d'animaux du sol (Decaëns et al., 2006).

La bibliographie disponible concerne les agroécosystèmes tropicaux.

L'impact de l'introduction de plantes cultivées exotiques peut avoir des impacts variés sur la faune du sol, et des exemples contradictoires ont été récemment publiés. Les plantations d'*Eucalyptus* spp. en dehors de l'aire de distribution naturelle de ce genre ont un impact généralement négatif sur la macrofaune du sol, principalement du fait de la faible qualité de la litière produite (Bernhard-Reversat et al., 2001; Mboukou-Kimbatsa et al., 2001). En Amazonie brésilienne, la conversion de la forêt primaire en pâturages semés à base de graminées africaines conduit à l'élimination des espèces autochtones de macroinvertébrés et à leur remplacement par des populations généralement monospécifiques de vers de terre invasifs dont l'activité modifie considérablement les propriétés physicochimiques du sol (Chauvel et al., 2000).

A l'échelle mondiale, il existe plus de 100 espèces de vers de terre s'étant implantées de façon durable en dehors de leur aire de répartition d'origine et se comportant comme des espèces invasives, dont environ 50 pour la seule zone intertropicale (Lee, 1987; Fragoso et al., 1999). L'introduction de macroinvertébrés exotiques est généralement suivie par des modifications importantes du fonctionnement du sol et conduit souvent à des modifications profondes dans les communautés édaphiques autochtones (Lavelle & Spain, 2001; Whall et al., 2001). L'introduction de planaires prédatrices dans de nombreux sols tempérés américains et européens a conduit à une augmentation importante de la pression de prédation sur les populations de vers de terre indigènes (Boag et al., 1997, 1998; Ogren & Kawakatsu, 1998). Dans les pâturages amazoniens, l'apparition de populations abondantes du ver pantropical *Pontoscolex corethrurus* conduit dans certaines situations à une compaction superficielle du sol (Chauvel et al., 2000).

Conclusion - En Europe, où aucun problème d'espèce invasive pour la pédofaune n'est important, les bénéfices de la présence des vers de terre résultent d'un équilibre établi entre les différentes espèces ou groupes fonctionnels. En revanche, l'introduction d'organismes ingénieurs exotiques en écosystèmes tropicaux a provoqué certains déséquilibres importants au niveau des communautés indigènes souvent plus diversifiées et complexes que les communautés européennes.

(c) Ennemis d'arthropodes pollinisateurs

La stratégie actuelle de pollinisation des cultures est très vulnérable car elle repose presque exclusivement sur seulement deux espèces domestiquées : l'abeille domestique avec le cheptel apicole et le bourdon terrestre avec l'achat de colonies d'élevage. L'arrivée de l'acarier *Varroa destructor* en France en 1982 (Colin et al., 1983) a déjà mis en évidence cette vulnérabilité pour les abeilles domestiques puisque ce parasite s'est ensuite rapidement répandu sur tout le territoire et a entraîné la disparition des colonies d'abeilles domestiques sauvages ainsi que l'arrêt d'activité de nombreux apiculteurs et il constitue aujourd'hui encore une menace importante (Cox-Foster et al., 2007). Plus récemment, le syndrome d'effondrement des colonies et les pertes importantes de cheptel subies par les apiculteurs en France comme à l'étranger (Gem-Oniflor, 2005; Cox-Foster et al., 2007; Stokstad, 2007), ont aussi contribué à exposer la vulnérabilité du "tout abeille domestique" pour polliniser les cultures en plein champ. Et ce constat est encore renforcé en France par la découverte du microsporidien pathogène *Nosema ceranae* (Higes et al., 2007) dans le cheptel apicole français (Chauzat et al., 2007), et l'introduction involontaire en Aquitaine du frelon asiatique (*Vespa velutina*) dont l'extension géographique est très rapide et l'impact sur le cheptel apicole ne semble pas nul (Blot et al., 2007). L'autre espèce d'abeille élevée à grande échelle principalement pour la pollinisation des cultures sous serre est le bourdon terrestre, *Bombus terrestris*, pour lequel quelques élevages industriels qui produisent plus d'un million de colonies par an (Velthuis & van Doorn, 2006). Mais l'effondrement de tout l'élevage de *Bombus occidentalis* à l'Ouest des Rocheuses aux USA du fait

d'une infection de *Nosema bombi* a démontré aussi la fragilité potentielle de ce système (Whittington & Winston, 2003). Même si des abeilles sauvages peuvent être contaminées par des pathogènes issus d'espèces domestiquées (Genersch et al., 2006), la grande diversité de leurs comportements et de leurs traits d'histoire de vie (Michener, 2000) permettrait certainement à certaines espèces de survivre et d'assurer la pollinisation de nombreuses cultures. En effet, de nombreuses espèces d'abeilles sauvages ont une efficacité pollinisatrice individuelle plus élevée que l'abeille domestique pour une large gamme de cultures (Westerkamp, 1991; Bosch & Blas, 1994; Vicens & Bosch, 2000; Westerkamp & Gottsberger, 2000; Kremen et al., 2002; Bosch et al., 2006). Au-delà de la pollinisation des cultures, le maintien d'une diversité des communautés d'abeilles sauvages et autres pollinisateurs (diptères Syrphidés, Calliphoridés...) permet potentiellement celui d'une diversité spécifique et fonctionnelle des plantes à fleurs, du fait des liens fonctionnels mis en évidence entre les deux types de communautés (Biesmeijer et al., 2006; Fontaine et al., 2006).

Conclusion - Les deux principales espèces de pollinisateurs utilisés pour la pollinisation des cultures sont l'abeille domestique et le bourdon terrestre. La première connaît plusieurs ennemis allochtones (varroa, Nosema, frelon asiatique), responsables pour certains de baisses très importantes du cheptel français. La seconde n'en connaît pas directement mais une espèce proche, élevée elle aussi en masse aux USA, a subi un effondrement du cheptel ces dernières années à cause d'un Nosema. Ces exemples montrent la grande vulnérabilité de la stratégie actuelle de pollinisation des cultures face aux risques d'introduction d'organismes exotiques, et la nécessité de la sécuriser en recourant à des espèces pollinisatrices sauvages moins sensibles et parfois plus efficaces que l'abeille domestique sur certaines cultures.

(d) Arthropodes zoophages

Certains ennemis naturels volontairement importés et lâchés pour lutter contre des insectes ravageurs ou contre des adventices, ont dévié de leur objectif espéré pour toucher des compartiments écologiques non cibles. C'est le cas actuellement de la coccinelle multicolore chinoise *Harmonia axyridis*, qui est rapportée par de nombreuses publications comme étant responsable, en Europe et en Amérique du Nord où elle continue sa progression, de la raréfaction d'espèces plus petites de coccinelles natives, qui pâtiennent soit d'une compétition accrue pour leurs ressources (pucerons) et ces coccinelles recourent alors à un certain degré de cannibalisme à l'encontre de leurs œufs (Cottrell, 2005), soit de prédation intragilde (Kajita et al., 2000; Michaud, 2002b; Snyder et al., 2004), dont peuvent souffrir également des auxiliaires aphidiphages d'autres groupes comme des cécidomyies et des chrysopes (Gardiner & Landis, 2007). Aux USA, il a même été récemment démontré que cette coccinelle invasive pouvait représenter une menace sérieuse pour le papillon monarque (*Danaus plexippus*), espèce patrimoniale de premier plan (Koch et al., 2003).

La très commune coccinelle à sept points (*Coccinella septempunctata*), indigène sur le continent européen, cause dans une moindre mesure le même type de perturbations écologiques aux USA (Kajita et al., 2000; Snyder et al., 2004), tout en étant généralement supplantée ou au moins dominée par la coccinelle chinoise dans les régions de sympatrie (Hironori & Katsuhiko, 1997; Brown & Miller, 1998). La même situation de compétition et de prédation intragilde au désavantage d'espèces natives appartenant à la même famille que l'auxiliaire allochtone, est observée aux USA suite à l'introduction de la punaise *Anthrenus nemoralis* (Anthrenidae) (Horton et al., 2004). Mochizuki et Mitsunaga (2004) signalent quant à eux que l'importation et le lâcher au Japon de l'auxiliaire ouest paléarctique *Chrysopa carnea* ne sont pas suivis d'effets négatifs sur les chrysopes natives de l'île et que le facteur important pour la symétrie des interactions et notamment de la prédation intragilde entre espèces natives et allochtones, est la taille. Enfin, l'introduction d'un auxiliaire sur un nouveau territoire peut s'accompagner d'une modification de son comportement alimentaire au sein des mêmes guildes de ravageurs des cultures que celles de sa contrée d'origine : ainsi, un micro-hyménoptère (*Aphidius ervi*) parasitoïde de pucerons de légumineuses exclusivement dans la zone Paléarctique dont il est originaire, parasite également des espèces de pucerons des céréales, présentes pourtant en zone Paléarctique, dans son aire d'accueil (Daza-Bustamante et al., 2002).

Conclusion - Des traits de vie comme la taille, la prolificité, la valence écologique pour l'habitat et l'alimentation, rendent certaines espèces d'arthropodes invasives dans une nouvelle contrée, d'autant

plus facilement que peu ou pas d'ennemis naturels ne les limitent. De nombreux exemples démontrent ainsi que des insectes zoophages introduits pour contrôler des ravageurs eux-mêmes invasifs, se sont détournés au moins partiellement de ces derniers pour s'attaquer à d'autres cibles, ressources d'espèces natives, voire directement à ces dernières. Ces perturbations écologiques aboutissent souvent à des statuts démographiques critiques chez certaines espèces natives d'arthropodes, dont certaines patrimoniales.

. Maintien de la diversité génétique

Il a été récemment proposé que la diversité génétique et spécifique pouvaient être généralement positivement corrélées (Vellend, 2005; Vellend & Geber, 2005). Dans le cas de systèmes agraires, ceci signifie que la diversité génétique d'un couvert végétal pourrait favoriser le maintien d'un plus grand nombre d'espèces adventices ou messicoles. Dans le cas de prairies permanentes tempérées, seulement trois études sur quatre ont démontré une relation positive entre diversité génétique et spécifique (Fridley et al., 2007; Lankau & Strauss, 2007; Odat et al., 2004; Vellend & Geber, 2005), et une étude a aussi mis en exergue la même relation positive dans le cas de cultures de riz (Morishima & Oka, 1979).

Deux mécanismes non exclusifs sont envisageables. Premièrement, les mécanismes qui façonnent la distribution spatiale des gènes et des espèces pourraient être fondamentalement identiques, notamment l'influence de processus neutres comme la dérive et la migration qui agissent à la fois sur la distribution des espèces et des allèles (Hubbell, 2001; Kimura, 1983). Deuxièmement, il pourrait exister des feedbacks positifs entre diversité génétique et spécifique. La coexistence de différents génotypes chez une espèce dominante favoriserait le maintien d'une plus grande diversité d'espèces associées, et vice-versa. Différents génotypes peuvent avoir des effets différents sur les autres espèces membres d'une communauté, de par des interactions allélopathiques ou compétitives dont les effets sont génotype-dépendants (Ehlers & Thompson, 2004; Fridley et al., 2007; Iason et al., 2005).

En termes de gestion des ressources naturelles, ces effets de feedbacks positifs entre différents compartiments de biodiversité pourraient être particulièrement importants. Par exemple, le maintien d'une plus grande diversité génétique chez les espèces dominantes d'un agrosystème pourrait favoriser le maintien d'une plus grande richesse d'espèces associées. Cependant le manque de données expérimentales ne permet de généraliser cette prédiction, aussi des études supplémentaires portant sur les relations entre diversité génétique et spécifique sont-elles nécessaires.

Conclusion - Le maintien d'une diversité génétique plus élevée dans les cultures permettrait un maintien de plantes messicoles plus diversifiées. Les mécanismes sous-jacents à la réalisation de ce service sont encore très mal connus, mais ces effets offrent un potentiel en termes de gestion des ressources naturelles et de maintien de la biodiversité végétale dans les agroécosystèmes extensifs.

2.2.3.7. Valeur esthétique et culturelle⁶

. Les paysages ruraux : décors et cadres de vie

Dans une société urbaine et industrielle, les bases matérielles du bien-être sont obtenues par le commerce et l'Etat-providence plutôt que fournies par les écosystèmes. De ce fait, c'est souvent la valeur culturelle, exprimée à travers la beauté ou les marques du passé, qui domine la description des paysages ruraux. Ceci est particulièrement vrai lorsqu'il s'agit d'agro-écosystèmes qui ne sont pas cultivés selon des techniques agro-industrielles modernes (e.g. Lepart et al., 2000; Quétier et al., soumis). Ces agro-écosystèmes produisent en général une part faible et parfois négligeable dans l'approvisionnement en aliments et fibres de la population. A l'inverse, leur rôle culturel et social de "réserve de nature" pour la majorité urbaine ou de préservation d'un lien ancestral à la terre est au cœur des débats politiques actuels sur le développement rural (Elands & Wiersum, 2000; Bazin, 2003;

⁶ Avec la contribution de Fabien Quétier, IMBIV, Université de Córdoba, Argentine.

Delorme, 2004). De fait, pour le grand public, le principal bénéfice issu des politiques de conservation de la nature est d'ordre esthétique (Nohl, 2001).

Le Chapitre 1 a résumé les effets de différents facteurs et modes de gestion des agroécosystèmes sur les différentes dimensions de la biodiversité. L'évolution des modes de gestion a généré des préoccupations croissantes concernant le maintien des valeurs esthétiques et culturelles des paysages ruraux (Aitchinson, 1995; Antrop, 2002). Dans ce contexte, de nombreuses études ont été menées sur les perceptions des paysages (Daniel, 2001). Elles ont en général été réalisées via des enquêtes (e.g. Akbar et al., 2003) et des photos de paysages actuels, modifiés ou simulés (e.g. Sung et al., 2001; Tahvanainen et al., 2001; Meitner, 2004, respectivement). Les modifications d'usage sont également associées à d'importants impacts sur la biodiversité et de nombreuses études montrent qu'**aux yeux du public, biodiversité, valeurs esthétique et culturelle sont difficilement dissociables** (par exemple Misgav, 2000; Oreszczytn, 2000; de Chazal, 2003; Macpherson, 2004; Hein et al., 2005). Ceci est particulièrement vrai lorsqu'on interroge les gens sur leur cadre de vie quotidien (ou qu'ils interprètent des questions sur le paysage dans ce sens ; Luginbühl, 2001). Dans ce cas, le paysage est rarement décrit comme un paysage purement visuel ou esthétique (un décor) mais plutôt par le biais d'activités ou d'usages, dans lesquels de nombreuses composantes de la biodiversité peuvent être appelées à jouer un rôle (Brinckerhoff-Jackson, 1984; Luginbühl, 2001).

Sur la base de travaux par Hoggart et al. (1995) et Frouws (1998), Elands et Wiersum (2000) ont décrit cinq discours socio-politiques sur le développement rural en Europe : les discours "agrarien", "hédoniste", "utilitariste", attachés aux "communautés durables" et pour finir à la "conservation de la nature". Ces cinq discours ont été représentés de façon inégale dans les politiques publiques agricoles telles que les mesures agri-environnementales (Caraveli, 2000; MacDonald et al., 2000) et les programmes de développement rural (Buller, 2000). La beauté des paysages et leur valeur historique (maintien de modes d'usage traditionnels) sont, conjointement, au centre du discours hédoniste (Elands & Wiersum, 2000). Nous explorerons donc conjointement les relations entre la biodiversité et les valeurs esthétiques et culturelles des agroécosystèmes, qu'ils soient semi-naturels ou cultivés.

(a) Plantes et champignons

La végétation spontanée est un des premiers éléments constitutifs d'un paysage selon la majorité des Français (Luginbühl, 2001) et dans les écosystèmes semi-naturels, la biodiversité floristique et faunistique contribue directement à la valeur esthétique des milieux et des paysages, par la variété des formes et des couleurs (par exemple les floraisons) mais aussi par l'animation qu'elle introduit dans le champ visuel (les papillons par exemple).

Plus spécifiquement, quelle que soit l'échelle spatiale envisagée (de la parcelle au panorama paysager), l'appréciation de la valeur esthétique liée à la biodiversité végétale tient à un certain nombre de variables telles que la diversité et les contrastes de couleurs dans l'espace (diversité des floraisons à l'intérieur d'une parcelle ; Akbar et al., 2003) et dans le temps (par exemple le changement de couleurs au cours de saisons ; Oreszczytn, 2000), et à l'alternance de formes en sus des couleurs (par exemple l'alternance de haies et de prairies dans un bocage ; Oreszczytn, 2000).

La diversité des floraisons des prairies semi-naturelles - et donc une part importante de leur attrait visuel - est reliée à leur diversité spécifique (Orth et al., 2004). La présence de belles fleurs sauvages attire également le regard dans les parcelles cultivées. La diversité des plantes messicoles est ressentie positivement par le grand public et l'engouement actuel autour de leur conservation, s'est traduit par une relance du Plan d'Action National avec la mobilisation des conservatoires botaniques. Cependant, la valeur esthétique d'un champ envahi par du coquelicot (*Papaver rhoeas*), peinte sur tant de tableaux ou reprise par la publicité, est très éloignée de la valeur écologique que le botaniste va donner à l'association de deux espèces nitrophiles (colza et coquelicot par exemple ; Chauvel & Gasquez, 1993). Le semis de variétés horticoles d'espèces rares sur des talus ou dans des jachères spécialisées peut satisfaire le grand public, mais va mécontenter le botaniste qui craint de voir disparaître les populations natives ou s'effondrer la diversité génétique locale (Keller, 2000; Jauzein, 2001), de même que l'agronome entomologiste qui ne voit pas dans ces plantes offrant peu de ressources trophiques aux auxiliaires, le meilleur moyen de favoriser les régulations biologiques (Gadoum et al., 2007). Aussi, la valeur esthétique recherchée par la société n'est pas toujours compatible avec les pratiques

agricoles actuelles et n'est pas toujours reliée avec des objectifs de biodiversité. C'est ainsi que le chardon des champs (*Cirsium arvense*) dont le rôle fonctionnel est très important (Marshall et al., 2003) ne retient ni l'attention du promeneur et encore moins celle de l'agriculteur. Entre le grand public, le biologiste et l'agriculteur, un conflit d'intérêt évident peut rendre difficile la mise en place de programme de valorisation de la biodiversité dans les paysages agricoles si les objectifs n'en sont pas clairement explicités.

La présence et l'abondance de certaines espèces végétales peuvent également avoir un sens culturel fort. C'est notamment le cas pour les espèces à valeur médicinale (l'Arnica en montagne) ou culinaire (pissenlits). Leur importance ne réside pas tant dans leur contribution à l'alimentation ou à la santé humaine que dans leur rôle social et culturel (nombreux sont ceux qui "vont aux champignons").

Conclusion - La biodiversité végétale contribue directement à la valeur esthétique des milieux et des paysages, par la variété des formes et des couleurs, que ce soit dans les champs cultivés (par exemple l'abondance de coquelicots) ou dans les milieux semi-naturels (floraisons dans les prairies naturelles). La flore et la fonge contribuent également à l'importance culturelle des paysages ruraux quand elle est associée à des pratiques populaires telles que le ramassage des champignons (et de certaines plantes médicinales également).

(b) Animaux

La présence d'espèces particulières dont la valeur esthétique est reconnue, peut renforcer l'appréciation esthétique d'un milieu ou d'un paysage. C'est le cas notamment des fortes densités de papillons généralement associées aux floraisons variées (Meek et al., 2002; Albrecht et al., 2007; Öckinger & Smith, 2007). Cependant, la faune joue plus souvent un rôle sociétal ou culturel qu'esthétique. La présence ou l'abondance de certaines espèces emblématiques est centrale dans l'appréciation que le grand public et de nombreux spécialistes font des milieux semi-naturels. C'est ainsi que depuis une trentaine d'années, le retour de populations de grands mammifères dans les paysages agricoles (chevreuils et cerfs dans les zones de céréales et piémonts montagneux, loup ou ours en basse et moyenne altitudes) est aussi apprécié du promeneur, du chasseur que du naturaliste – quoique selon des modalités différentes (Mauz, 2002). Cependant, des populations trop importantes peuvent poser des problèmes de gestion (remboursement des dégâts liés au gibier, accidents routiers ; Putman & Moore, 1998). Parfois, l'abondance des prédateurs peut même potentiellement aller à l'encontre de la préservation d'écosystèmes prairiaux étroitement associés au pâturage des troupeaux.

Des oiseaux comme l'outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) en système de grande culture ou le râle des genêts (*Crex crex*) en systèmes prairiaux, sont des oiseaux phares et suffisamment emblématiques pour favoriser des programmes de recherche ou obtenir des aides publiques importantes pour leur protection (Bretagnolle, 2004). Le caractère emblématique de l'outarde canepetière (Bretagnolle & Houte, 2006) a favorisé la protection de cette espèce des milieux agricoles dans la Crau et dans le département des Deux-Sèvres par l'intermédiaire des mesures agro-environnementales telles que des C.A.D. "cultures à outardes" ou par le développement des systèmes plus extensifs (Wolff et al., 2001). Autour de cette espèce emblématique, d'autres programmes de protection d'oiseaux ou de plantes messicoles ont pu se développer (Marzio & Jolivet, 1997).

Si elle reste moins connue, la petite faune n'est pas en reste et la sympathie autour d'une espèce comme l'abeille domestique (*Apis mellifera*) a eu un réel impact sur les pratiques agricoles. Les abeilles constituent l'un des arguments majeurs qui a permis la mise en place de jachères fleuries apicoles (Jachères Environnement et Faune Sauvage (Decourtye et al., 2007)). Celles-ci rencontrent un très grand succès auprès des agriculteurs et du public alors que les biologistes s'interrogent sur l'impact de l'introduction massive d'espèces végétales (Delabays et al., 2007) voire même sur leurs conséquences sur les abeilles sauvages (Gadom et al., 2007). L'image positive de l'abeille, relayée par la presse grand public, a ainsi permis une modification des pratiques et une prise de conscience des effets directs ou indirects des pesticides sur la biodiversité. La coccinelle est un autre insecte à l'image positive dont le rôle en tant qu'agent de lutte biologique contre les pucerons est souvent souligné. L'acclimatation de l'espèce asiatique *Harmonia axyridis* introduite par l'INRA en 1982 comme agent de lutte contre les pucerons et sa pullulation récente dans le nord de la France risque néanmoins de ternir son image de la bête à bon-dieu, tout en permettant de faire comprendre les limites d'une

certaine forme de la lutte biologique (San Martin et al., 2005). Le grand public est en général conscient du rôle du ver de terre (*Lumbricus terrestris*) dans le recyclage de la matière organique et sur la structure des sols (drainage, aération). Popularisé depuis les travaux de Darwin, cette image positive s'appuie sur de nombreux travaux scientifiques (Blanchart et al., 2005). Reconnus comme agents de la santé des sols et comme indicateurs de la qualité de l'environnement, cet animal est devenu le symbole d'une agriculture durable et est utilisé comme emblème par les tenants du non travail du sol.

Conclusion - Si le rôle esthétique de la biodiversité animale est moindre (mais on retiendra l'animation du champ visuel par les papillons), son rôle culturel est important. Certaines espèces phares comme les grands ongulés (cerfs, chevreuils, bouquetins) ou les grands prédateurs (ours, loup, lynx) symbolisent des positionnements souvent contradictoires sur l'aménagement des territoires ruraux. La perception d'autres espèces, notamment les auxiliaires des cultures au sens large (coccinelles, abeilles, vers de terre...), est plus unanimement favorable.

(c) Milieux

On notera qu'à l'échelle du paysage, des perspectives remarquables résultent de l'insertion de **l'hétérogénéité des couleurs et des formes dans le relief général** et les constructions humaines (par exemple dans les paysages de bocage ; Oreszczytn, 2000). De façon générale, il semblerait que les paysages partiellement boisés (associant forêt, champs et prairies) soient préférés (Hunziker, 1995). C'est le paysage "bucolique, pastoral et sylvestre" décrit par Luginbühl (2001). Cependant, certaines régions sont associées à des paysages particuliers qui peuvent s'éloigner de ce modèle de référence. C'est le cas des grandes plaines céréalières (la Beauce), ou des zones côtières (la Camargue). Le rôle du paysage dans la construction d'une identité régionale est alors plus facile à saisir (Luginbühl, 2001).

Dans ce contexte, les diverses mesures prises pour freiner les dynamiques de recolonisation des friches agricoles et pastorales par les ligneux démontrent la valeur des paysages semi-naturels vis-à-vis d'alternatives plus "sauvages". Cependant, de telles préférences culturelles sont très changeantes (Nohl, 2001). Par exemple, la préférence actuelle pour les paysages humanisés (e.g. Gomez-Limon & Fernandez, 1999; Lepart et al., 2000) n'est que récente et jusque dans les années 1950, la forêt constituait l'écosystème de référence (Larrère et al., 1981). Lepart et al. (2000) analysent en détail l'émergence d'un statut culturel pour les pelouses pastorales des Grands Causses du Sud du Massif Central. Celle-ci est associée à une argumentation environnementale centrée sur la diversité spécifique et paysagère (Lepart et al., 2000). On notera également que cette préférence est essentiellement le fait des populations rurales. La majorité urbaine voit d'un œil plus favorable les paysages "sauvages" où la gestion est moins visible (Gomez-Limon & Fernandez, 1999; Luginbühl, 2001; Soliva et al., 2008).

On notera que la contribution de la structure des paysages au maintien de la biodiversité globale par la disponibilité d'habitats et de ressources pour les espèces locales peut être en totale contradiction avec les jugements esthétiques portés sur le paysage (par exemple les friches méditerranéennes ; Lepart & Marty, 2004).

Conclusion - Même si la majorité urbaine voit plus favorablement la forêt que les ruraux, la diversité des milieux est une composante importante du paysage rural de référence (alternance de forêts, champs et prairies). L'identité de certaines régions s'appuie fortement sur des spécificités paysagères dans lesquelles la biodiversité est importante (par exemple, la diversité des milieux dans le bocage breton et ses haies, ou la diversité animale dans les marais camarguais et leurs oiseaux d'eau).

. Autres services culturels

Au-delà de son rôle dans le paysage visuel et culturel, la biodiversité joue également un rôle social important pour l'éducation, la découverte et le tourisme. Le tourisme est une des principales activités économiques de nombreuses zones rurales moins productives d'un point de vue agricole et l'offre paysagère constitue souvent le centre de leurs stratégies de promotion. A ce titre, la valeur esthétique et culturelle d'un paysage est répercutée dans l'économie.

. Quelques éléments de conclusion

*Le grand public et monde agricole peuvent se retrouver sur un certain nombre de points : les plantations de haies qui font l'objet de soutien de la part des conseils régionaux et généraux et les actions pour lutter contre la fermeture du paysage sont autant d'actions partagées. Mais l'exigence sociétale vis à vis de l'agroécosystème est de plus en plus importante au point de provoquer l'incompréhension du monde agricole. **La valeur esthétique et sociétale de la biodiversité peut donc diverger entre les différents acteurs impliqués** (agriculteurs, chasseurs, touristes, gestionnaires d'espaces, collectivités,...). Au niveau du paysage, si l'esthétisme d'une parcelle de trèfle incarnat, d'un champ de tournesol ou de phacélie n'est pas contestable, le développement de parcelles de peupliers est beaucoup plus discuté (Le Floch, 1996). Les bords des champs cultivés intéressent aussi bien le chercheur, que le naturaliste, ou le chasseur (Bernard et al., 1998), mais la valeur écologique des sols, pourtant fondamentale, est sans doute plus difficile à vulgariser et à valoriser que la sauvegarde d'une jolie fleur ou d'un oiseau coloré. Au regard de ce qui a déjà été fait en Suisse (Jurt, 2000), et en Allemagne (Gerowitt et al., 2003) cette valorisation écologique sera d'autant efficace qu'elle sera réalisée localement et sera d'autant plus soutenue par la population et plus particulièrement par les agriculteurs (Le Floch, 1996).*

Encadré 2.2-12. Grandes cultures : aménagement du parcellaire et biodiversité en Picardie

Sur les plateaux calcaires de l'Aisne, terres de grandes cultures (betterave, céréales à paille, féverole, colza) à hauts rendements ayant été profondément remembrées dans les années 1960, un agriculteur, Jacques Hicter, passionné de chasse, a décidé il y a 20 ans de remettre en place des infrastructures écologiques sur son exploitation de 300 ha, afin de favoriser le retour de certaines espèces chassables et de retrouver un niveau de biodiversité comparable à celui qu'il avait connu dans son enfance. Ayant pour l'occasion redécoupé ses parcelles afin que le centre de chacune bénéficie d'une certaine proximité des bords de champs (environ 150 m de large sur 900 à 1100 m de long), il a installé des îlots buissonnants bas, d'une vingtaine de mètres de long, à base de prunelliers, églantiers et aubépines etc. prélevés dans les rares vieilles haies locales, sur des bandes herbeuses de 6 à 8 m de large séparant les parcelles. Ces aménagements écologiques occupent au total 6 ha, soit 2% seulement de la SAU. A base de fétuque et de dactyle, les zones herbacées des bandes sont destinées à favoriser l'entomofaune indispensable à l'alimentation des poussins, et les buissons à permettre la reproduction et la protection des perdrix. Depuis 1994, des bandes étroites de jachère Environnement et Faune Sauvage sont mises en place le long de ces bandes herbeuses, et l'agrainage (mise à disposition de blé dans des distributeurs automatiques) est réalisé d'octobre à juin. Enfin, le labour est abandonné en 2000 pour céder la place à des techniques culturales simplifiées.

Les résultats témoignent d'une réelle réussite : tombées à une dizaine de couples pour 100 ha, la population de perdrix grises est depuis une dizaine d'années aux alentours de 80 à 100 couples pour la même surface alors que dans la région, les densités sont restées toujours aussi basses ; une activité de chasse significative a ainsi pu reprendre sur l'exploitation. Les faisans, pigeons ramiers, chevreuils, lièvres, lapins de garenne, passereaux divers et vanneaux huppés sont également beaucoup plus nombreux aujourd'hui sur les 300 ha. Enfin, les populations de lombrics sont passées de 150 kg à près de 700 kg / ha, les phénomènes érosifs ont cessé, et les traitements insecticides contre les pucerons d'automne ont quasiment disparu alors que l'épandage de molluscicides a quant à lui totalement cessé grâce aux populations d'arthropodes auxiliaires zoophages qui peuvent, à partir des zones refuges principalement destinées au gibier, prospecter et protéger l'ensemble de la surface des parcelles.

(Informations issues d'entretiens directs avec l'agriculteur en avril 2007 et mars 2008, complétées par divers documents écrits et audiovisuels réalisés entre 2005 et 2007 : revue TCS, livre "Productions végétales, pratiques agricoles et faune sauvage", UIPP, ACTA, ONCFS - (Bernard et al., 2007)), DVD "Des perdrix et des Quintaux" de Syngenta.

2.2.4. Boucles de rétroaction

L'analyse présentée dans ce chapitre a clairement mis en évidence l'implication de différents groupes d'organismes dans différents services écologiques, et ceux-ci seront synthétisés dans la section 2.3. En outre, chacun de ces groupes d'organismes n'opère pas isolément, et il existe des interactions fortes entre différentes composantes de la biodiversité qui sont impliquées simultanément dans un ou plusieurs services écologiques. De ce fait, des boucles de rétroaction existent entre différents organismes, soit directement via leurs interactions biotiques (prédation, parasitisme, symbiose...), soit indirectement via leurs effets sur les ressources ou sur le microclimat. Nous illustrerons ici le cas des interactions plantes-sol et de leurs conséquences pour les services des agro-écosystèmes. Une seconde illustration est présentée dans l'analyse des inter-relations entre gestion agricole et services écologiques via la biodiversité dans la section 2.4.3.3.

Boucles de rétroaction entre diversité végétale, diversité des organismes du sol et services intrants et de production des agroécosystèmes

Les travaux de recherche récents ont mis en évidence les rétroactions qui existent entre le fonctionnement végétal et celui du sol (Wardle et al., 2004; Ehrenfeld et al., 2005), et plus précisément dans un nombre de cas plus restreint entre la biodiversité végétale et celle des organismes du sol. Des études encore plus rares commencent à s'intéresser aux conséquences de ces interactions pour le fonctionnement des écosystèmes, et en particulier pour les cycles biogéochimiques (De Deyn et al., 2008; Le Roux et al., 2008; van der Heijden et al., 2008), ce qui permet de commencer à analyser leurs conséquences pour les services des agroécosystèmes.

(a) Effet de la diversité végétale sur la faune du sol et ses activités

Dans des expériences de un à trois ans, trois études ont mesuré l'effet de la diversité végétale sur la diversité des organismes du sol ; les impacts mesurés sont nuls ou **dépendent des espèces végétales présentes plus que de la diversité *per se***.

Après abandon de la culture continue, le fait de semer avec une faible diversité (4 espèces) une forte diversité (15 espèces) ou de ne pas ressemer n'induit pas, en deux ans, de différence dans la nématofaune (densité et diversité des différents taxons présents) (Korthals et al., 2001).

Les densités de nématodes des différents groupes trophiques sont très influencées par l'identité des espèces de plantes présentes (espèce et groupe fonctionnel), bien plus que par la diversité quantitative *per se* (Wardle et al., 2003) ; toutefois les auteurs suggèrent que l'absence de réponse des nématodes du sol à la diversité végétale est liée à l'absence d'effet de la diversité végétale à la productivité primaire dans cette expérience.

De même Wardle et al. (1999) ont montré dans une expérience très complète, qu'à des différences de diversité végétale (suite à des exclusions de différents groupes fonctionnels végétaux : graminées C₄, graminées annuelles C₃, graminées pérennes C₄, légumineuses, herbacées dicotylédones) ne correspondaient aucune différence pour différents groupes de la faune du sol : nématodes phytoparasites, microbivores, omnivores et prédateurs, collembolles, acariens et vers de terre. Seule, l'absence complète de végétation avait des répercussions sur quelques groupes d'organismes : vers de terre, collembolles, nématodes bactérivores, omnivores et prédateurs. De plus, ces trois groupes de nématodes étaient sensibles à la présence de plante en C₄. Les réponses observées pour la pédofaune étaient bien moins importantes que celles observées pour les arthropodes herbivores.

L'effet de la diversité génétique des plantes cultivées ou de prairie sur les micro-organismes ou invertébrés du sol n'a pas été abordé dans les études publiées, bien que des exemples pris chez les espèces ligneuses montrent un effet de la composition génétique de la population sur les invertébrés de la litière (LeRoy et al., 2006).

Conclusion - Bien que la composition spécifique du couvert végétal influence la pédofaune, la diversité végétale ne semble pas avoir un effet direct sur la diversité de la pédofaune. On ne peut donc pas conclure à des effets directs de la diversité végétale sur les activités de la faune du sol. Les recherches futures devront s'orienter vers l'analyse plus ciblée des traits fonctionnels des végétaux sur les communautés du sol (Bargett & Wardle, 2003).

(b) Effet de la diversité végétale sur la diversité microbienne du sol et ses activités

La diversité des microorganismes présents dans le sol est particulièrement importante, nous avons vu en introduction qu'elle est estimée supérieure à 10^4 génotypes par g de sol (Whitman et al., 1998). La plante, lors de sa croissance développe un système racinaire dans le sol qui par son action mécanique modifie la structure du sol et par ses exsudats racinaires, libère dans le sol un grand nombre de métabolites. En terme de composition, ces rhizodépôts organiques varient selon les espèces (Dalmastri et al., 1999; Garbeva et al., 2007) voire les génotypes au sein d'une même espèce végétale et le stade de développement de la plante (Mougel et al., 2006). Ils comprennent des substrats simples (acides aminés, acides organiques, sucres, acides gras et stérols, dérivés d'acides nucléiques, etc.), des polymères insolubles (cellulose, protéines, etc.), des vitamines et autres facteurs de croissance, des phytohormones, des protéines enzymatiques, des toxines et des composés de défense, et des signaux susceptibles d'agir sur les microorganismes (chimio-attractants, inducteurs de transcription, relation symbiotique, etc.). L'action mécanique des racines, la nature et la composition de ces rhizodépôts fournissent un microenvironnement appelé rhizosphère par Hiltner en 1904 (Hartmann et al., 2007) dans lequel des conditions particulières (nutriments, O_2 , potentiel redox, pH...) vont favoriser une partie de la microflore du sol, celle qui est la plus la même de tirer partie de ces nouvelles conditions. Quelques études pour des prairies permanentes assemblées expérimentalement ont mis en évidence une relation entre la richesse spécifique des communautés végétale et la diversité des communautés bactériennes (Stephan et al., 2000; Bartlet Ryser et al., 2005; Grüter et al., 2006). Des études récentes mettent aussi en évidence des effets de l'identité des espèces végétales sur la diversité microbienne dans la rhizosphère (Grayston et al., 2003), qui ont pu dans certains cas être interprétés comme dépendant des traits fonctionnels de ces espèces (Patra et al., 2005).

Néanmoins, cette influence de la diversité végétale sur la diversité microbienne devrait **à court terme** s'interpréter comme une **influence des plantes sur la structure des communautés microbiennes plus que sur leur diversité** (Grüter et al., 2006). Par ailleurs, elle s'exerce dans cet environnement limité qu'est la rhizosphère (zone de sol directement en contact avec les racines de la plante). Au delà de la rhizosphère, l'influence de la plante s'amenuise avec la distance et à la mort de la plante (récolte), un phénomène de résilience est observé en ce qui concerne les communautés bactériennes alors que la structure des communautés fongiques semble affectée plus longtemps (Mougel et al., 2006). Néanmoins, la multiplication du nombre de plantes (densité) et un chevelu racinaire important peuvent transformer le sol arable en un continuum rhizosphérique, qui s'il est pérenne (prairie permanente) peut conduire à l'établissement d'une microflore adaptée à la communauté végétale présente à la surface du sol (van Elsas et al., 2002). La densité et la diversité microbienne observées dans un sol sous prairie permanente sont plus importantes que celles observées dans un sol cultivé, sans doute du fait d'une pression constante du couvert végétal dans le premier cas (van Elsas et al., 2002). Par ailleurs, l'influence de l'espèce végétale cultivée sur la structure et la diversité des communautés microbiennes du sol est modulée par le type de sol dans lequel les plantes sont cultivées (Garbeva et al., 2007; Mougel et al., 2006), et en particulier par la fertilité (Innes et al., 2004).

Différents niveaux d'intégration ont été utilisés pour mettre en évidence l'impact de l'espèce végétale cultivée sur la diversité microbienne. Une approche globale en conditions contrôlées a permis de prendre en compte l'influence de la luzerne (*Medicago truncatula*) sur la diversité des communautés bactériennes et fongiques, incluant les microorganismes symbiotiques et mettant en évidence que les protobactéries étaient affectées par le génotype variétal de la luzerne et que la résilience était plus forte chez les bactéries que chez les champignons (Mougel et al., 2006).

Dans la mesure où le cultivar de maïs est susceptible de modifier la diversité microbienne, il semble important de se poser la question de l'impact d'une culture de maïs génétiquement transformé sur la diversité microbienne. Les études réalisées à l'échelle des communautés microbiennes semblent

indiquer que les effets du maïs transformé sont identiques à ceux du maïs non transformé (Baumgarte & Tebbe, 2005; Blackwood & Buyer, 2004). En s'intéressant, non plus aux communautés microbiennes, mais à la diversité fonctionnelle (dénitrification), les études indiquent une absence d'effet du maïs transgénique sur cette fonction, ou pour le moins, un impact moins important que celui que constituent les facteurs environnementaux (saison, pratiques culturales, sol) (Philippot et al., 2006). De la même manière, la décomposition des résidus de maïs transformés, dont la teneur en lignine (12%) et le rapport lignine/N (9,9) sont supérieurs à ceux trouvés chez le maïs non transformé (10% lignine; lignine/N = 8.6), affecte la structure des communautés microbiennes mais à un degré équivalent à celui causé par des facteurs abiotiques (sol, structure, période de prélèvements) (Fang et al., 2007). Il ne semble donc pas y avoir d'incidence notable de la culture de maïs transgénique sur la diversité microbienne.

Les nombres d'espèces à la surface et sous le sol peuvent être corrélés quand les taxa des deux habitats répondent de la même manière aux contraintes environnementales dominantes (Coleman & Whitman, 2005). On le note sur les études conduites selon des gradients de perturbations, ou de conditions pédoclimatiques et géographiques (Green et al., 2004; Waldrop & Firestone, 2006a; Waldrop et al., 2006b). Une diversité végétale importante produit une litière d'une plus grande variété dans sa composition qui peut favoriser une microflore et microfaune également diversifiée adaptée aux composants organiques (Hooper et al., 2005) et la création de différentes niches colonisables par des champignons présentant des exigences écologiques correspondantes (Wardle, 2006b). Dans le cas des prairies permanentes, il a été démontré que la diversité spécifique de la litière pouvait dans certains cas augmenter la biomasse et l'activité (respiration, décomposition) des communautés microbiennes (Bardgett & Shine, 1999), mais ce résultat n'est pas généralisable (e.g. Wardle et al., 1997).

Si un effet direct et reproductible de la diversité végétale sur la diversité bactérienne est observé au niveau de la rhizosphère des plantes, il ne l'est pas au niveau du sol non rhizosphérique (Kowalchuk et al., 2002). Il semblerait en effet que la diversité végétale ne contrôle pas directement la diversité spécifique des microorganismes du sol mais par contre, elle affecte indirectement la diversité fonctionnelle en limitant la biomasse des décomposeurs, notamment fongiques, par la nature et la quantité de substrats organiques produits par la communauté végétale (Waldrop et al., 2006b). Ces auteurs concluent d'ailleurs que la diversité végétale à la surface du sol ne peut pas constituer un indicateur absolu de la diversité fongique souterraine.

Conclusion - La diversité végétale sélectionne dans sa rhizosphère, mais pas au-delà, une communauté microbienne susceptible d'utiliser les ressources nutritives et physicochimiques que fournissent son métabolisme et son développement racinaire. De la même manière, la nature des résidus et déchets végétaux (litière) peut orienter la diversité fonctionnelle des microorganismes.

(c) Intérêt de la biodiversité microbienne pour l'installation d'espèces végétales et la diversité de ces espèces

En retour, les microorganismes sélectionnés dans la rhizosphère favorisent, par leurs activités (minéralisation) et la production de métabolites particuliers (hormones, molécules signales), la croissance de la plante (Offre et al., 2007; Rengel et al., 1998). En effet, s'il n'a pas toujours été possible de corréler strictement la diversité microbienne avec la productivité primaire des plantes, une relation entre les activités de la microflore et la productivité a pu être établie (Broughton & Gross, 2000).

Il a également été démontré que l'activité de décomposition et la contribution aux cycles biogéochimiques d'une microflore diversifiée sur le plan taxinomique et fonctionnel fournit des nutriments et des conditions favorables au développement d'une flore diversifiée. C'est particulièrement vrai quand on parle de groupes fonctionnels étroitement liés tels que les associations symbiotiques (Dickie, 2007). Ainsi, une corrélation positive a été trouvée entre la diversité des endomycorhizes et la diversité des espèces végétales, alors qu'il n'y a pas de spécificité d'hôte dans cette interaction symbiotique (van der Heijden et al., 1998). La présence au niveau de chaque plante de plusieurs espèces de champignons endomycorhizogènes dont l'efficacité dans la relation symbiotique est variable pourrait bénéficier à certaines espèces végétales plus qu'à d'autres. De la même manière,

dans une prairie, les endomycorhizes favorisent les plantes en C₄, conduisant à l'exclusion des plantes en C₃, associées aux ectomycorhizes, ce qui dans ce cas oriente la diversité végétale en surface (Smith et al., 1999). Par contre, des expérimentations réalisées en microcosmes révèlent que les plantes en monoculture ne sont pas sensibles au degré de diversité microbienne présente dans le sol, alors qu'en situation de polyculture (6 espèces herbacées en mélange), l'aptitude compétitrice des espèces dominantes est réduite au profit des espèces dominées quand la diversité microbienne est plus élevée, ce qui assure une plus grande diversité végétale dans le système (Bonkowski & Roy, 2005).

Les associations symbiotiques entre bactéries et plantes correspondent principalement à des symbioses fixatrices d'azote et impliquent des plantes actinorhiziennes (avec l'actinobactérie *Frankia*), et des protéobactéries comme *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* ou quelques β-protéobactéries avec de nombreuses Fabacées/légumineuses. Une certaine spécificité d'hôte assure aux plantes trouvant dans le sol les génotypes bactériens capables de former les nodosités et de fixer efficacement l'azote de l'air un avantage compétitif vis-à-vis des plantes ne pouvant réaliser cette association (Hartmann et al., 1998; Lafay & Burdon, 2006). C'est d'ailleurs l'absence de la bactérie *Bradyrhizobium japonicum* dans les sols européens qui empêchait la culture du soja sur le continent et qui a justifié que cette bactérie soit maintenant régulièrement inoculée (Catroux et al., 2001). Un nombre croissant d'études expérimentales démontrent néanmoins que les interactions entre les plantes et la diversité du sol (y compris avec les espèces pathogènes), contribuent au maintien de la diversité des prairies en favorisant le maintien des dicotylédones face à la dominance des graminées (Kulmatiski et al., 2008).

Conclusion - Combinés aux résultats de la section 2.2, ces résultats montrent que la diversité microbienne peut favoriser l'installation des plantes, leur alimentation minérale et hydrique, favorise le contrôle des microorganismes phytopathogènes d'origine tellurique et aérienne.

(d) Synthèse des rétroactions plantes-sol

L'analyse par service (2.2.1 à 2.2.3) et l'analyse ci-dessus des interactions entre diversité végétale et diversité des organismes du sol a mis en évidence tout un réseau d'interrelations, illustré sur la Figure 2.2-29. Si les études de plus en plus nombreuses au cours des cinq dernières années ont pu mettre en évidence l'existence de telles interactions (voir les revues par : Ehrenfeld et al., 2005; Kulmatiski et al., 2008), leurs mécanismes restent fort mal connus, et en particulier ceux qui sous-tendent leur dépendance au type de sol, aux espèces ou groupes fonctionnels végétaux concernés (Bezemer et al., 2006).

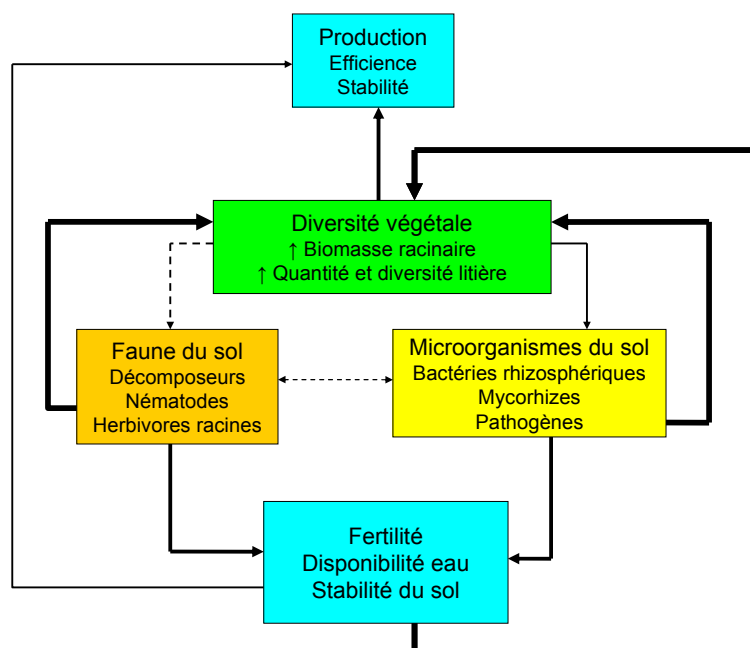


Figure 2.2-29. Représentation simplifiée des interrelations entre diversité végétale, diversité des organismes du sol, et services des écosystèmes.

De manière générale, la diversité végétale, et en particulier la présence ou l'abondance de génotypes, d'espèces ou de groupes fonctionnels particuliers, peut favoriser la diversité microbienne, et dans certains cas la diversité de certains groupes de la faune du sol. Ceux-ci peuvent alors avoir en retour des effets directs ou indirects sur la diversité végétale. Les effets directs sont ceux des herbivores ou des pathogènes dont l'action sur certaines espèces ou groupes fonctionnels peut contribuer au maintien de la diversité des communautés. Les effets indirects passent par les effets de la biodiversité du sol sur les processus écosystémiques qui contribuent au maintien de la fertilité, à la disponibilité en eau, et à la stabilité du sol, et par là peuvent avoir des effets retour positifs ou négatifs sur la diversité végétale. Enfin, ces services influent directement sur la production végétale, en combinaison avec les effets directs de la diversité végétale. Selon le contexte pédoclimatique, les espèces végétales et d'autres facteurs qui ne sont pas encore compris, l'issue de ces interactions pourra soit être la mise en place soit de boucles de rétroactions positives – la biodiversité végétale favorise la biodiversité du sol, avec des effets positifs pour les services intrants et en retour un maintien de la diversité végétale et de la production végétale, soit de boucles de rétroactions négatives – inversement les effets directs des organismes du sol ou les effets de la fertilité ou de la disponibilité en eau réduisent la diversité végétale, avec des effets nets négatifs ou positifs (effets directs de la fertilité et de la disponibilité en eau) sur la production végétale.

Conclusion - Il existe tout un réseau d'interrelations entre diversité végétale et diversité des organismes du sol, qui interagissent avec la fourniture de services intrants de l'agriculture et avec la production végétale. Si les études de plus en plus nombreuses au cours des cinq dernières années ont pu mettre en évidence l'existence de telles interactions, leurs mécanismes restent fort mal connus, et en particulier ceux qui sous-tendent leur dépendance au type de sol, aux espèces ou groupes fonctionnels végétaux concernés. Selon le bilan de toute la série d'interactions en jeux, des boucles de relations positives ou négatives peuvent se mettre en place et contribuer à augmenter ou réduire la production végétale.

2.3. Synthèse par groupe d'organismes des services écologiques des agroécosystèmes

Après la présentation, dans la section précédente (2.2), des effets de la diversité par service, nous présentons ici, sous forme de texte puis de tableau, une synthèse des effets de la diversité par groupes d'organismes. Ces effets sont toutefois présentés par grande catégorie de services (intrants, contribuant au revenu agricole direct, hors revenu agricole direct).

Services intrants

Plantes :

Il n'y a pas d'effets de la richesse spécifique végétale sauf pour l'utilisation de l'azote, via son effet sur la production de biomasse et pour le contrôle des invasions biologiques.

Dans tous les cas, le facteur déterminant est la diversité fonctionnelle : fixation de l'azote pour les légumineuses (cultivées ou spontanées), différence de profondeur d'enracinement qui permet de mieux exploiter les ressources du milieu ainsi que les traits des espèces dominantes (prairies semi-naturelles).

Cependant, si l'on ne peut faire l'hypothèse que la richesse fonctionnelle ou la complémentarité fonctionnelle interviennent, notamment en ce qui concerne les traits racinaires et la phénologie, ces effets ne sont pas toujours prouvés de manière irréfutable.

La diversité intraspécifique (mélange de variétés) a surtout été étudiée par rapport au contrôle des bioagresseurs : elle a généralement un effet positif quand celui-ci a été quantifié (manque de connaissances).

Les adventices et leur richesse spécifique peuvent jouer un rôle positif (services de stabilité du sol (protection contre l'érosion), de pollinisation, et de contrôle des bioagresseurs) ou négatif (pertes de rendement par dommages et compétition avec les cultures pour l'eau, la lumière et les éléments minéraux). Les effets de leur richesse ou de leur complémentarité fonctionnelle sont positifs pour la pollinisation, mais en général ils ne sont que peu explorés.

Pédofaune :

La richesse spécifique intervient rarement pour la fourniture de services intrants.

La richesse fonctionnelle, en particulier des ingénieurs du sol (macrofaune), de la mésofaune et de la microfaune, joue un rôle essentiel lorsqu'il a été testé (stabilité, disponibilité en eau, maintien de la fertilité via la décomposition).

Plus que la diversité quantitative, c'est souvent la présence de groupes clés (ingénieurs du sol et mésofaune) ou d'espèces clés qui intervient.

La diversité des histoires de vie est identifiée comme un facteur important du maintien de ces services (décomposition).

Globalement les connaissances restent assez limitées sur le rôle de la diversité quantitative de la pédofaune pour les services intrants.

Microorganismes du sol :

La richesse taxinomique / génétique favorise la stabilité du sol, la fertilité via la minéralisation et la nutrition minérale des plantes, ainsi que le contrôle des phytopathogènes.

La richesse taxinomique / génétique / fonctionnelle n'a pas d'effet en deçà d'un certain seuil pour les processus de décomposition associés au service de maintien de la fertilité.

La richesse fonctionnelle contribue au contrôle des phytopathogènes .

L'identité des bactéries fixatrices d'azote est importante pour maintien de la fertilité.

L'identité des groupes détermine le degré de stabilisation de la matière organique du sol : les champignons ont un rôle mécanique et enzymatique ralentissant son turn-over.

Arthropodes épigés & hypergés :

La composition et la richesse fonctionnelles, et à un degré moindre l'abondance des espèces au sein des communautés, sont les facteurs déterminants de la réalisation de la pollinisation, du contrôle biologique des bioagresseurs, et du contrôle des invasions par des arthropodes exotiques. La composition fonctionnelle intervient aussi positivement pour la fertilité via ses effets sur la décomposition.

En revanche, la richesse fonctionnelle peut faciliter les invasions végétales (dommage).

La composition fonctionnelle présente une dualité d'effets vis-à-vis de la santé animale : elle favorise la régulation de certains parasites par leurs ennemis, mais provoque également le parasitisme des animaux.

Paysage :

L'hétérogénéité spatiale et la structuration des paysages contribuent à la stabilité du sol (lutte contre l'érosion), à la régulation des flux d'eau à l'échelle du bassin versant et au contrôle des bioagresseurs via les effets positifs sur leurs ennemis naturels.

Les éléments boisés et les structures pérennes linéaires (haies...) favorisent le contrôle biologique des bioagresseurs, favorisent la diminution de l'évaporation de l'eau du sol par temps chaud et venté tout en prolongeant la transpiration des plantes cultivées dans les mêmes conditions et en prélevant eux-mêmes de l'eau. Le bilan global est une diminution des réserves d'eau du sol au niveau des parcelles.

Conclusion : La majorité des services intrants sont dépendants de la biodiversité de plusieurs groupes d'organismes (plantes et sol, plantes et insectes). Les effets de la biodiversité sont relativement homogènes entre services intrants pour un groupe d'organismes donné. Ils dépendent de la composition fonctionnelle des différents groupes impliqués, et parfois de leur richesse fonctionnelle ou taxinomique. Les relations entre composition fonctionnelle des différents groupes apparaissent donc comme un élément primordial de compréhension à développer (cf. mécanismes pertinents pour la gestion à mettre en relation avec les boucles de rétroaction).

Services contribuant au revenu agricole direct

Dans le cas des grandes cultures, augmenter le nombre d'espèces ou de variétés cultivées n'entraîne pas de bénéfice systématique immédiat sur le rendement. De plus un accroissement de la richesse spécifique des adventices pose plusieurs problèmes pour le rendement. Cependant, accroître la diversité des espèces cultivées dans le temps (pratique des rotations, insertion de cultures intermédiaires) entraîne plusieurs effets positifs sur les états du milieu cultivé qui sur le moyen et long terme ont un impact favorable sur la production et sur son coût. De même diversifier les espèces ou variétés cultivées en mélange contribue positivement à la stabilité du rendement face aux variations biotiques et climatiques. C'est la composition fonctionnelle qui est déterminante. Elle ne permet toutefois des augmentations de rendement que lorsque les relations interspécifiques entraînent une complémentarité voire une synergie dans l'utilisation des ressources, selon les divers traits fonctionnels des plantes et plus particulièrement dans un contexte de milieu pauvre ou de bas intrants, spécialement azotés.

En prairies, globalement la richesse spécifique végétale contribue positivement à la production liée à l'élevage (herbe et produits animaux). Cet effet résulte des bénéfices, pour la qualité des fourrages, de la composition fonctionnelle (traits fonctionnels des espèces dominantes), voire de la richesse fonctionnelle des prairies via la complémentarité entre espèces. La richesse fonctionnelle est également bénéfique à la stabilité de la production à l'échelle de l'exploitation mais pas forcément à l'échelle de la parcelle.

La diversité spécifique et fonctionnelle des microorganismes a des effets positifs sur l'efficacité et la stabilité de la production primaire, parfois via des pollinisateurs.

La composition et l'hétérogénéité spatiale des paysages contribuent à la stabilité de la production primaire.

L'ensemble de ces effets sont encore mal quantifiés pour les systèmes de production sous climat tempéré.

Conclusion : Les services de production dépendent fortement de la biodiversité végétale et de ses effets sur les autres organismes bénéfiques (cf. services intrants) ou nuisibles. La stabilité de la production dépend donc de la biodiversité de ces autres organismes, ou microorganismes, parfois moins que de celle des plantes (sauf effet rotation).

Services hors revenu agricole direct

La richesse spécifique et fonctionnelle végétale, y compris des adventices, a des effets bénéfiques pour la qualité des eaux, la conservation de la biodiversité et la valeur esthétique et culturelle, mais nuit à la disponibilité en eau à l'exutoire des bassins versants agricoles (ou pour le rechargement des nappes). Mais il n'existe pas de données permettant de conclure sur les effets sur la régulation du climat via la séquestration du carbone ou sur la santé humaine.

En revanche, la composition et la diversité fonctionnelle végétale et en particulier les traits des espèces dominantes, à toutes les strates végétales, contribuent au maintien de la qualité des eaux, à la régulation du climat via les propriétés physiques de surface telles que l'albedo, la rugosité...), et la mitigation des incendies.

La diversité végétale intraspécifique peut favoriser la conservation de la biodiversité et la valeur culturelle et esthétique mais les connaissances sur ses effets sont limitées.

Les espèces (végétales) exotiques peuvent nuire à la disponibilité en eau, à la mitigation des incendies, mais leurs effets sur la conservation de la biodiversité ne sont pas systématiquement négatifs, alors qu'elles peuvent même contribuer à la valeur esthétique et culturelle.

La conservation de la biodiversité et la valeur esthétique et culturelle dépendent des richesses spécifique et fonctionnelle des plantes et des arthropodes : de fortes valeurs de ces richesses sont garantes d'une meilleure résistance des écosystèmes aux espèces exotiques invasives, et d'une plus grande satisfaction de la société (néophytes et spécialistes). Toutefois, la composition fonctionnelle en arthropodes peut parfois faciliter la dissémination de plantes exotiques (via la pollinisation entomophile).

Différentes composantes de la biodiversité des microorganismes du sol interviennent pour la qualité des eaux et la régulation du climat via la séquestration du carbone.

L'hétérogénéité des paysages, leur structuration spatiale et la présence d'éléments boisés et linéaires ont des effets bénéfiques pour la plupart des services obtenus hors revenu agricole direct.

Conclusion : Les effets connus de la biodiversité sur les services non inclus dans le revenu agricole direct concernent principalement les plantes et les paysages, les microorganismes du sol et les arthropodes intervenant pour des services particuliers.

Tableau de synthèse par groupe d'organismes

	Service	Végétaux cultivés	Adventices	Végétaux prairies	Arthropodes épigés & hypergés	Pédofaune	Microorganismes	Paysage
INTRANTS	Stabilité du sol	0 R sp + R fct + C fct	+ R sp	0 R sp ? R fct + C fct		+ présence ingénieurs du sol (macrofaune) & mésofaune + R fct ingénieurs du sol & mésofaune	+ R sp champignons Stabilisation MO : + R champignons ? D fct	+ hétéro
	Disponibilité en eau	0 R sp + R fct + C fct ? D intra	- R sp	0 R sp + R fct + C fct + D intra		+ R fct ingénieurs du sol & mésofaune	+ C fct mycorhizes	- C sp (ligneux, ↗ transpiration) + hétéro (↘ évaporation potentielle, ↗ précipitations)
	Fertilité							
	Décomposition	+ C fct ? D intra	?	0 R sp 0 R fct + C fct + D intra	+ C fct	+ espèces clés + R fct + D traits histoire vie	0 R fct (effet seuil) + D fct champignons	
	Minéralisation	? D intra			+ C fct	0 R sp	+ D fct	
	Utilisation par les végétaux	+ R sp (légum.) + D fct	?	+ R sp + R fct + C fct + D intra			+ Compo N-fix + D génét N-fix + D sp mycoR	+ D fct (arbres dans haies & ripisylves, remontent éléments lixiviés)
	Régulation du climat local		- R sp					+ D struct
	Pollinisation	+ D sp. (pour surfaces homogènes) + R sp.	+ R sp + R fct	+ R sp. ? D	+ D sp (pollinisateurs) ? D fct		+ C fct mycoR	? hétéro + compo
	Contrôle biologique des bioagresseurs	+ D intra (agresseurs fongiques) + D sp (ravageurs)	+ R sp + R fct	+ D fct	+ C fct + R fct	+ D fct	+ D sp + D fct	+ D compo + D struct
	Contrôle des invasions biologiques	? / 0 D intra (un seul essai réalisé sur "culture" d' <i>Arabidopsis</i>)	?	+ R sp + C fct	invas° d'arthropod: + D fct invas° de plantes: - R fct	?	+ R sp pathogènes + D fct pathogènes	
	Résistance des animaux domestiques aux maladies et parasites	+ C fct	?	+ R sp	+ C fct (ennemis des parasites) - C fct (parasites)		? R sp	+ D struct

Légende : C = composition ; D = diversité ; R = richesse ; compo = de composition ; fct = fonctionnelle ; génét = génétique ; hétéro = hétérogénéité ; intra = intraspécifique ; mycoR = mycorhizes ; sp = spécifique ; struct = structurelle ; taxi = taxinomique.
Les signes ou caractères +, -, 0, ? indiquent respectivement des effets positifs, négatifs, nuls ou connus avec peu de certitude dans l'état actuel des recherches.

	Service	Végétaux cultivés	Adventices	Végétaux prairies	Arthropodes épigés & hypergés	Pédofaune	Microorganismes	Paysage
REVENU AGRICOLE DIRECT	Production primaire - efficience	? D fct (+ quand céréales-légumin. en situat° N limité, et arbre-culture ; - avec mulch vivant) ? D intra	- R sp - R fct	+ R sp + C fct + R fct + R génotypes 0 D marqueurs neutres		+ R sp + R fct	? R fct + D fct + D sp	
	Production primaire – stabilité face aux facteurs biotiques	+ R sp + D génét ? rotation + C fct ? D intra	+ R fct	? exotiques	- C sp ravageurs - R fct ravageurs		+ D sp (seuil mini) + D fct (redondance fct)	? hétéro (diminut° propagat° pathogènes) - hétéro (refuges ravageurs)
	Production primaire – stabilité face aux changements abiotiques	+ R sp 0 rotation + C fct ? D intra	?	0 R sp 0 R fct ? C fct + R sp + R fct ? D intra			+ D sp (seuil mini) + D fct (redondance fct)	+ hétéro + compo
	Ressource alimentaire pour la production animale	+ D fct	? R sp	? R sp		?		
	Production animale quantitative <i>Production laitière par VL</i> <i>Production laitière par ha</i> <i>Production viande</i>		0 R sp	0 R sp + R sp + R sp		?		+ hétéro (modif microclimats)
	Caractéristiques sensorielles des produits animaux		- R fct	+ R sp		?		
	Autres produits commercialisables		+ R sp			?		

	Service	Végétaux cultivés	Adventices	Végétaux prairies	Arthropodes	Pédofaune	Microorganismes	Paysage
REVENU AGRICOLE INDIRECT	Disponibilité en eau	- R sp rotation	- R sp	- R sp - R fct - exotiques		+ D fct	+ D sp	- hétéro (quantité) + hétéro (crues)
	Qualité des eaux							
	<i>Nitrates</i>	+ R fct	?	+ R sp + R fct + C fct			? R taxi - efficience + R taxi – stabilité	+ compo + hétéro
	<i>Xénobiotiques</i>	+ R fct					+ D génét	
	Régulation du climat							
	<i>Cycle du carbone</i>		?	? R sp + C fct + D intra	+ D fct	? espèces clés	+ C fct (séquestr. C) - R sp (GEC)	+ hétéro
	<i>Propriétés de surface</i>			+ C fct				
	Mitigation des incendies		?	+ C fct - exotiques		?		+ hétéro
	Santé des humains		+ R fct - R fct	? R sp - exotiques + C sp (médicinales)	- C fct	?		
	Conservation de la biodiversité		+ R sp + R fct	+ R sp + R fct ?- exotiques + D intra diversité spécifique arthropodes (divers niveaux trophiques) + D intra diversité spécifique espèces adventices ou messicoles	+ R sp + R fct - exotiques	- exotiques	+ D sp	+ D comp + D struct + D fct
	Valeur esthétique et culturelle	+ R sp	+ R sp + R fct	+ R sp + R fct 0 exotiques	+ R sp	?		+ D struct + D compo

2.4. Mécanismes des services écologiques et implications pour la gestion des agroécosystèmes

2.4.1. Applicabilité des résultats issus d'études théoriques des effets de la biodiversité sur les fonctions écologiques

Cette sous-section propose une critique des expérimentations utilisées pour la section 2.2 et discute leur pertinence pour des situations réelles en termes de patrons de diversité (notamment telles que décrites au Chapitre 1 pour la baisse / augmentation de diversité sous les effets de la gestion).

2.4.1.1. Les expérimentations en communautés assemblées sont-elles réalistes ?

. Scénarios d'extinction et de recolonisation dans les prairies

Les études théoriques et expérimentales qui ont testé les effets d'une perte de diversité sur le fonctionnement des écosystèmes ont utilisé des scénarios d'extinction aléatoire à partir d'un pool régional d'espèces de prairie permanente. Cette approche, outre ses mérites de robustesse statistique, a été appliquée pour pallier la méconnaissance des séquences attendues d'extinction locale des espèces (Ostman et al., 2001a; Schmid et al., 2002). Certaines études suggèrent que différents scénarios d'extinction peuvent conduire à des réponses très différentes du fonctionnement des écosystèmes (Smith & Knapp, 2003; Zavaleta & Hulvey, 2004). Même si l'extinction aléatoire peut être plausible dans des fragments de prairies ou des essais de restauration de la diversité dans des parcelles de taille limitée au sein d'un paysage agricole, le Chapitre 1 a bien démontré que les pratiques agricoles affectent la biodiversité des organismes de manière déterministe. Par exemple, de forts niveaux de fertilisation excluent les espèces de prairie qui ne tolèrent pas la compétition (Smart et al., 2005 ; Chapitre 1). Il est également fréquent que les espèces les moins abondantes soient plus sensibles que les espèces dominantes (Schwartz et al., 2000; Smith & Knapp, 2003; Lyons et al., 2005). Ces réductions de diversité n'ont probablement pas d'impact tant que la fertilité reste élevée, mais pourraient avoir des conséquences marquées si elle est réduite (Figure 2.4-7 ; voir 2.4.3.1 pour plus de détails). Des expérimentations plus réalistes devraient donc découpler les effets des facteurs environnementaux, et en particulier des facteurs de gestion, de ceux qui modifient directement le fonctionnement des écosystèmes sous l'effet de la réduction de biodiversité (Grime, 2002; Schmid et al., 2002). Enfin, les études expérimentales se sont intéressées uniquement aux cas où la diversité est réduite de façon permanente, alors que dans des situations agricoles certaines espèces pourraient recoloniser les prairies à partir d'éléments paysagers intacts ou être ré-introduites par l'agriculteur, ou par des actions de restauration de la biodiversité, notamment dans les jachères ou les parcelles abandonnées (Kardol et al., 2005; Bullock et al., 2007; Lepš et al., 2007). Les travaux sur les effets de la séquence de recolonisation sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes en sont à leur début (Schläpfer et al., 2005; Körner et al., 2008). De la même manière, les travaux sur les effets de la limitation de la diversité par la dispersion sur les relations entre biodiversité et services écologiques ne font que commencer (voir 2.4.3.3).

Conclusion - Les études théoriques et expérimentales utilisant des scénarios d'extinction aléatoire sont peu plausibles et ne permettent pas d'analyser des situations réalistes. Ces approches ignorent aussi les effets sur la structure des communautés des facteurs abiotiques comme la fertilisation et la dynamique de recolonisation après extinction. Des analyses utilisant des dispositifs plus réalistes n'en sont qu'à leur début.

. Contrastes entre situations expérimentales en communautés végétales assemblées et situations agricoles

Nombre de communautés prairiales utilisées pour les études théoriques des relations entre diversité végétale et fonctionnement des écosystèmes correspondent à des assemblages d'espèces irréalistes qui ne pourraient être maintenus en conditions agricoles ou naturelles (Schwartz et al., 2000; Grime, 2002; Diaz et al., 2003), ou qui requièrent une gestion particulière des régimes de récolte, de la fertilité, et

éventuellement des semis réguliers pour maintenir la diversité fonctionnelle élevée. Il en résulte d'ailleurs que les couverts expérimentaux ont souvent des difficultés à s'installer, et que les densités et leur recouvrement peuvent être faibles, restant en deçà des valeurs observées au champ. Ceci est d'autant plus problématique que les densités les plus faibles sont souvent observées dans les couverts les moins divers, alors qu'une diversité plus élevée permet une meilleure installation (He et al., 2005). Les raisons de ces problèmes d'installation du couvert sont nombreuses et pas toutes connues. Outre le fait que sont assemblées des espèces qui ne coexistent pas dans des situations naturelles, on peut invoquer l'absence d'interactions positives entre espèces végétales (soit par complémentarité d'utilisation des ressources, soit par facilitation) ou avec des organismes du sol (p.ex. les associations symbiotiques bactériennes ou mycorhiziennes), l'absence d'espèces clés (par ex. le rhinanthé ; Pywell et al., 2004), l'effet des pathogènes (van der Putten et al., 2007), etc. L'utilisation de communautés en cours d'installation, comme c'est le cas dans les expérimentations de références de la bibliographie, est également problématique dans la mesure où les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes tendent à être réduits lorsque le recouvrement de la végétation est faible (Tilman et al., Schmid et al., résultats non publiés). Enfin, l'applicabilité des résultats obtenus sur des prairies permanentes à des cultures annuelles ou à des prairies temporaires demande d'explorer les effets des différences de densités entre espèces, c'est-à-dire de la structure des communautés (par exemple avec une culture à forte densité et une diversité d'adventices à faible densité), ou par exemple de phénologies décalées (pour les cultures de couverture ou des cultures intercalaires). Des éléments de réponse à ces divers points sont apportés dans les parties 2.4.2.1 et 2.4.3.3.

Conclusion - Les communautés expérimentales utilisées pour analyser les effets de la diversité végétale sur le fonctionnement des écosystèmes ne représentent pas des assemblages d'espèces réalistes, tant par leur composition que par leur recouvrement et la densité relative des espèces. Leur valeur heuristique ne peut donc se situer qu'au niveau des mécanismes mis en évidence, et la recherche d'approches expérimentales plus réalistes par rapport aux situations rencontrées dans les agro-écosystèmes doit être une priorité.

. Patrons d'extinction et de recolonisation pour les organismes du sol

(a) Faune du sol

Répondre à la question : "quelle est la diversité nécessaire pour maintenir les différentes fonctions ?" n'est pas chose aisée, ne serait-ce que par la grande difficulté d'analyser à ce niveau la faune du sol compte tenu de l'extrême diversité spécifique de nombreux taxons d'organismes du sol. En effet, il n'y a pas de méthode unique, ou même un ensemble de méthodes, qui permette de déterminer la richesse spécifique d'un échantillon de sol de façon simple (Swift et al., 2004). Ces problèmes techniques retardent l'acquisition des connaissances. Les méthodes d'extraction des organismes du sol ne sont pas d'une efficacité parfaite, ce qui rend encore plus difficile ces études (André et al., 2002). De plus, il y a encore un manque de connaissance taxinomique de ces organismes auquel qu'il conviendrait de s'atteler (Brussaard et al., 1997).

De ce fait, la question de la relation diversité-fonctionnement peut être abordée directement et la faune du sol a été séparée en différents groupes taxinomiques ou en groupes fonctionnels qui sont le plus souvent basés sur les préférences alimentaires (Brussaard et al., 2004). Alors la question devient combien de groupes fonctionnels sont nécessaires et quelle richesse spécifique dans chacun de ces groupes ? En effet, comme nous l'avons vu dans l'analyse exhaustive de la section 2.2., la composition fonctionnelle est également importante : la présence d'espèces particulières plutôt que d'autres espèces appartenant au même groupe fonctionnel peut être décisif pour un processus de l'écosystème (Brussaard et al., 2004).

Les expériences rapportées dans la bibliographie n'ont pas été conçues pour discriminer entre l'importance de quelques espèces clés et beaucoup d'autres espèces (Brussaard et al., 2004). Les deux cas peuvent être considérés comme les extrêmes sur une échelle allant de la dominance pure à la complémentarité pure (Loreau et al., 2002, cité par Brussaard et al., 2004). De plus, il faut signaler la difficulté de concevoir des dispositifs expérimentaux qui permettent de séparer une causalité d'une simple corrélation (Huston, 1997). Par ailleurs, outre l'effet diversité il y a également un effet densité

qu'il est difficile de tester simultanément (développé dans Huhta et al., 1998; Cole et al., 2004; Vetter et al., 2004). Enfin, très souvent le nombre d'espèces manipulées est très faible, donc cela conduit à rendre plus importantes les caractéristiques spécifiques de chacune des espèces présentes, et donc à la conclusion de l'idiosyncrasie (Huhta et al., 1998).

Deux des principaux groupes fonctionnels de la faune du sol sont les décomposeurs et les ingénieurs du sol. Leurs effets sont directs ou indirects à travers la régulation du compartiment microbien qu'ils effectuent par prédation ou mutualisme (Lavelle et al., 2006). Les fonctions réalisées par les organismes du sol sont le plus souvent évaluées en terme de présence ou d'absence des différents organismes ou groupes d'organismes (voir Encadrés 2.2-4., 2.2-6. et 2.2-9., Section 2.2), alors que les effets spécifiques de la présence de communautés diversifiées et de son niveau de diversité sont rarement pris en considération (Giller et al., 1997). Comme nous l'avons vu, les études testant l'effet de la diversité des organismes du sol (richesse spécifique, richesse fonctionnelle, longueur de la chaîne trophique...) concernent en grande majorité des études sur les décomposeurs du sol (nématodes, collemboles, micro-arthropodes, enchytréides), et non sur les ingénieurs du sol (vers de terre, fourmis). De plus, ce sont des études le plus souvent à court terme. Des études sur plusieurs années seraient grandement nécessaires pour renforcer les conclusions.

Contrairement aux études sur la diversité des végétaux, les études sur la diversité des organismes du sol montrent rarement un effet important de cette diversité sur les fonctions écologiques auxquelles elle contribue : décomposition, minéralisation, production primaire, stockage du carbone (Mikola et al., 2001). Lorsqu'un effet positif est trouvé, il est rarement de forte amplitude. Trois raisons sont mises en avant pour expliquer ces différences :

- les décomposeurs sont généralement redondants dans les conditions expérimentales testées ;
- les gradients de diversité testés sont de faible ampleur dans les études sur les décomposeurs par rapport à la diversité existant dans les sols (du fait des problèmes méthodologiques liés à la mise en place de ces études). Ces assemblages sont donc peu réalistes en ce qui concerne la micro et mésofaune mais également la macrofaune ;
- les processus du sol sont contrôlés par des interactions multitrophiques, qui compliquent l'étude des relations diversité / fonctionnement de l'écosystème.

La redondance spécifique apparaît comme l'explication la plus simple et la plus logique à l'absence d'effet de la diversité dans les systèmes de décomposeurs. Toutefois, l'importance de la redondance est contredite par le fait que l'identité des espèces et la composition spécifique de la faune ont des effets significatifs sur les processus de l'écosystème dans les études où leur rôle est pris en considération. C'est pourquoi, Mikola et al. (2001) suggèrent que les effets de la diversité *per se* sont peu fréquents et souvent variables, mais qu'il apparaît clair que l'identité des espèces présentes ainsi que la composition de la communauté de décomposeurs ont un impact significatif sur les processus de l'écosystème. Les études expérimentales sur le rôle de la diversité des organismes du sol se heurtent à des difficultés liées à une extrême diversité très difficile à caractériser (méthodes complexes, coûteuses en temps et en expertise), à l'existence d'interactions importantes entre ces organismes, et à une connaissance trop sommaire de ces organismes (taxonomie).

L'hétérogénéité du paysage, avec des systèmes de production diversifiés dans l'espace n'est pas non plus prise en compte dans les expérimentations sur la faune du sol. Des modifications de la diversité liées à différentes pratiques agricoles peuvent conduire à des disparitions locales de certains taxons. Toutefois, si dans un périmètre relativement proche des zones de disparition, les taxons demeurent présents, et si les conditions redeviennent favorables, il est tout à fait probable que la recolonisation se fera à moyen terme. De plus, les organismes du sol sont également amenés avec les plants, les machines agricoles, ce qui peut accélérer grandement leur dissémination en comparaison de leurs capacités propres de déplacement.

Les résultats présentés dans la section 2.2 et la synthèse du 2.3 ont montré que les trois hypothèses de Vandermeer et al. (1998) reliant le rôle de la diversité et sa fonction dans les agro-écosystèmes sont partiellement vraies pour la faune du sol : (1) la biodiversité est favorable à la réalisation des fonctions de l'écosystème parce que toutes les espèces réalisent des fonctions légèrement différentes (ont des niches différentes) ; (2) la biodiversité est neutre ou négative car il y a beaucoup plus d'espèces qu'il

n'y a de fonctions et il y a redondance ; (3) la biodiversité est favorable à la réalisation des fonctions car ses composantes qui apparaissent redondantes à un certain moment deviennent importantes quand les conditions environnementales changent. Pour cette dernière hypothèse, s'il est en effet difficile de mettre en évidence un effet positif clair de l'augmentation de la richesse spécifique au sein d'un groupe fonctionnel sur l'efficacité d'un processus, la "biodiversité" est très souvent considérée comme un gage de plus grande probabilité de réalisation de la fonction après une perturbation ou si les conditions changent. En effet, certaines espèces présentes jusque là sans être les acteurs essentiels de la fonction pourraient se révéler les espèces clés dans des conditions modifiées. Cette dernière hypothèse, même si elle est hautement probable, manque encore aujourd'hui de preuves tangibles pour les différents groupes d'organismes du sol.

Conclusion - Tester les effets de la biodiversité de la faune du sol sur les services écologiques demande de manipuler non seulement la présence de différents groupes taxinomiques ou fonctionnels, mais leur diversité. Le peu de travaux expérimentaux pertinents souffrent d'un certain nombre de limitations. Premièrement, ils ont concerné essentiellement les décomposeurs mais très peu les ingénieurs du sol. Deuxièmement, les gradients de diversité testés sont de faible ampleur et les expérimentations de courte durée. En outre, les expérimentations ne testent pas l'effet d'assurance qui est une hypothèse essentielle pour la faune du sol et expliquerait la redondance observée dans les études qui ont été réalisées. Enfin, les processus de recolonisation dans un agro-écosystème diversifié à l'échelle du paysage ne sont pas pris en compte.

(b) Microorganismes du sol

Niveaux d'intégration et échelles spatiales et temporelles d'appréhension de la diversité microbienne

Les études relatives à la diversité des microorganismes font appel à des méthodologies différentes donnant accès à des niveaux d'intégration très différents. En effet, les microorganismes représentent une composante particulière du biota. La notion d'espèce n'est pas définie par l'interfécondité des individus mais par un pourcentage minimal d'homologie des génomes. Il y a donc des **controverse sur l'utilisation du terme diversité**. La microbiologie classique ou pasteurienne s'adresse aux microorganismes cultivables (van Elsas & Costa, 2007) alors que les approches moléculaires comme la métagénomique (Hardeman & Sjolting, 2007) s'adressent à l'ADN total prélevé dans l'environnement incluant des environnements extrêmes (Yergeau et al., 2007) (cf. Chapitre 1, section 1.1.). Les deux types d'approches permettent d'aborder la diversité taxinomique et la diversité fonctionnelle mais peuvent concerner des populations clonales ou des groupes taxinomiques très larges, des activités réalisées ou le polymorphisme de gènes de fonction au sein de communautés. La généralisation des informations fournies par ces études est en outre limitée par les **échelles spatiales** auxquelles la diversité microbienne est étudiée, depuis le micro-agrégat (Grundmann & Debouzie, 2000) jusqu'au paysage (Jackson et al., 2007). Quelles que soient les approches (microbiologiques ou moléculaires) la mesure de la diversité est effectuée sur des échantillons de la taille de la dizaine de grammes (ou ml) jusqu'à 250 mg ou moins pour les extractions d'ADN (Ranjard et al., 2003). L'influence d'une perturbation d'origine anthropique sur la diversité taxinomique ou fonctionnelle, de même que l'érosion de la diversité taxinomique vs la diversité fonctionnelle ont souvent été abordées en conditions contrôlées ou en microcosmes (Setälä et al., 1998; Griffiths et al., 2001; Krsek & Wellington, 2001; Bonkowski & Roy, 2005; Klose et al., 2006; Wertz et al., 2006; Wertz et al., 2007); mais la validation par des mesures à l'échelle du champ voire du paysage ou au-delà est plus difficile (van Elsas et al., 2002; Grayston et al., 2004; Waldrop & Firestone, 2006). La question qui peut être soulevée est celle de la représentativité de l'échantillon et du nombre d'échantillons utilisés pour réaliser les observations. Une étude est actuellement conduite à l'échelle nationale dans le cadre du Réseau de Mesure de la Qualité des Sols (RMQS, unité InfoSol, Arrouays et Jolivet, INRA Orléans, GISSol) dont l'objet est de caractériser la diversité des organismes (animaux, végétaux, microbiens) à la surface et sous le sol, aboutissant à la constitution de bases de données. L'une d'elles, Génosol (Ranjard, INRA Dijon), permet de conserver les ADN prélevés directement à partir des échantillons de sol (RMQS et autres prélèvements hors réseau) et leur analyse par des méthodes moléculaires fournit une image de la structure des communautés bactériennes en relation avec le mode d'occupation des sols et les conditions pédoclimatiques prévalant lors des prélèvements. Les analyses de ces mêmes

ADN, mais avec des amorces correspondantes, seront étendues aux communautés fongiques. Le développement d'outils d'une part d'analyse de données (définition d'indices de diversité à partir de données ARISA : Automated Ribosomal Intergenic Spacer Analysis), et d'autre part de mesure de la diversité permettront d'accéder à la microbiogéographie de la diversité en France.

Enfin, **l'échelle de temps des microorganismes** n'est pas du tout celle des organismes supérieurs. Si en laboratoire, le temps de génération d'*E. coli* est de 20 minutes en conditions optimales, ce temps de génération est sans doute plus long dans le sol où les conditions (oligotrophie, température et humidité) ne sont pas toujours aussi favorables. Néanmoins plusieurs milliers de générations se succèdent en quelques heures pouvant non seulement faire évoluer la structure d'une communauté d'un environnement donné, mais aussi faire évoluer la diversité de cette même communauté. Outre leur multiplication, des mécanismes propres à ces organismes et déjà évoqués (Chapitre 1) comme le transfert horizontal de gènes ou l'activité des virus bactériophages chez les bactéries (Wallis de Vries et al., 2004; Devers et al., 2005), la parasexualité (Kuhn et al., 1995) et les insertions-excisions de transposons (Daboussi, 1996) chez les champignons contribuent significativement à cette évolution (Gelsomino et al., 2006).

Conclusion - Malgré l'abondante littérature relative à la diversité des microorganismes, les connaissances dans ce domaine sont encore très faibles et éparpillées. Les études conduites à ce jour ont mis en évidence le rôle essentiel qu'ont les microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes mais elles ont également révélé les obstacles méthodologiques et conceptuels qui empêchent, pour l'instant, d'avoir une évaluation complète de la biodiversité microbienne impliquée dans les agro-écosystèmes. La densité et la vitesse de génération des microorganismes rendent légitimes les études en microcosmes qui soulignent leur rôle et permettent d'accéder à des mécanismes, voire à définir des indicateurs de la qualité biologique du sol. Ainsi, par exemple, même si une importante redondance fonctionnelle a pu être mise en évidence, notamment dans le cas du cycle du C, il est apparu des seuils au dessous desquels l'érosion de la diversité taxinomique ne pouvait descendre sous peine de perdre les fonctions concernées. Des approches comme celles proposées dans le RMQS devraient permettre de valider les observations réalisées en conditions contrôlées.

. Analyses expérimentales des relations entre biodiversité et pollinisation

En agronomie, les questions théoriques et appliquées de pollinisation ont reçu peu d'attention au long de ces cent dernières années de recherche agricole (McGregor, 1976; Free, 1993). La plupart des études de production se sont focalisées sur l'allocation des ressources dans les plantes, et un rendement plus faible était souvent attribué à des défauts culturels et de pratiques, comme la fertilisation, le contrôle des ravageurs et les conditions climatiques, plutôt qu'à des déficits de pollinisation. L'idée principale était que la reproduction des plantes dépendait principalement d'une limitation en ressources, comme suggéré par la théorie de Bateman (1948).

Les travaux initiés par McGregor (1976) et Free (1993) se sont concentrés sur l'augmentation des rendements des cultures avec l'introduction de colonies d'abeille domestique. Contrairement aux études en écologie, les chercheurs avaient un intérêt plus faible concernant la caractérisation d'autres espèces de pollinisateurs (voir Estes et al., 1983). Ce n'est qu'avec le déclin récent des abeilles domestiques, que quelques études ont mesuré la contribution de différentes espèces de pollinisateurs à employer pour la pollinisation (e.g. *Halictus farinosus* : Parker, 1982 ; *Osmia cornuta* : Bosch, 1994). Enfin, ce n'est que très récemment que sont apparues des études écologiques et agroécologiques mesurant l'impact de l'ensemble de la faune pollinisatrice sur la pollinisation des plantes (Klein et al., 2003; Fontaine et al., 2006).

Ces études mesurent pour la plupart la corrélation entre des niveaux de diversité en pollinisateurs et des performances agronomiques (voir section 2.2.1.5. Pollinisation). Elles sont de ce fait particulièrement réalistes puisque totalement fondées sur des communautés naturelles de pollinisateurs, mais elles ne mettent en évidence que des corrélations et non des causalités. Une méthode expérimentale consiste à créer des communautés assemblées de pollinisateurs, afin de mesurer les effets de diverses combinaisons d'espèces sur les performances de pollinisation (voir section 2.2.1.5. Pollinisation). Ces expérimentations ont le mérite de permettre d'aller au-delà de la

simple corrélation et de mesurer la causalité entre un gradient de diversité de pollinisateurs et un éventuel gradient de qualité de pollinisation, mais, outre qu'elles sont à ce jour rares (nous n'en avons recensées qu'une seule sur communauté végétale prairiale et quelques-unes sur espèce cultivée), elles ne mettent en jeu qu'une communauté réduite d'espèces de pollinisateurs (respectivement six et deux espèces), espèces néanmoins présentes dans les conditions normales de développement des plantes. De plus, les expérimentations en cage modifient quelque peu la physiologie des plantes (Bouwmeester & Smid, 1995) et probablement aussi le comportement des pollinisateurs. Néanmoins, elles restent d'un intérêt irremplaçable et mériteraient donc d'être multipliées pour mettre en jeu d'autres espèces végétales, et d'être étendues à des communautés plus complexes de pollinisateurs, afin de mieux correspondre à certaines situations naturelles et surtout de tester les effets sur un gradient plus large de diversité de pollinisateurs.

Conclusion - Les questions théoriques et appliquées de pollinisation ont reçu peu d'attention ces dernières décennies car l'idée d'une limitation par les autres facteurs prévalait. Les premières recherches ont concerné l'impact de l'introduction de l'abeille domestique, puis avec son déclin ces dernières années, elles se sont tournées vers le rôle joué par les abeilles sauvages. Les études mesurant l'impact de la diversité de communautés assemblées de pollinisateurs sur la pollinisation sont récentes et encore très limitées. Il est nécessaire de multiplier ces recherches, en augmentant le nombre d'espèces des communautés assemblées, car elles seules permettent d'appréhender un lien de causalité entre les variables. Les recherches ayant mis en évidence une simple corrélation, entre diversité de communautés naturelles de pollinisateurs et niveaux de performances agronomiques, sont plus nombreuses.

. Mesure du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures

Les études ayant mesuré l'intensité du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures peuvent être regroupées en deux catégories :

- celles qui ont comparé, *in natura*, la dynamique de population du ravageur en absence totale d'auxiliaire (exclusion à l'aide de divers dispositifs, parfois combinés : cage, filet, barrière... après enlèvement à la main, par piégeage ou par traitement insecticide des auxiliaires auparavant présents, ou dispositifs mis en place avant l'arrivée au printemps de ces derniers) à celle qu'il avait en présence du cortège naturel, non exclu par un dispositif quelconque ; ces études sont au nombre de 25, et seulement deux ne concernent pas des plantes cultivées ;
- celles qui ont étudié les effets de manipulation du niveau de diversité des auxiliaires sur les populations de ravageurs des cultures, soit grâce à des dispositifs permettant une exclusion sélective de certains groupes d'auxiliaires *in natura* (grâce à des toiles à mailles de différentes dimensions, à des barrières à sens unique...), soit par constitution artificielle de communautés plus ou moins diverses dans des cages en laboratoire ; ces dernières études sont au nombre de 15.

Contrairement aux études ayant testé les effets d'une perte de diversité d'espèces végétales prairiales sur le fonctionnement des écosystèmes, toutes celles dont il est question ici, y compris donc celles ayant utilisé des communautés naturellement constituées, peuvent faire l'objet d'une critique de leur degré de réalisme, soit à cause d'un dispositif n'assurant pas obligatoirement que tous les paramètres non mesurés sont égaux entre eux, soit à cause de la composition des communautés assemblées artificiellement.

Les **études de la première catégorie**, même si elles ne donnent pas la mesure de la qualité du service de contrôle des ravageurs en fonction d'un gradient de diversité mais en fonction simplement d'une présence ou d'une absence d'auxiliaires, ont le mérite de représenter l'effet de communautés réelles d'auxiliaires, et en cela de posséder un **degré de réalisme maximal**. Les seules critiques pouvant être émises à leur encontre est l'effet potentiel des enceintes plus ou moins closes sur le microclimat à l'intérieur de ces dernières, microclimat qui par une température et une hygrométrie potentiellement plus élevées aurait pu favoriser, ou défavoriser, la dynamique des ravageurs dans les modalités d'exclusion des auxiliaires. Outre que ce risque n'est pas le même selon les divers dispositifs d'exclusion et leur taille, il est surtout non négligeable, a priori, avec les structures utilisant des toiles à fines mailles. Nous n'avons trouvé qu'une seule publication dans laquelle ces valeurs de paramètres ont

été comparées entre intérieur et extérieur de cage, et aucune différence significative n'est apparue (Fox et al., 2004).

Les **études de la seconde catégorie** présentent l'avantage de donner une mesure de la qualité du service de contrôle des ravageurs en fonction d'un gradient de diversité des auxiliaires, mais ce gradient est toujours de très faible amplitude. Environ la moitié d'entre elles (huit sur quinze) font référence à des communautés artificielles en laboratoire dont la richesse spécifique maximale est restreinte à deux, trois ou quatre espèces de prédateurs, et n'offrent en cela qu'un **faible degré de réalisme**, d'une part parce que les communautés d'auxiliaires intervenant *in natura* ont généralement une plus grande richesse spécifique, et d'autre part parce que la diversité fonctionnelle des communautés testées ne reflète pas forcément celle des communautés *in natura*. L'autre moitié (sept sur quinze) comprend des publications ayant étudié *in natura* l'action régulatrice simultanée puis individualisée d'un ou de deux groupes d'auxiliaires zoophages (carabes et araignées, prédateurs et parasitoïdes, prédateurs polyphages au sol et auxiliaires volants...). Les résultats présentent donc un **degré de réalisme maximal** puisque l'action simultanée des groupes reflète bien la réalité comme dans le cas des études de type "tout ou rien" ci-dessus, tout en permettant une comparaison avec l'efficacité de chacun des groupes pris individuellement.

Conclusion - La grande majorité des études ayant mesuré l'intensité du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures ont été réalisées dans des conditions tout à fait réalistes puisque faisant intervenir l'ensemble des espèces et des individus des communautés naturelles (en comparaison de situations sans auxiliaire ou avec un sous-groupe des communautés), révélant par là tant l'action de leur diversité spécifique que de leur diversité fonctionnelle. Des efforts devraient être portés à l'amélioration du réalisme des études manipulant des gradients de diversité dans les communautés artificielles, en faisant intervenir des diversités spécifiques et fonctionnelles plus importantes se rapprochant des communautés naturelles.

. Mesure du service écologique de stabilité d'origine biotique de l'efficience de la production primaire par répression des réseaux biotiques

Les **études théoriques** ayant abordé de façon fondamentale les effets de gradients de diversité végétale sur les niveaux de dommages infligés aux plantes, sont très rares puisqu'au nombre de cinq seulement en dépit de nos recherches *a priori* exhaustives. Une seule d'entre elles confirme la théorie de la Concentration des Ressources (Tahvanainen & Root, 1972; Root, 1973), qui stipule que la probabilité que les ravageurs des cultures ont de trouver leur plante hôte, d'y rester et de s'y reproduire, est plus forte dans des formations pures d'une seule espèce végétale (représentant la concentration maximale de la ressource) que dans des formations composées de plusieurs espèces en mélange (dans lesquelles la ressource recherchée est diluée au milieu d'autres ressources). Les autres publications mentionnent des réponses des phytophages soit positivement corrélées à la diversité végétale, soit variables, soit encore nulles.

Les cinq études théoriques, qui ont toutes été conduites sur des prairies (semi-)naturelles ou expérimentales montrant un gradient de une à douze ou plus de trente espèces, l'ont été probablement dans un contexte paysager de prairies renfermant le pool d'espèces et d'individus d'insectes phytophages susceptibles de venir sur les plantes hôtes des diverses modalités. En effet, les formations (semi-)naturelles pérennes supportant des communautés de phytophages bien plus diverses que les cultures sans réelle baisse de la biomasse végétale (Halaj & Wise, 2001), des communautés riches de phytophages sont normalement associées à ces formations herbacées pérennes comparativement à des cultures annuelles, ce qui est conforté par de nombreuses études (Bommarco, 1999; McIntyre & Thompson, 2003; Cremene et al., 2005; Zurbrugg & Frank, 2006). Enfin, il est légitime de penser que ces études théoriques n'ont probablement pas été menées sur des durées suffisamment longues et des surfaces suffisamment grandes pour qu'elles puissent livrer des résultats ayant valeur heuristique pour les cultures agricoles.

Il apparaît par conséquent que les études théoriques des effets de gradients de diversité végétale sur les niveaux de dommages infligés aux plantes, menées en systèmes de couverts prairiaux (semi-)naturels

ou expérimentaux, offrent un **faible degré de réalisme** pour illustrer ces relations dans un contexte de cultures agricoles.

Conclusion - Les très rares études ayant mesuré l'intensité du service écologique de stabilité d'origine biotique de l'efficacité de la production primaire par répression des réseaux bitrophiques, ont été effectuées en contexte de prairies (semi-)naturelles et expérimentales de type pérenne, qui sont des formations supportant de hauts niveaux de phytophagie comparativement aux cultures agricoles. De plus, la forte variabilité des résultats de ces rares études théoriques nécessiterait de nombreuses répétitions sur des surfaces et avec des durées plus importantes, pour qu'elles puissent revêtir une certaine valeur heuristique pour l'agriculture en général.

2.4.1.2. Convergences et divergences entre les relations biodiversité-services pour des communautés assemblées expérimentalement et des situations agricoles

. Effets de la diversité végétale

Les résultats des expérimentations sur communautés végétales assemblées, qui sont donc des écosystèmes modèles pas forcément réalistes, sont-ils applicables à l'agriculture ? La section 2.2. a présenté d'une part un ensemble de résultats issus d'approches expérimentales telles que celles décrites ci-dessus, et d'autre part les résultats obtenus pour des situations agricoles de plein champ.

Certains résultats sont **concordants** entre les deux séries de données et corpus bibliographiques. L'effet positif des **légumineuses** utilisées en mélange, en rotation ou comme cultures intercalaires ou de couverture sur le rendement et le maintien de la fertilité et de la stabilité des sols confirme les effets observés pour les communautés assemblées. Les analyses expérimentales et agronomiques ont mis à jour les mêmes **mécanismes** pour ces effets, et de manière générale pour les effets positifs de la diversité végétale sur les services intrants (maintien de la fertilité et de la stabilité des sols, ressource en eau, résistance aux invasions), le rendement ou la qualité des eaux (contrôle des pertes de nitrates). Ces mécanismes incluent la fixation d'azote (légumineuses et aussi indirectement effet des espèces hémiparasites dans les prairies ; voir 2.2.1.3), la complémentarité phénologique, la complémentarité des architectures aériennes, et la complémentarité des profondeurs d'enracinement ou plus généralement d'architecture des systèmes racinaires. Dans tous les cas il en ressort que la composante pertinente de la diversité est donc la **diversité fonctionnelle**, plutôt que la diversité spécifique *per se*.

En revanche, contrairement à ce qui est montré pour les communautés assemblées, les effets de la diversité végétale sur le **rendement des cultures** ne sont pas toujours positifs (Vandermeer, 1995 ; voir 2.3.2.1). Cette divergence résulte d'un ensemble de raisons. D'une part, les expérimentations sur les communautés assemblées montrent que la moyenne des cultures pluri-spécifiques est plus performante que la moyenne des cultures mono-spécifiques (Leps et al., 2001) (Figure 2.4-1.). Nous avons vu que cet effet peut résulter de la dominance des mélanges par des espèces particulièrement productives (effet de sélection, voir 2.2.2.1). Dans ce cas, la productivité des cultures pluri-spécifiques est au mieux égale à celle de la culture mono-spécifique de cette espèce, c'est-à-dire que dans le cadre de l'agriculture il suffit de choisir l'espèce (par ex. prairiale) la plus productive en culture mono-spécifique pour obtenir le meilleur rendement. Le même raisonnement s'applique au niveau génotype, où c'est le choix de la variété qui permet d'obtenir le meilleur rendement pour une culture annuelle ou une prairie temporaire. En outre, l'effet de sélection peut aussi fonctionner de manière inverse, et devenir négatif avec une productivité des mélanges pluri-spécifiques inférieure aux cultures mono-spécifiques (Loreau, 2000; Hector et al., 2002; Polley et al., 2003), bien que l'occurrence de ce processus théoriquement possible soit rare dans le cas de la production végétale (Jiang et al., 2008).

D'autre part, l'augmentation de la diversité végétale peut aussi être négative pour l'efficacité de la productivité s'il existe des interactions compétitives entre espèces (ou génotypes) pour l'acquisition des ressources (lumière, eau, nutriments). C'est globalement le cas pour les adventices des cultures (voir 2.2.2.1, Stabilité face aux facteurs biotiques), mais ces mécanismes peuvent aussi intervenir dans des prairies permanentes, bien que leur fréquence parmi les études expérimentales n'ait pas été quantifiée. Ceci sera en particulier le cas lorsque s'exercent des interactions allélopathiques.

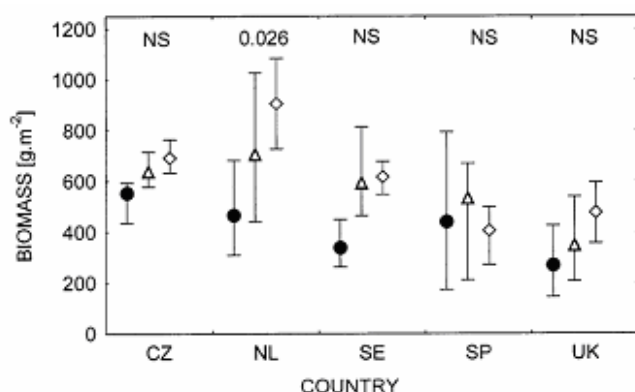


Figure 2.4-1. Production primaire (valeur moyenne et gamme de variation) pour des prairies en succession secondaire sans semis (●), restaurées avec un semis de faible diversité (▲), ou un semis de forte diversité (◇). Expérimentation réalisée dans 5 sites de différents pays d'Europe.

Les études agronomiques soulignent en revanche tout l'intérêt de la diversité végétale pour la stabilité de la production face aux facteurs biotiques (ravageurs, phytopathogènes, invasion par des pestes végétales ; voir 2.2.2.1, Stabilité face aux facteurs biotiques), et dans certains cas face à la variabilité climatique (voir 2.2.2.1, Stabilité face à la variabilité climatique). Les données expérimentales sur communautés assemblées sont encore extrêmement limitées dans les deux cas (mais voir Schlöpfer & Erickson, 2001; Albrecht et al., 2007a; Albrecht et al., 2007b). En particulier, il n'existe en écologie aucune analyse expérimentale formelle des effets des rotations culturales sur l'efficacité de la productivité permettant de pousser plus loin les conclusions agronomiques sur l'absence d'effet systématique et l'importance des combinaisons précédent-culture en cours.

Conclusion - Les approches expérimentales utilisant des communautés assemblées, bien que peu réalistes, permettent de mettre en évidence et d'approfondir les mécanismes responsables des effets bénéfiques de la diversité végétale, et en particulier de l'inclusion de légumineuses, sur les services intrants (maintien de la fertilité et de la stabilité des sols, conservation de la ressource en eau, résistance aux invasions), l'efficacité de la production ou la qualité des eaux (contrôle des pertes de nitrates). En revanche, leurs résultats concernant l'efficacité de la productivité ne sont globalement pas applicables aux cultures. Inversement, les bénéfices les plus importants de la diversité végétale qui concernent la stabilité de la production ont été insuffisamment abordés par ces approches théoriques.

. Analyses expérimentales du service de pollinisation

Il existe un hiatus entre les concepts d'écologie évoqués et leur application en agriculture. L'exemple le plus frappant est celui du concept de limitation en pollinisation (Carré et al., non publié) : insuffisance quantitative du pollen déposé sur les stigmates conduisant à une impossibilité d'assurer la fécondation de l'ensemble des ovules d'une fleur. Alors que ce concept a été très développé dans les études d'écologie théorique et pratique (voir Ashman et al., 2004; Knight et al., 2005), la majorité des études menées en agronomie n'utilise pratiquement pas ce concept (mais voir Mayfield, 1998). Cela ne signifie pas que les agronomes ne se sont pas intéressés aux déficits de pollinisation, mais plutôt qu'ils l'abordaient dans une perspective différente comme cela a été observé dans d'autres champs scientifiques (REX, 2007). Au-delà de cette séparation entre écologie et agronomie, un décalage existe entre écologie théorique et appliquée. Dans le cas de la limitation en pollinisation, les écologues ne peuvent expliquer par les modèles théoriques les taux de limitation en pollinisation observés dans la nature (voir Ashman et al., 2004). En effet, d'un point de vue évolutif et théorique, on pourrait logiquement s'attendre à ce que le déficit de pollinisation dans la nature ne soit pas aussi élevé et répandu que ce que montrent les résultats de recherches empiriques, puisque les pressions sélectives devraient aboutir à réduire ce déficit par un meilleur équilibre entre les déficits de ressources (qui déterminent les fonctions femelles dans la biologie reproductive des organismes ; Bateman, 1948) et les déficits de pollinisation (qui déterminent les fonctions mâles ; Bateman, 1948; Thomson, 2001; Knight et al., 2005).

L'examen des relations entre diversité des pollinisateurs et niveau de pollinisation ou performance agronomique qui en découlent, fait apparaître une convergence des résultats. Que ce soit en situation de recherche en écologie fondamentale sur communauté végétale prairiale (Fontaine et al., 2006), ou

en situation de recherche en agroécologie sur plante cultivée en plein champ (Frank & Volkmar, 2006), **les résultats convergent** : une communauté plus diverse de pollinisateurs, par complémentarité et parfois synergie entre espèces du fait d'une certaine compétition (cf. 2.4.2.3.), assure une meilleure pollinisation des fleurs des espèces végétales en place.

Plusieurs expérimentations ayant simplement étudié la corrélation, et non une relation de causalité, entre diversité des communautés de pollinisateurs *in natura*, et performances agronomiques issues de la qualité de la pollinisation (Degrandi-Hoffman & Watkins, 2000; Klein et al., 2003; Steffan-Dewenter, 2003), parfois au sein de plusieurs parcelles d'un paysage analysé à diverses échelles (Kremen et al., 2002; Steffan-Dewenter, 2003), aboutissent aux mêmes conclusions : une diversité d'insectes pollinisateurs est corrélée à de meilleurs résultats de production de la culture. Au niveau paysager, cela est corrélé à une plus forte proportion de milieux semi-naturels autour des parcelles.

Conclusion - Concernant les concepts mobilisés dans l'étude de la pollinisation, des hiatus existent entre écologie pratique et écologie théorique, et entre écologie et agronomie. Néanmoins, l'examen des relations entre diversité des pollinisateurs et niveau de pollinisation ou performance agronomique qui en découle, que ce soit au travers d'études en écologie fondamentale ou en agroécologie au champ, fait apparaître une convergence des résultats : une diversité d'insectes pollinisateurs est corrélée à de meilleurs résultats de production de la culture. Au niveau paysager, cela est corrélé à une plus forte proportion de milieux semi-naturels autour des parcelles.

. Mesure du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures

Les huit études ayant testé, à l'aide de communautés artificielles assemblées en laboratoire, les effets de niveaux de diversité des auxiliaires sur les populations de ravageurs des cultures, ont toutes mis en œuvre une richesse spécifique maximale restreinte à deux, trois ou quatre espèces de prédateurs. Ainsi, les résultats observés sur la dynamique de population des ravageurs sont-ils contingents de la faible diversité spécifique et surtout de la faible diversité fonctionnelle de ces communautés. De ce fait, les relations entre diversité et services, observées au travers de ces résultats, divergent-elles sensiblement de celles observées en situation réelle de culture agricole : les premières font état de relations positives dans un peu plus de 40% des cas seulement, négatives dans 25% des cas et nulles dans un tiers des cas, alors que les secondes, au nombre de 37, font état de presque 100% de relations positives et d'un seul cas de relation nulle (cas de plus expliqué par les auteurs comme étant dû à un cortège fonctionnellement incomplet d'ennemis naturels ; Holland & Thomas, 1997). Ainsi, cette **nette divergence entre situations expérimentales et agricoles** est-elle probablement due à des différences de composition spécifique et fonctionnelles qui permettent, dans les communautés spontanées des agroécosystèmes, des assemblages d'espèces aboutissant à des complémentarités et même parfois à des synergies, qui n'ont qu'une très faible probabilité de se produire dans des communautés assemblées. Toutefois, les études en situations agricoles ne concernent généralement que des tests de présence-absence de tout le cortège des ennemis naturels, ou bien parfois des gradients de diversité très faibles puisque limités à l'action individuelle ou simultanée d'un ou deux groupes d'auxiliaires (généralement complémentaires voire synergiques) et à leur absence totale.

Conclusion - Le contrôle biologique des bioagresseurs des cultures mesuré en communautés assemblées artificiellement ne montre une relation positive entre niveau de diversité et intensité de service que dans moins d'un cas sur deux, alors que mesuré dans des communautés spontanées des agroécosystèmes, il témoigne d'une relation positive de presque 100% des cas. Les communautés assemblées se caractérisent en effet par rapport aux précédentes par des compositions spécifiques et fonctionnelles de faible niveau, ne permettant généralement pas de complémentarité et synergie entre espèces.

. Mesure du service écologique de stabilité de l'efficience de la production primaire par répression des réseaux biotrophiques

Parmi les rares **études théoriques** (au nombre de cinq) ayant abordé de façon fondamentale les effets de gradients de diversité végétale sur les niveaux de dommages infligés aux plantes, une seule confirme la théorie de la Concentration des Ressources (Tahvanainen & Root, 1972; Root, 1973), à

savoir une baisse de la diversité des ravageurs et des niveaux de phytophagie lorsque la diversité végétale augmente, alors qu'**en milieu agricole**, les études ayant abordé le même lien sont au contraire très nombreuses et plusieurs revues bibliographiques et méta-analyses montrent que conformément à la même théorie de la Concentration des Ressources, la diversification des cultures entraîne une réduction des densités de population des ravageurs, mais de façon généralement modérée et dans une majorité faible à moyenne des cas. Ainsi, il apparaît à nouveau une **nette divergence entre situations expérimentales et situations agricoles**. Toutefois, les deux catégories d'études, fondamentales et appliquées, aboutissent à la conclusion que la richesse spécifique des communautés végétales joue un rôle beaucoup moins important que supposé précédemment et qu'au contraire l'identité spécifique des plantes et à travers elle leur identité fonctionnelle, jouent un rôle essentiel en fonction de l'identité fonctionnelle également des insectes présents (Pfisterer et al., 2003; Scherber et al., 2006). Ainsi, les cinq études théoriques qui ont toutes été conduites sur des prairies (semi-)naturelles ou expérimentales montrant un gradient d'une à douze ou plus de trente espèces, l'ont-elles été très probablement dans un contexte paysager de prairies renfermant le pool d'espèces et d'individus d'insectes phytophages susceptibles de venir sur la plupart des plantes hôtes des diverses modalités. En effet, les formations (semi-)naturelles pérennes supportant des communautés de phytophages bien plus diverses que les cultures sans réelle baisse de la biomasse végétale (Halaj & Wise, 2001), des communautés riches de phytophages sont normalement associées à ces formations herbacées, ce qui est confirmé par de nombreuses études (Bommarco, 1999; McIntyre & Thompson, 2003; Cremene et al., 2005; Zurbrugg & Frank, 2006). Les cultures annuelles, étant beaucoup plus sensibles aux dégâts infligés par les ravageurs (en moyenne de 60%, d'après Halaj et Wise, 2001), ne peuvent quant à elles supporter de tels niveaux de population de phytophages, et les choix techniques de l'agriculteur étant en partie orientés par cet impératif (essentiellement les rotations en systèmes de polycultures semi-extensives et les traitements insecticides en systèmes de monocultures intensives), le pool d'espèces et d'individus du contexte paysager agricole est probablement plus faible que précédemment. Etant donné également la variabilité affichée par les nombreux résultats des expérimentations menées en milieu agricole (mais dont une majorité faible à moyenne montre toutefois que la diversification des cultures entraîne une réduction des densités de population des ravageurs ; cf. section 2.3.2.1. Stabilité de la production face aux sources de variation biotiques), il faudrait disposer d'un nombre beaucoup plus important d'études théoriques sur communautés végétales artificiellement assemblées avant de pouvoir en extraire des conclusions représentatives. Enfin, il est légitime de penser que ces études théoriques n'ont probablement pas été menées sur des durées suffisamment longues et des surfaces suffisamment grandes pour qu'elles puissent livrer des résultats ayant valeur heuristique pour les cultures agricoles. En effet, il est important de mentionner d'une part que nombre d'études scientifiques menées en contexte agricole l'ont été en termes de comparaison d'agroécosystèmes entiers en polycultures *versus* en monocultures (soit des systèmes de production installés de longue date sur de vastes surfaces), et d'autre part que les problèmes de ravageurs en monocultures ne surviennent pas obligatoirement à court terme (Häni et al., 1998).

Conclusion - La stabilité d'origine biotique de l'efficience de la production primaire par répression des réseaux bitrophiques, mesurée dans des cultures agricoles, témoigne d'une relation positive entre niveau de diversité et intensité du service dans une majorité faible à moyenne des cas, alors que mesurée dans des communautés végétales artificiellement assemblées (contexte prairial), elle ne montre une relation positive que dans une très faible minorité des cas théoriques. Le trop faible nombre de ces derniers, réalisés sur des durées très courtes et des surfaces très réduites par rapport aux études en agroécosystèmes, qui plus est sur des formations végétales prairiales, laissent à penser que les divergences sont avant tout d'ordre spatio-temporel et liées à la faible représentativité numérique et agroécologique des études théoriques.

2.4.2. Mécanismes pertinents et conséquences pour la gestion des services via la biodiversité

L'objectif de cette section est de discuter les mécanismes par lesquels la gestion de la biodiversité peut faire levier sur les services des écosystèmes, ainsi que les interactions des relations biodiversité - services des écosystèmes avec différents facteurs de gestion. Il ne s'agira pas d'une discussion

exhaustive, mais de l'illustration des principaux mécanismes connus et potentiellement importants. Il est ici important de faire le lien aussi avec les patrons de changement de biodiversité soulignés par le Chapitre 1.

2.4.2.1. Diversité végétale

Effets des espèces dominantes et de leurs traits fonctionnels

Les analyses des effets de la diversité végétale sur différents services écologiques présentées dans la section 2.2. ont mis en évidence le rôle des traits fonctionnels des espèces dominantes dans la fourniture de divers services écologiques comme le maintien de la stabilité et de la fertilité des sols, l'efficacité de la production primaire et sa qualité fourragère, la qualité des eaux, voire la régulation du climat via la séquestration du carbone. Les fonctions qui contribuent à ces services peuvent en effet être mises en relation, souvent linéaire, avec la moyenne des traits des espèces de la communauté, pondérées par l'abondance des espèces (biomass ratio hypothesis :Grime, 1998 ; voir Garnier et al., 2004) (Figure 2.4-2). Pour certaines fonctions et traits, il est même possible d'utiliser des valeurs moyennes de propriétés des couverts, telles que des mesures directes de la teneur en matière sèche, en azote ou en lignine de l'herbe, ou des racines (récoltées en masse) (de Bello et al. soumis), qui peuvent ainsi servir d'indicateurs du niveau de ces services, et par exemple de sa réponse à des actions de gestion.

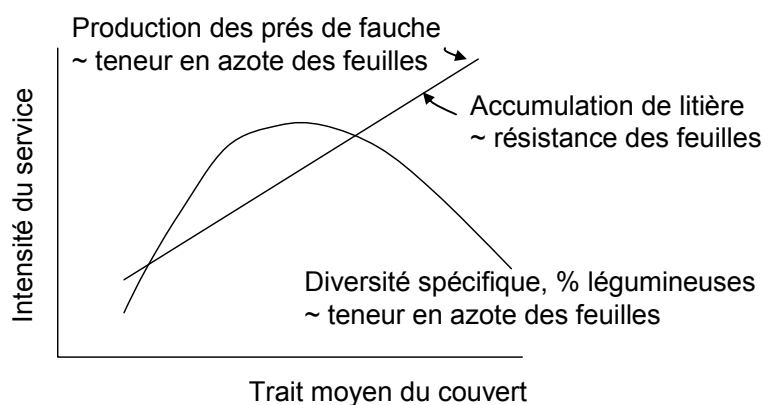


Figure 2.4-2. Représentation schématique des relations entre traits moyens pondérés des communautés prairiales et différentes fonctions sous-tendant les services fournis par les prairies subalpines (d'après Quétier et al., 2007). Les services concernés sont : le rendement des prés de fauche, la valeur nutritive des fourrages, et la conservation de la diversité des prairies, déterminées par la teneur en azote des feuilles. L'accumulation de litière, déterminée par la résistance des feuilles, contribue négativement aux services de valeur culturelle et de stabilité de la neige.

Dans la mesure où la gestion des prairies influe sur les traits moyens des couverts (voir Chapitre 1), elle peut ainsi influencer directement sur la fourniture de services écologiques. Par exemple, la fertilisation et l'exploitation plus intensive par la fauche et/ou le pâturage favorisent des couverts à forte surface foliaire, faible teneur en matière sèche et forte teneur en azote, et ainsi augmenteront non seulement l'efficacité de la production primaire (voir 2.2.2.1), mais aussi sa qualité (2.2.2.1), la disponibilité en eau au sein de la parcelle (2.2.1.2), et le maintien de la fertilité du sol via ses effets sur la décomposition des litières et le recyclage de l'azote (2.2.1.3). Inversement, l'entretien par la gestion d'une faible fertilité et un faible taux de prélèvement seront certes moins bénéfiques pour ces services, mais favoriseront la prévalence de plantes taniques dans les couverts, avec des bénéfices pour la santé des animaux (2.2.1.8) et la qualité des produits laitiers (2.2.2.2). Le maintien ou l'évolution vers des couverts dont les traits fonctionnels conduisent à un recyclage lent des éléments aura probablement aussi des effets favorables pour la qualité des eaux (2.2.3.2) et la régulation du climat via la séquestration du carbone (2.2.3.3).

Conclusion - En pratique, il est donc possible de prédire le niveau de fourniture de services comme le maintien de la stabilité et de la fertilité des sols, l'efficacité de la production primaire et sa qualité

fourragère, la qualité des eaux, voire la séquestration du carbone, en connaissant l'identité des espèces végétales (ou génotypes) dominantes des prairies permanentes, leur abondance, et leurs traits fonctionnels, en particulier les traits décrivant la structure (p.ex. teneur en matière sèche) et la composition (p.ex. teneur en azote et en lignine) de leurs tissus (feuilles et racines). Ceci implique qu'il sera aussi possible de manipuler ces services via la gestion et ses effets sur l'identité et l'abondance des espèces dominantes, et ainsi sur les traits moyens des couverts.

. Effets de la divergence fonctionnelle des communautés

Les analyses de la section 2.2 ont montré que la complémentarité fonctionnelle entre espèces ou génotypes pouvait également être favorable à la fourniture de services tels que la disponibilité en eau dans les parcelles, le maintien de la fertilité, l'efficacité de la production primaire, la stabilité de la production face aux variations climatiques (production fourragère et cultures en mélanges variétaux), la disponibilité de fourrages au sein d'une exploitation, ainsi que la qualité des eaux et probablement la séquestration du carbone pour la régulation du climat. Cette complémentarité concerne particulièrement la morphologie aérienne et racinaire, les modes de gestion de l'azote par les plantes (y compris la fixation atmosphérique par les légumineuses), la teneur en matière sèche des feuilles et la phénologie. La recherche d'une diversité de valeurs pour ces traits fonctionnels parmi les espèces d'une prairie semble donc une stratégie potentiellement bénéfique pour l'obtention de ces services. Les analyses du chapitre 1 n'ont pas permis d'investiguer les effets des différentes pratiques sur cette composante de la diversité végétale, pour lesquels peu de données sont encore disponibles. Leur évaluation apparaît comme une priorité pour les recherches futures.

Par ailleurs, il peut être intéressant pour le gestionnaire/agriculteur de préférer la mise en culture de mélanges variétaux pour des cultures pérennes ou des systèmes semi-naturels (prairies permanentes). Premièrement, ceci augmente fortement la probabilité d'avoir au moins un génotype adapté aux conditions climatiques ou édaphiques locales (Lesica & Allendorf, 1999). Deuxièmement, l'introduction et éventuellement le maintien d'un mélange variétal dans une culture pérenne pourrait favoriser la colonisation par un plus grand nombre d'espèces arthropodes ou végétales, et ainsi aider au maintien de la biodiversité associée aux systèmes agricoles ou semi-naturels, et des services qu'elle fournit (pollinisation, contrôle des bioagresseurs). Cependant, cette variation génétique doit nécessairement concerner des traits fonctionnels jouant un rôle dans les interactions interspécifiques tels que les traits liés à la gestion des ressources et la réponse à la compétition (surface foliaire, teneur en matière sèche, hauteur individuelle) ou encore des traits liés à la résistance aux herbivores (composés secondaires, protection physique). Enfin, comme cela a été décrit dans le cas d'espèces ligneuses (Madritch & Hunter, 2003; Schweitzer et al., 2004), un mélange variétal plutôt qu'une culture mono-variétale peut modifier fortement les processus écosystémiques (notamment les cycles du carbone et de l'azote), et donc constituer une stratégie intéressante si le maintien de la fertilité ou éventuellement la séquestration du carbone sont un objectif recherché.

Conclusion - En pratique, même si les bénéfices de la complémentarité fonctionnelle entre espèces pour les services écologiques ne sont que partiellement connus, et s'ils sont probablement souvent moins marqués que les effets des traits fonctionnels des espèces dominantes, l'implantation ou le maintien de cultures ou de prairies fonctionnellement diverses a le potentiel d'augmenter certains services intrants (disponibilité en eau et fertilité, contrôle des bioagresseurs), la production primaire et certains services produits hors revenu agricole (qualité des eaux, régulation du climat). S'agissant des prairies permanentes, les pratiques de gestion permettant d'augmenter la divergence fonctionnelle restent à déterminer.

. Effets de la structure des communautés

(a) Densité totale des couverts

Dans les communautés végétales, on peut attendre qu'une forte densité de semis et un mélange important d'espèces (ou de variétés / génotypes) conduise *in fine* à une réduction de la diversité suite à l'exclusion compétitive (voir section 2.4.1.1). Néanmoins, cette hypothèse n'a pas été confirmée par

les quelques expérimentations ayant manipulé conjointement la densité de semis et la richesse spécifique (Polley et al., 2003; He et al., 2005; Schmitz et al., in review). Il existe quelques indications que les densités de semis requises pour établir des mélanges riches en espèces sont inférieures à celles utilisées pour des mélanges simplifiés (He et al., 2005). Comme dans les cultures mono-spécifiques, le rendement final semble constant sur une vaste gamme de densités de semis des mélanges (Polley et al., 2003; He et al., 2005). En revanche, la plus forte productivité des mélanges pluri-spécifiques d'espèces annuelles est plutôt déterminée par la complémentarité fonctionnelle entre espèces à faible densité, alors qu'à forte densité ce sont les effets de sélection (identité des espèces) qui dominent (Polley et al., 2003).

Conclusion - En pratique, l'obtention d'un rendement maximal pour des mélanges prairiaux pluri-spécifiques ne semble pas dépendre de la densité de semis, du moment qu'un recouvrement suffisant est atteint. La fourniture de services par des mélanges pluri-spécifiques ne sera donc pas modifiable par la densité de semis, cependant plus la densité est forte plus le rendement sera dépendant du choix des espèces (ou variétés).

(b) Abondances relatives des espèces

Bien que la plupart des expérimentations ayant manipulé la diversité spécifique des couverts prairiaux aient tenté d'obtenir des abondances équivalentes entre espèces, la dynamique naturelle des interactions (entre espèces végétales et très probablement aussi avec les herbivores épigés et hypogés, ainsi que les pathogènes et la microflore du sol) tend à les ramener en quelques années à des distributions d'abondance caractéristiques d'une prairie naturelle, c'est-à-dire une équitabilité loin du maximum visé, et ce d'autant plus que les mélanges sont riches en espèces (Mulder et al., 2004; Schmitz et al. in review). Il est donc important de connaître les effets de la structure d'abondances relatives des communautés pour les relations entre diversité végétale et fonctionnement des écosystèmes. Quelques expérimentations ont comparé des communautés de richesse spécifique constante mais en faisant varier leur équitabilité (voir Hillebrand et al., 2008, pour une revue). Elles ont mis en évidence une augmentation de l'efficacité de la production de biomasse par l'équitabilité (e.g. Wilsey & Potvin, 2000; Wilsey & Polley, 2004, pour la première année de leur expérimentation ; Kirwan et al., 2007; Mattingly et al., 2007), mais le résultat inverse a aussi été observé sur les six sites de l'expérimentation BIODDEPTH (Mulder et al., 2004), et sur le moyen terme par Wilsey & Polley (2004). Une analyse par la modélisation a confirmé l'effet positif linéaire de l'équitabilité sur la productivité, mais aussi sur la rétention de l'azote par des couverts herbacés (Nijs & Roy, 2000). Si la richesse spécifique et l'équitabilité sont manipulées simultanément, l'effet le plus important reste cependant celui de la richesse (Wilsey & Polley, 2004; Schmitz et al., in review). Une plus forte équitabilité peut aussi dans certains cas augmenter la résistance aux invasions (Wilsey & Polley, 2002, surtout pour les dicotylédones), mais pas toujours (Mattingly et al., 2007). Une équitabilité accrue peut aussi limiter l'infestation par des ravageurs comme les cercopes (Wilsey & Polley, 2002), alors que la manipulation de l'équitabilité dans les litières n'a pas d'influence sur leur décomposition (King et al., 2002).

Il est difficile d'obtenir des manipulations expérimentales qui permettent de contrôler la composition des communautés de manière durable, ce qui limite les possibilités de tester les hypothèses sur le rôle de l'équitabilité des communautés dans la fourniture de services écologiques. En revanche, la gestion modifie fortement la structure des communautés (Chapitre 1). Ainsi, en prairie permanente, une forte fertilisation, l'abandon de la fauche ou un pâturage léger (sous-exploitation) favorisent la mise en place de communautés très fortement dominées par quelques espèces de graminées (réduction de l'équitabilité), alors qu'une fertilisation plus modérée associée à la fauche ou un pâturage d'intensité moyenne favorisent des couverts de composition plus équitable (Chapitre 1). Si une plus forte équitabilité est souhaitable pour augmenter l'efficacité de la production et la qualité des eaux (rétention de l'azote), alors on peut en déduire que, toutes choses égales par ailleurs, ces derniers modes de gestion seront préférables.

En **prairies temporaires**, la règle est de conduire l'association de telle sorte que les parts des deux espèces associées (une graminée et une légumineuse¹, soient égales. La proportion des deux membres de l'association joue sur le rendement global, mais surtout sur la digestibilité, l'ingestibilité et les qualités nutritionnelles du fourrage. Ainsi par exemple, dans l'association la plus pratiquée en pâturage, une proportion trop élevée de trèfle blanc dans une association graminée - trèfle blanc induit des risques sérieux de météorisation (Jouglar et al., 1983). En production de foin, la proportion des deux membres de l'association est un paramètre déterminant des qualités du fourrage : teneur en azote, en énergie... (Mela, 2003) mais il n'est pas le seul critère : en particulier, le stade de récolte des deux espèces et les conditions de séchage sont au moins aussi importantes.

La nuisibilité liée à la présence des **mauvaises herbes** dans une culture annuelle est liée en partie au phénomène de compétition exercée sur la plante cultivée et elle est généralement mesurée par la différence de rendements entre des situations avec et sans désherbage. Si l'on excepte les quelques espèces de plantes parasites (cuscute, orobanche), la compétition s'exerce sur les ressources disponibles (lumière, eau, éléments nutritifs) dont la quantité peut dépendre en grande partie des pratiques réalisées par l'agriculteur (taille du cultivar, irrigation, fertilisation), ainsi que du climat de l'année. Aussi, la densité des mauvaises herbes, mesurée soit par le nombre de plantes, la biomasse ou la surface foliaire, apparaît comme étant un indicateur du niveau de compétition. En fonction des caractéristiques biologiques des espèces adventices, des seuils de nuisibilité ont été calculés de façon à déterminer les densités que peuvent supporter les cultivars (Caussanel, 1989). Pour autant, **la simple densité de plantes ne permet pas de prédire de façon fiable l'effet compétitif de la flore** (Figure 2.4-3). Dans une situation de ressources limitantes, l'effet de la compétition peut s'exprimer à des densités très faibles alors qu'il ne sera que difficilement détecté en situation non limitante.

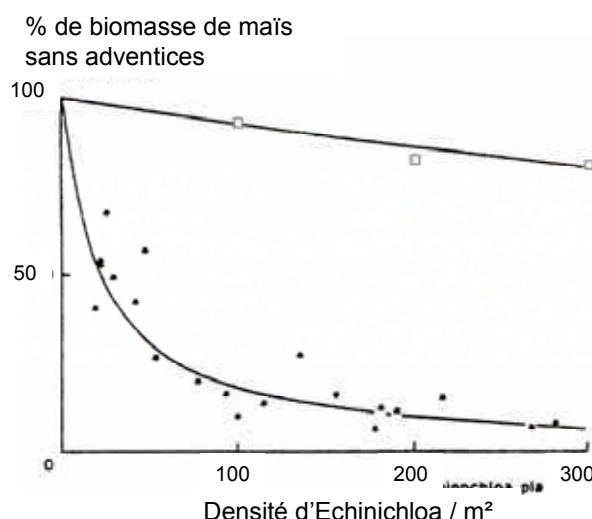


Figure 2.4-3. Biomasse aérienne finale du maïs en 1982 (□) et en 1983 (●) en fonction de la densité initiale de la mauvaise herbe, *Echinochloa crus-galli* (Kropff et al., 1984).

L'analyse des mécanismes de concurrence montre que la détermination du seuil biologique peut être améliorée en tenant compte d'autres facteurs démographiques tels que la production de semences, la capacité de recouvrement de chacune des espèces. Mais l'utilisation de ces seuils dans un but d'utilisation raisonnée des herbicides (faut-il ou non désherber) semble peu fiable (Munier-Jolain et al., 2000). La très grande majorité des expérimentations réalisées sur ce thème l'ont été à partir de couple "mauvaise herbe - plante cultivée" dans l'objectif de décomposer les processus de la compétition. Ces études ne traduisent donc pas la réalité de terrain qui met systématiquement en relation un pool d'espèces adventices avec l'espèce cultivée. La **très forte variabilité des situations**, la variabilité des traits fonctionnels des espèces en compétition et les nombreuses interactions existantes n'ont pas permis d'obtenir des modèles fiables de prédiction des pertes de rendement.

¹ L'association de deux graminées est rarement intéressante pour la production fourragère. Seule l'association fétuque / fléole peut améliorer la qualité du foin

Conclusion - En pratique, si dans des expérimentations et par la modélisation il est possible de mettre en évidence des effets bénéfiques d'une composition plus équitable des prairies sur l'efficacité de la productivité des prairies ou différents aspects de sa stabilité face aux facteurs de variation biotique, ainsi que sur la qualité des eaux (rétention de nitrates), ces effets ne sont ni systématiques, ni faciles à mettre en œuvre par la gestion au-delà des pratiques qui favorisent la diversité spécifique de manière générale, qui elle tend de toute manière à avoir des effets plus importants. Dans les cultures annuelles, la densité des adventices relativement à celle de la plante cultivée ne semble pas non plus un prédicteur fiable de leur nuisibilité. En prairies temporaires, tout l'art de conduite tient au maintien de l'équilibre entre les deux membres de l'association : cet équilibre à préserver impose de limiter l'objectif de rendement.

(c) Hétérogénéité spatiale des couverts

Bien que la plupart des études expérimentales des effets de la diversité végétale sur le fonctionnement des écosystèmes aient utilisé des milieux homogènes, on peut attendre que des milieux hétérogènes d'une part permettent la coexistence d'espèces plus nombreuses dans les communautés, et d'autre part augmentent les effets de la biodiversité. Une étude expérimentale pour des espèces de prairie permanente a montré que la complémentarité entre espèces dans l'utilisation des ressources augmente en effet dans des milieux hétérogènes (Wacker et al., 2008), expliquant ainsi l'augmentation de l'efficacité de la production en milieu hétérogène (Wijesinghe et al., 2005; Maestre & Reynolds, 2006). L'hétérogénéité du sol semble particulièrement importante dans la mesure où elle permet la complémentarité entre espèces explorant différentes parties du sol (Dimitrakopoulos & Schmid, 2004). Cet effet devrait être d'autant plus important que les saisons de croissance sont longues (Vandermeer et al., 1998).

Conclusion - Les pratiques de gestion ou les opérations de restauration favorisant l'hétérogénéité du sol pourraient être bénéfiques à la production primaire.

(d) Effets de la diversité des paysages

La structure et la diversité des paysages interviennent de deux manières sur la fourniture de services écologiques. D'une part ces facteurs ont des effets directs sur la fourniture des services, décrits dans la section 2.2 et synthétisés dans le Tableau de synthèse par groupe d'organismes (section 2.3). Ainsi l'hétérogénéité spatiale et en particulier la diversité des structures et de la composition de la végétation dans le paysage (avec en particulier la présence d'éléments boisés et d'éléments linéaires) contribuent à la stabilité du sol, à la régulation du microclimat et ainsi à la stabilité de la production primaire et à la santé des animaux d'élevage. Ils jouent aussi un rôle particulièrement important pour la plupart des services obtenus hors revenu agricole direct : qualité des eaux, régulation des crues, régulation du climat, mitigation des incendies. En revanche, ils peuvent avoir un impact négatif sur la disponibilité en eau au sein et à l'exutoire du paysage agricole. L'ensemble de ces effets de la diversité des paysages dépendent des mécanismes par lesquels elle influence les flux d'énergie, d'eau, de particules et de nutriments. Cependant, les connaissances sur le passage à l'échelle du paysage des relations entre biodiversité (en particulier végétale) et ces services généralement quantifiées et comprises à l'échelle de la parcelle restent limitées (Symstad et al., 2003), en particulier du fait même que les relations entre la diversité du paysage et ces flux ne sont pas encore bien comprises (Turner et al., 2001). D'autre part, la diversité des paysages a des effets positifs sur les organismes dont la biodiversité est impliquée dans des services tels que le contrôle des bioagresseurs, la pollinisation et donc la stabilité de la production primaire, ainsi que la conservation de la biodiversité et la valeur esthétique et culturelle. Ces effets résultent du contrôle par le paysage de processus tels que la dispersion des organismes eux-mêmes, du pollen et de leurs propagules. La théorie des méta-communautés et des méta-écosystèmes (Moore et al., 2001; Mouquet et al., 2002; Loreau et al., 2003) montre que dans des réseaux d'habitats connectés par des flux de propagules, les relations entre richesse spécifique et productivité, et entre richesse spécifique et invasibilité sont contrôlées par la dispersion. Il reste cependant à transposer les connaissances croissantes sur les effets de l'hétérogénéité et la structure des paysages sur les flux d'organismes à la compréhension de leurs conséquences pour le fonctionnement et donc les services des écosystèmes.

Conclusion - La structure et la diversité des paysages interviennent de deux manières sur la fourniture de services écologiques. D'une part, ces facteurs ont des effets directs sur la fourniture des services via leurs effets sur les flux d'énergie, d'eau, de particules et de nutriments. D'autre part, la diversité des paysages a des effets positifs sur les organismes dont la biodiversité est impliquée dans la fourniture de services écologiques via ses effets sur la dispersion des organismes eux-mêmes, du pollen et de leurs propagules. Les connaissances sur ces processus eux-mêmes et sur leurs conséquences pour les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes sont encore embryonnaires.

2.4.2.2. Bioagresseurs

Arthropodes ravageurs

(a) Contrôle biologique des ravageurs

Principe de la complexité structurale des habitats d'un écosystème : dans les habitats à faible niveau de complexité structurale, les interactions trophiques parmi les prédateurs (prédation intragilde et cannibalisme) entravent plus facilement les effets de cascade d'une communauté de prédateurs sur les populations de phytophages et donc sur la biomasse végétale qui s'en trouve plus fortement affectée. Par contre, les habitats complexes d'un point de vue structural permettent d'augmenter la capacité d'une communauté de prédateurs à limiter les populations de phytophages en diminuant les interactions trophiques négatives intraguildes, et peuvent donc augmenter l'impact bénéfique de la cascade trophique sur la productivité des plantes (Finke & Denno, 2006). Dans cette partie, nous analysons les mécanismes par lesquels les effets de cette complexité structurale peuvent être mis en œuvre à différentes échelles auxquelles opère la gestion.

Echelle du paysage

Le champ sous influence du paysage

La richesse spécifique d'une communauté d'auxiliaires dans une parcelle est un échantillonnage, fonction des pratiques agricoles, du pool d'espèces présentes et représentatives des caractéristiques (notamment nature et densité de milieux semi-naturels non cultivés) du paysage auquel appartient la parcelle, ce qui a parfaitement été montré par exemple par Schmidt, Roschewitz et al. (2005) et par Schmidt et Tscharnke (2005) pour les araignées, de même que par Elliott, Kieckhefer et al. (1999) pour plusieurs prédateurs des pucerons des céréales (voir Chapitre 1 pour les effets du paysage et des pratiques agricoles sur les arthropodes).

L'influence plus ou moins marquée de la structure du paysage sur la composition spécifique des communautés d'arthropodes dans une parcelle donnée, varie selon deux facteurs essentiellement.

Le premier correspond aux potentialités de déplacement des différentes espèces, qui détermineront les distances que ces dernières pourront parcourir entre leurs sites refuges spécifiques (pour hibernation, estivation, reproduction, alimentation, repos ou protection) et les parcelles colonisées, donc les échelles d'organisation du paysage auxquelles elles vont être sensibles : les pucerons ailés qui pratiquent un vol passif grâce au vent, répondent généralement à des rayons assez larges de l'ordre de 1 à 6 km (Thies et al., 2005), les parasitoïdes pratiquent un vol essentiellement actif et répondent à des rayons de l'ordre de 500 mètres à 2 km (Roschewitz et al., 2005; Thies et al., 2005), les araignées Linyphiidés qui se déplacent passivement à l'aide d'un amas lâche de fils de soie emporté par le vent ("ballooning" dans la littérature internationale) réagissent à la structure du paysage située entre 1 et 3 km (Halley et al., 1996; Schmidt et al., 2005), et parmi les syrphes aphidiphages, *Episyrphus balteatus* dont le vol est toujours actif, répond à des rayons de 2 km au moins (Sarhou et al., 2005).

Le second est relatif à l'hypothèse émise par Holt (1996, in Thies et al., 2003) : l'échelle spatiale d'organisation du paysage à laquelle un organisme est sensible est directement liée au niveau trophique qu'il occupe : plus son niveau est élevé (et donc plus il dépend de ressources trophiques mobiles et/ou distribuées en taches), plus l'échelle spatiale à laquelle il répond est grande. Les travaux de Thies et al.

(2003) confirment cette hypothèse, et l'examen des traits de vie des espèces de Syrphidés (Speight et al., 2006) montre que 80% des espèces migratrices sont effectivement des espèces prédatrices (3^e niveau trophique) et que près de 60% des espèces sédentaires sont des espèces de niveau trophique inférieur (saprophages et phytophages). Toutefois, des cas ne vérifiant pas cette hypothèse, et lui étant même opposés, existent (Kruess & Tscharntke, 1994; Holt et al., 1999; Kruess & Tscharntke, 2000) et Elzinga et al. (2007) observent eux aussi qu'il existe différentes réponses à l'isolement des patchs d'habitats selon les couples auxiliaire-ravageur. La composition et la structure du paysage (respectivement la nature des patchs d'habitats, et les surfaces de ces derniers, leur arrangement spatial et le degré de connectivité entre eux), déterminent donc en partie les processus écologiques qui s'y déroulent (Forman & Baudry, 1984; Burel & Baudry, 1999; Tscharntke et al., 2002), et de nombreuses études ont montré que les populations d'auxiliaires zoophages n'échappent naturellement pas à leur influence (Elliott, 1998; Tscharntke, 1999; Marino & Landis, 1996; Thies & Tscharntke, 1999; Tscharntke, 2000; Ostman et al., 2001b; Thies et al., 2003; Sarthou et al., 2005). C'est en mode de production conventionnel que cette structure du paysage se ferait particulièrement ressentir. En effet, du fait de l'emploi régulier de produits phytosanitaires de synthèse sur les cultures, produits qui nuisent au développement des populations d'auxiliaires installés sur la culture lors des traitements, la structure spatiale des populations d'auxiliaires et notamment leur niveau de présence au sein des parcelles agricoles, dépendraient plus fortement des individus venant régulièrement recoloniser les parcelles à partir des milieux semi-naturels, ce qu'ont démontré Schmidt et al. (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1999; Thies & Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2000; Schmidt et al., 2005) pour les araignées. De nombreux travaux récents ont justement porté sur l'influence de la structure du paysage sur les populations de méligèthes (ravageurs du colza en forte augmentation ces dernières années dans plusieurs pays européens) et leurs ennemis naturels. Thies et Tscharntke (1999) ont montré que la simplification de la mosaïque paysagère est corrélée à l'augmentation de la nuisibilité des méligèthes et à la diminution de la mortalité de leurs larves par parasitisme. Cela semble pouvoir être relié aux types d'habitats propices aux parasitoïdes, se trouvant plus probablement dans un paysage complexe que simplifié (bordures de champs, jachères anciennes, bandes enherbées ; Thies & Tscharntke, 1999; Büchi, 2002), de même qu'à leur taille (Elzinga et al., 2007) et à leur proportion dans le paysage puisque aucune régulation biologique efficace n'a jamais été reportée pour un pourcentage de zones non cultivées inférieur à 20% environ (Tscharntke et al., 2002; Thies et al., 2003).

Les paramètres structuraux et de composition du paysage sont donc des facteurs explicatifs importants de la structure des communautés d'auxiliaires, et une gestion du paysage orientée vers une complexité structurale et une richesse en divers habitats maximales à toutes les échelles spatiales, est plus apte à préserver la biodiversité et à maintenir le service écologique de contrôle des bioagresseurs (Bianchi et al., 2006; Tscharntke et al., 2007). En effet, la synthèse bibliographique, réalisée par Bianchi, Booij et al. (2006), des effets de la structure du paysage sur l'intensité du service écologique de contrôle des bioagresseurs, montre que dans les paysages complexes, les populations d'auxiliaires sont plus nombreuses et les pressions en ravageurs plus faibles, respectivement dans 74% et 45% des travaux publiés. L'activité plus forte des auxiliaires dans les paysages complexes est liée dans 80% des cas à des habitats herbacés (jachères, bords de champs), dans 71% des cas à des habitats boisés et dans 70% des cas à des paysages avec des mosaïques d'habitats.

Enfin, un autre type de mécanisme, *a priori* peu répandu ou insuffisamment étudié, peut être à l'origine du type de dynamique spatiale d'un auxiliaire à l'échelle paysagère. Vandermeer, Perfecto et al. (2007) ont en effet montré que la répartition spatiale d'un insecte et de ses colonies, ici une fourmi zoophage contrôlant des ravageurs de caféiers dans un agroécosystème tropical, pouvait être indépendante de facteurs exogènes liés à l'habitat (comme la localisation des ressources trophiques ou physiques, qui se sont avérées dans ce cas réparties de façon homogène). Cette répartition est apparue comme ayant un déterminisme endogène, initié par le type de propagation des colonies puis par un contrôle densité-dépendant de cette propagation exercé par un ennemi naturel, en l'occurrence un diptère Phoridae. De façon analogue, Muller et Godfray (1999) montrent que la répartition de deux espèces de pucerons (ressources potentielles pour des auxiliaires zoophages) d'adventices communes en Europe, est déterminée au niveau paysager non pas par la répartition des deux adventices hôtes

respectives, mais par la présence ou l'absence d'une espèce de fourmi capable de les protéger contre leurs ennemis naturels.

Conclusion - la structure et la composition des paysages déterminent en partie la structure et la composition des communautés d'arthropodes, dont les auxiliaires des cultures, de toute parcelle agricole. Ainsi, les parcelles de paysages complexes hébergent davantage d'espèces et d'individus d'arthropodes auxiliaires et sont de ce fait le siège de régulations biologiques plus intenses des ravageurs.

Echelle de la parcelle et de ses abords

Bords de champs, source d'auxiliaires

Dans l'étude des communautés d'arthropodes épigés et hypergés présents dans une parcelle agricole, il est indispensable de tenir compte, pour une partie au moins de ces derniers, des abords de celle-ci. Cette prise en compte de l'environnement immédiat n'exclut pas celle du paysage plus large. En effet, qualifiés de milieux semi-naturels, d'éléments fixes du paysage, de zones de régulation ou de compensation écologique, de surfaces non cultivées, ou simplement de bords de champs, ils sont les milieux de vie de très nombreuses espèces de plantes mais aussi d'invertébrés qui en dépendent plus ou moins directement, de façon permanente ou temporaire, et sont donc le point de départ de la colonisation plus ou moins importante des parcelles agricoles par de nombreuses espèces, auxiliaires, nuisibles ou neutres vis-à-vis des cultures (Marshall, 2004). De ce fait, la diversité des communautés d'auxiliaires des bords de champs peut se trouver influencée par la structure du paysage alentours : Simon (1999) a montré que l'effet des haies de bordure de vergers sur le cortège d'ennemis naturels est renforcé par la présence de formations boisées dans cet l'environnement des parcelles. Les arthropodes ravageurs des cultures peuvent eux aussi trouver refuge dans ces bords de champs (Marshall, 2004), mais plusieurs études ont montré que les éléments linéaires et autres espaces non cultivés, semés ou à végétation spontanée parvenue à un certain équilibre écologique, hébergent davantage de taxons d'arthropodes zoophages que phytophages, et en majeure partie des arthropodes dits "neutres" qui très utilement servent de proies/hôtes alternatifs aux premiers (Dennis & Fry, 1992; Thomas et al., 1992; Nentwig et al., 1998; Denys & Tschamtkke, 2002; Thomas et al., 2002; Chevallier, 2006). Cela est confirmé par Keller et Häni (2000) qui mentionnent que neuf auxiliaires sur dix ont besoin des milieux non cultivés à un moment donné de leur cycle biologique, alors que seulement un ravageur sur deux est dans ce cas.

Le fait que les bords de champ sont une source importante d'arthropodes colonisant les parcelles agricoles, est confirmé par les résultats d'un important suivi réalisé en grandes cultures de 1974 à 1982 par Chambon (1984) dans les plaines céréalières du centre de la France. Il a constaté que seuls 3% des quelque 1000 taxons recensés au sein des cultures en étaient des ravageurs potentiels, les 97% restants étant soit des taxons indifférents pour ces dernières, soit des taxons auxiliaires des plantes cultivées. Sur un plan quantitatif, les quelque 2 750 000 individus récoltés se répartissaient respectivement comme suit : 18%, 67% et 15%.

Ainsi, les prédateurs et parasitoïdes spécialisés peuvent-ils exploiter, tôt en saison ou en période de disette dans les cultures (voire parfois en automne pour l'hivernation des œufs de parasitoïdes dans des hôtes), des proies ou hôtes alternatifs, tels les pucerons pour les auxiliaires aphidiphages, dans certains types de bords de champs possédant une végétation particulière. Ce phénomène, dit de **supplémentation** (Dunning et al., 1992), est important pour le maintien à proximité des parcelles des populations d'auxiliaires et repose idéalement sur l'existence de populations de phytophages inféodés à des végétaux spontanés, ou bien sciemment installés mais non marchands, sur lesquels ils se reproduisent à certaines périodes (Nentwig, 1998).

Les auxiliaires des cultures, notamment ceux qui sont de façon permanente ou temporaire floricoles au stade adulte (et donc zoophages au stade larvaire), peuvent aussi avoir besoin de ressources d'une autre nature, en l'occurrence florale, que celles se trouvant à un moment donné dans les parcelles agricoles ; ce phénomène correspond à celui de la **complémentation** (Dunning et al., 1992).

Ainsi, les auxiliaires dépendent de façon étroite des ressources que peuvent leur fournir les infrastructures écologiques que sont les bords de champ, et effectuent pour certains des allers et retours réguliers entre ces derniers et l'intérieur des parcelles. Ceci explique que de nombreux auteurs aient montré que l'intensité du service écologique de contrôle des bioagresseurs, délivré tant par des prédateurs que des parasitoïdes, généralistes comme spécialistes, diminue avec l'augmentation de la distance à ces zones refuges (Altieri & Schmidt, 1986a; Klinger, 1987; Lövei et al., 1992; Collins et al., 1997).

En terme d'efficacité potentielle, de nombreux travaux, autres que ceux évoqués précédemment, ont montré que de telles mesures sont capables d'augmenter l'abondance et la diversité des auxiliaires et de provoquer une diminution des populations de ravageurs (Riechert & Bishop, 1990; Hausamann, 1996; Fitzgerald & Solomon, 2004; Irvin et al., 2006). Toutefois, de réels risques existent de favoriser également certains ravageurs (Meyer et al., 1992; Irvin et al., 2006), mais une synthèse bibliographique réalisée par Gurr et al. (2000), portant sur 51 publications postérieures à 1990, démontre que dans 78% des cas les mesures en direction des auxiliaires sont suivies d'un effet favorable sur leurs populations, et que dans 63% des cas elles le sont aussi à l'encontre des ravageurs.

Conclusion - Les bords de champ sont les milieux de vie de très nombreuses espèces d'arthropodes et sont le point de départ de la colonisation plus ou moins importante des parcelles agricoles par de nombreuses espèces neutres, auxiliaires ou nuisibles (par ordre décroissant d'importance moyenne) vis-à-vis des cultures. Ces infrastructures écologiques fournissent des aliments complémentaires, proies et hôtes alternatifs, aux auxiliaires en période d'absence de ces derniers dans les cultures, mais aussi des aliments supplémentaires que les cultures ne peuvent généralement fournir. Du fait de ces liens trophiques importants entre bords de champ et auxiliaires maintenant la majorité de ces derniers à des distances faibles ou moyennes des milieux semi-naturels, l'intensité du service écologique décroît généralement avec l'éloignement dans la parcelle. Néanmoins, cette contrainte spatiale prise en compte, une grande majorité des aménagements en faveur des auxiliaires est effectivement suivie d'une amélioration significative du contrôle des ravageurs des cultures.

Les zones non cultivées et leurs ressources trophiques et physiques

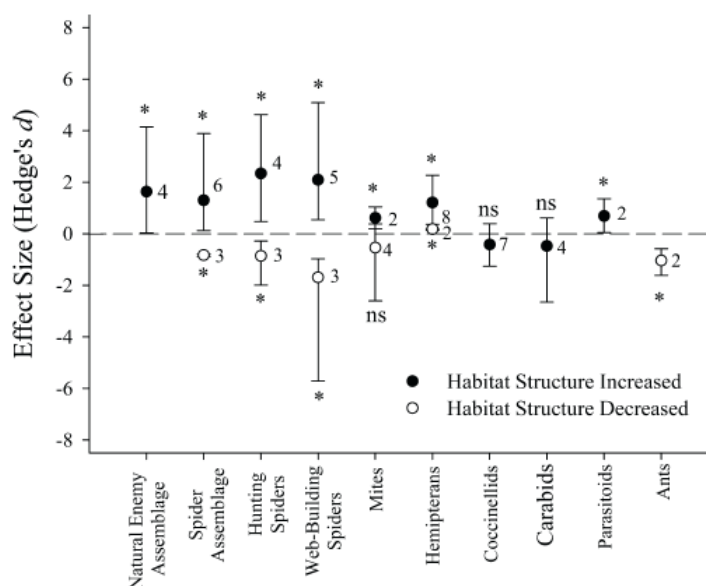
Un processus majeur dans le mécanisme permettant aux diverses zones refuges de favoriser les auxiliaires zoophages, est celui de la mise à disposition de proies/hôtes alternatifs. Ces ressources supplémentaires (phénomène de supplémentation) permettent de réduire les interactions intraguildes négatives (prédation intragilde et cannibalisme ; Propp & Morgan, 1985; Meyhofer & Hindayana, 2000), qui potentiellement nuisent à l'efficacité du contrôle des bioagresseurs par les auxiliaires (Prasad & Snyder, 2006b; Prasad & Snyder, 2006a) et donc d'améliorer l'intensité de la cascade trophique jusqu'aux phytophages et à leur détriment (Dinter, 2002; Prasad & Snyder, 2006b) (voir 2.2.1.6). Elles permettent également, indépendamment de ces interactions négatives, d'exprimer et d'exploiter au mieux le potentiel biotique des auxiliaires en leur offrant des sites de multiplication (ponte et alimentation larvaire grâce à des proies et hôtes préférentiellement non nuisibles pour les cultures comme vu précédemment) lorsque la culture n'offre pas, de façon temporaire ou permanente, ces conditions aux femelles gravides. La présence de suffisamment de proies alternatives sur les adventices ou dans le voisinage de la parcelle permet à des prédateurs généralistes de s'établir avant l'arrivée et le fort développement des ravageurs (Landis et al., 2000). Ceci est particulièrement vrai pour les auxiliaires prédateurs d'Homoptères et pour plusieurs prédateurs généralistes profitant de l'abondance en détritivores et en petits arthropodes favorisés par l'apport d'amendements organiques dans les parcelles (cas de *Bembidion lampros*, Carabidé prédateur entre autres d'œufs de la mouche du chou *Delia radicum*). Il est par contre plus difficile de procurer des hôtes de substitution aux parasitoïdes qui sont souvent plus ou moins spécifiques des hôtes ou de l'habitat (Landis et al., 2000). Dans un contexte prévisible de réchauffement climatique et d'épisodes de sécheresse estivale de fréquence et d'intensité croissantes, cette fonction de nurserie, importante pour établir notamment un lien fonctionnel entre les générations printanières et automnales des espèces auxiliaires multivoltines, sera probablement de plus en plus assurée par des zones refuges capables d'héberger en été des phytophages alternatifs non nuisibles aux cultures, tels les milieux interstitiels aquatiques. Sarthou (2006) a par exemple montré, lors de l'épisode caniculaire de l'été 2003 en France, que plusieurs

espèces d'auxiliaires aphidiphages majeurs (de Syrphidés, Coccinellidés et Cécidomyiidés) pouvaient exploiter, sur la seule végétation encore turgescente des mares asséchées, les colonies du puceron spécifique de quelques hélrophytes, *Schizaphis (Paraschizaphis) scirpi* (Passerini, 1874). Ces sites de multiplication peuvent aussi n'offrir que des supports physiques pour la ponte et le développement larvaire, dans le cas de proies transportées (souvent anesthésiées) dans un abri pour une alimentation différée des larves après éclosion des œufs ; ce cas est typique des Pemphrédoninés (microhyménoptères Sphécidés) et autres insectes rubicoles recherchant les tiges de végétaux creuses ou à moelle souple afin de les forer (Beane & Bugg, 1998). Cette relation fonctionnelle intersites peut être obtenue également entre cultures, et les exemples sont nombreux. Citons simplement Kring et Gilstrap (1986) qui montrent aux USA que le maïs peut servir de nurserie, grâce au puceron *Rhopalosiphum maidis*, à deux coccinelles qui se déplacent ensuite sur les panicules de sorgho infestés par un autre puceron, *Schizaphis graminum*, et où l'efficacité régulatrice de ces auxiliaires dépend directement de leur taux de multiplication sur maïs, donc au préalable de l'abondance de *R. maidis* sur cette même culture dont il existe des variétés plus ou moins résistantes (Carena & Glogoza, 2004).

Toutefois, ces zones d'alimentation et/ou de multiplication offrant des proies/hôtes alternatifs, même lorsqu'elles ont été judicieusement choisies pour ne pas favoriser d'arthropodes ravageurs des cultures, présentent le risque d'inciter les auxiliaires à y séjourner trop longtemps et à se détourner ainsi du ravageur cible se trouvant sur la culture (Corbett, 1998; Ostman, 2004). Il est alors possible dans certains cas de modifier l'état de la ressource supplémentaire par une gestion adaptée de la végétation de la zone refuge (fauche ou taille le plus souvent) afin de provoquer le départ des auxiliaires de cette dernière vers la culture (Gange & Llewellyn, 1989).

Un deuxième intérêt très important de ces milieux diversifiés, est celui de leur complexité structurale. Une méta-analyse de Langellotto et Denno (2004), ayant porté sur 43 expérimentations et 62 taxons indépendants et ayant analysé les effets des niveaux de complexité structurale des habitats sur les populations d'ennemis naturels de phytophages, montre que la plupart des guildes d'ennemis naturels voient leurs populations augmenter suite à l'augmentation de la complexité structurale des habitats, ce qui accroît potentiellement la diversité fonctionnelle des communautés d'ennemis naturels (Figure 2.4-4).

Figure 2.4-4. Effets d'augmentations ou de baisses de niveau de complexité structurale des habitats sur les populations d'ennemis naturels de phytophages. La plupart des guildes d'ennemis naturels voient leurs populations augmenter suite à l'augmentation de la complexité structurale des habitats.



Finke et Denno (2006) ont confirmé que la nature et l'intensité de l'impact des arthropodes zoophages sur les phytophages dépend de la complexité structurale du milieu dans lequel ils évoluent. Un exemple inattendu mais particulièrement démonstratif est donné par Shrewsbury et Raupp (2006) qui montrent que des paysages urbains complexes hébergent une certaine espèce d'araignée en plus grande abondance que des paysages urbains plus simples, et voient de ce fait leurs plantes ornementales mieux protégées d'un insecte phytophage que celles des paysages simples. Finke et Denno (2006) ont explicité les mécanismes de l'action de la complexité des milieux sur les arthropodes zoophages. Des

habitats structurellement complexes permettent, à l'instar des proies/hôtes alternatifs, de diminuer les interactions intraguilides négatives (prédation intraguilde et cannibalisme) grâce à des taux de rencontre entre "prédateurs intraguilides proies" et "prédateurs intraguilides prédateurs" abaissés (confirmé également par Harwood & Obrycki, 2005; Rickers et al., 2006; Ayal, 2007) et par conséquent d'augmenter la capacité de la même communauté de prédateurs à limiter les populations de phytophages (Finke & Denno, 2002), surtout si les taux de rencontre et de capture des proies phytophages par tous les prédateurs ne sont pas diminués (Finke & Denno, 2006). De plus, ils permettent généralement, du fait de leurs éléments constitutifs, un plus grand accès à des proies et hôtes alternatifs de même qu'à des ressources en pollen et nectar nécessaires aux espèces auxiliaires ayant recours à la supplémentation (Finke & Denno, 2006). Les habitats structurellement complexes permettant de diminuer les interactions intraguilides négatives, ils permettent la cohabitation d'un plus grand nombre d'espèces appartenant à la même guilde trophique mais exploitant le milieu avec des stratégies différant plus ou moins sur l'un des axes spatial ou temporel de la niche écologique, ce qui est particulièrement visible chez les araignées (Baldrige & Moran, 2001; Finkes et al., 2006). Cette cohabitation d'espèces zoophages différentes, exploitant des microhabitats et habitats différents, est même nécessaire au contrôle des phytophages qui eux aussi profitent de l'offre accrue en sites refuges dans lesquels ils doivent pouvoir être traqués par des espèces spécialisées (Rossi et al., 2006).

Ainsi, les possibilités de complémentarité voire de synergie entre espèces d'arthropodes zoophages, qui présentent toutes des modalités variées d'exploitation des ressources d'un milieu, tant aux échelles inter- qu'intra-habitats et inter- qu'intra-microhabitats (Hance, 1986; Dennis & Wratten, 1991; de Moraes et al., 1999), sont maintenues. De nombreux travaux ont effectivement montré l'importance de ces phénomènes de complémentarité et de synergie entre espèces zoophages, dans le contrôle des phytophages en général (Casula et al., 2006) et particulièrement dans celui des ravageurs des cultures (Dennis & Wratten, 1991; Gillespie & Quiring, 1992; Hilbeck et al., 1997; Losey & Denno, 1998; Cross et al., 1999; Losey & Denno, 1999; Koss & Snyder, 2005; Commission des communautés européennes, 2006; Frank et al., 2007a). Quelques travaux mentionnent même des exemples de complémentarité apportée par des auxiliaires entrés spontanément dans des serres maraîchères à des auxiliaires qui y avaient été lâchés ; il s'agit donc ici de cas de lutte biologique par conservation venant renforcer la lutte biologique par augmentation (Berlinger et al., 1988; Lucas & Alomar, 2002; Castane et al., 2004). La complémentarité temporelle, intra- ou interannuelle, des auxiliaires est un paramètre rarement étudié et néanmoins important pour le contrôle des phytophages ravageurs, comme l'ont démontré Koss et Snyder (2005), Brewer, Noma et al. (2005) et Minarro, Hemptinne et al. (2005).

Conclusion - Les divers types d'infrastructures écologiques favorisent les auxiliaires zoophages, notamment les prédateurs relativement généralistes, en leur permettant d'une part d'accéder à des ressources trophiques supplémentaires et complémentaires qui réduisent les interactions intraguilides négatives (prédation intraguilde et cannibalisme) et qui permettent une pleine expression du potentiel biotique des auxiliaires. Dans certains cas, ces relations fonctionnelles intersites peuvent être obtenues entre cultures elles-mêmes. Les milieux semi-naturels fournissent d'autre part aux auxiliaires une complexité structurale importante du milieu, qui permet elle aussi de diminuer leurs interactions intraguilides négatives, ce qui aboutit à une plus grande diversité spécifique en auxiliaires à proximité et dans les cultures. Ainsi, les phénomènes importants de complémentarité (spatiale et temporelle) et de synergie entre espèces de zoophages gagnent en intensité et offrent un meilleur contrôle des ravageurs.

Echelle intra-parcellaire

Des principes de gestion des parcelles pour la promotion des mécanismes

Sur un plan appliqué à la gestion des parcelles cultivées, il est possible d'augmenter la complexité de composition et de structure de l'agroécosystème en installant des zones refuges autour ou au sein même des parcelles (lisières, haies, bandes fleuries, bandes herbeuses, "beetle banks") (voir Chapitres 1 et 3). Les capacités de dispersion des auxiliaires leur permettront de prospecter sur tout ou partie des cultures, en fonction des distances à parcourir (Coombes & Sotherton, 1986).

L'installation d'une complexité de composition et de structure **sur toute la surface de la parcelle cultivée**, favorable à l'activité des auxiliaires, peut s'envisager soit **(i)** directement par l'intermédiaire

des espèces cultivées, annuelles ou pérennes (principe de l'effet Concentration de la Ressource, ou effet "bottom-up" dans la littérature internationale, qui défavorise nombre de ravageurs et favorise parfois leurs ennemis naturels ; voir 2.2.2.1. Stabilité face aux facteurs biotiques), soit **(ii)** en laissant un certain taux d'occupation de la culture par des adventices mineures (promotion de l'effet Ennemis Naturels), soit **(iii)** en installant une plante de couverture sous ou en intercalaire de la culture principale pérenne ou annuelle, soit encore **(iv)** en installant une couche de débris organiques appelée mulch, permettant ainsi d'accroître la complexité de l'habitat au pied de chaque plante.

En ce qui concerne la première possibilité, certains travaux ont montré que l'accroissement de la complexité de composition et de structure (par le biais des **plantes cultivées**) ne s'accompagne pas automatiquement d'une augmentation de la diversité ou de l'abondance d'un ou plusieurs auxiliaires et de leur efficacité, comme cela était pourtant prédit par une ancienne théorie écologique. En effet, Andow et Risch (1985) ont observé davantage de coccinelles dans des monocultures de maïs (où elles étaient plus efficaces pour éliminer les pontes de pyrale) que dans des maïs associés, car les premiers hébergeaient davantage de ressources alternatives en pucerons et pollens régulièrement réparties dans l'espace, alors que les seconds offraient des ressources alternatives globalement plus limitées même si leur répartition temporelle était plus régulière et la richesse spécifique en pucerons supérieure. Au-delà du degré de diversification végétale due aux espèces cultivées, ce sont l'abondance et la régularité de répartition des ressources alternatives qui déterminent l'abondance et l'efficacité des auxiliaires dans une parcelle de cultures associées (Andow & Risch, 1985). Toutefois, des revues bibliographiques ont montré qu'effectivement les auxiliaires entomophages sont dans la majorité des cas plus nombreux en polycultures qu'en monocultures (Russell, 1989; Andow, 1991b), et que les taux de mortalité infligés par les ennemis naturels aux ravageurs sont la plupart du temps plus élevés dans les polycultures que dans les monocultures (Russell, 1989).

En ce qui concerne la deuxième possibilité (laisser un certain taux d'occupation de la culture par des **adventices mineures**), de très nombreux travaux, partout dans le monde et tant pour des cultures annuelles que pérennes, ont montré que la présence d'adventices à un niveau acceptable pour la culture et donc pour l'agriculteur, permet dans certains cas de diminuer l'abondance des ravageurs grâce à une action régulatrice accrue de leurs ennemis naturels trouvant ainsi au sein même de la culture les ressources trophiques dont nombre d'entre eux ont besoin (pollen et nectar, proies et hôtes de substitution et parfois spécifiques des adventices comme vu précédemment) (Smith, 1976a; Shelton & Edwards, 1983; Andow, 1990; Häni, 1990; Afun et al., 1999; Landis et al., 2005; Norris & Kogan, 2005) (Häni, Boller et al., 1990; Storck-Weyhermüller, 1990, in Häni et al., 1998) (Cerutti et al., 1989, in Letourneau, 1998). Cheesman (1998) montre que la gestion contrôlée d'une adventice majeure comme *Dipsacus fullonum*, dont les fleurs sont visitées par de nombreux insectes zoophages auxiliaires des cultures, permettrait d'améliorer les populations et l'activité des populations de ces derniers au bénéfice des cultures.

En ce qui concerne la troisième possibilité (installer une **plante de couverture** sous ou en intercalaire de la culture principale pérenne ou annuelle), de nombreux travaux ont là aussi montré que l'installation d'une plante de couverture en cultures pérennes et annuelles pouvait dans certains cas permettre un meilleur contrôle des ravageurs (Wyss, 1995; Pfiffner & Wyss, 2004) (Suter, 1988; Powell, 1983; et Wichtrup et al., 1985, in Pickett & Bugg, 1998), (Haynes, 1980; O'Connor, 1950, in Altieri & Nicholls, 2004a) mais parfois aussi aggraver les dégâts de ces derniers ou favoriser certains nouveaux ravageurs lorsque la ou les plante(s) installées leur procuraient une ressource clé (Pfiffner & Wyss, 2004).

Enfin, à propos de la quatrième possibilité (accroissement de la complexité structurale par le biais d'un **mulch de débris organiques**), plusieurs travaux ont montré que l'augmentation de la complexité structurale au niveau du sol de toute la parcelle, augmentation souvent doublée de celle des proies alternatives quand elle est due à des débris organiques en décomposition, s'accompagne effectivement quasi systématiquement d'une augmentation de la diversité des prédateurs généralistes (carabes, araignées, staphylins) (Zehnder & Hough-Goldstein, 1990; Brust, 1994; Mathews et al., 2002; Hanna et al., 2003; Mathews et al., 2004; Schmidt et al., 2004; Pullaro et al., 2006; Hummel, 2002), diversité s'avérant dépendre directement d'un contrôle ascendant par les communautés détritivores de collemboles proies (Chen & Wise, 1999; Ferguson & Joly, 2002). Il s'en suit souvent une baisse

consécutive de certains ravageurs des cultures (Riechert & Bishop, 1990; Zehnder & Hough-Goldstein, 1990; Brust, 1994; Schmidt et al., 2004; Pullaro et al., 2006) voire de certaines graines d'adventices grâce à l'augmentation des carabes granivores (Harrison & Schmoll, 2003; Pullaro et al., 2006). Selon Landis, Wratten et al. (2000), c'est cette présence de débris organiques en décomposition à la surface du sol, qui fournit des proies alternatives aux prédateurs bien avant qu'il n'y ait des proies ravageurs des cultures dans la parcelle, qui explique l'abondance accrue de prédateurs généralistes dans les systèmes en techniques culturales simplifiées et particulièrement en semis direct intégral. Kendall, Chinn et al. (1991) montrent même, en culture d'orge d'hiver, que la quantité de paille présente à la surface selon les types de travail du sol ou les niveaux d'enlèvement volontaire, est positivement corrélée à la diversité de prédateurs polyphages, et négativement corrélée au taux d'infection en virus de la jaunisse nanisante de l'orge. Néanmoins, des cas d'augmentation de l'abondance de limaces après installation de mulch sont aussi cités (Mabbett, 1991) et il semblerait que deux types de mécanismes en soient à l'origine : (i) déficit en ennemis naturels, notamment en espèces de carabes de grande taille spécialisées dans la prédation des mollusques, soit du fait de traitements insecticides les réprimant (Chabert & Gandrey, 2005), soit du fait d'infrastructures écologiques également déficitaires (Barker, 1991; Bohan et al., 2000; de la Pena et al., 2003; Holland et al., 2005) alors que les limaces ont quant à elles été favorisées par les débris organiques (voir Chapitre 1), et (ii) surabondance de proies alternatives, comme des collemboles, des pucerons, des œufs et larves de diptères, qui peuvent être préférés aux limaces par les carabes présents au moment des pics des stades juvéniles puis adultes de ces dernières (Mair & Port, 2002; Symondson et al., 2006). La complémentarité entre espèces auxiliaires, notamment de carabes, apparaît donc particulièrement importante dans la lutte contre les limaces, puisque certaines espèces de tailles petite et moyenne peuvent éviter ou contribuer à éviter la surabondance en certaines proies alternatives, limiter les œufs et jeunes larves de limaces, et ainsi inciter les espèces de grande taille à s'attaquer aux larves âgées et aux adultes de ces mollusques (Kromp, 1999; McKemey et al., 2001; Symondson et al., 2002; Oberholzer & Frank, 2003). Certains travaux font état d'un mécanisme autre suite à l'installation de mulch : les ravageurs sont perturbés dans leur comportement de prospection et d'approche, et localisent moins bien leur plante hôte cultivée du fait des substances allélochimiques libérées par le mulch mort en décomposition (Mabbett, 1991) et le mulch vivant (Finch & Collier, 2000). Dans certains cas, des **mulchs vivants** peuvent également aboutir à des augmentations d'auxiliaires et parfois à des diminutions de ravageurs (Altieri et al., 1985; Meyer et al., 1992; Prasifka et al., 2006; Schmidt et al., 2007), mais les cas d'échecs semblent aussi moins rares que dans le cas de mulch mort (Meyer et al., 1992; Costello & Altieri, 1995).

Il apparaît donc qu'à l'échelle spatiale de l'habitat "parcelle cultivée et ses abords", échelle importante pour l'étude des mécanismes gouvernant la structure et l'efficacité régulatrice des communautés d'arthropodes zoophages, les ressources de base pilotent les relations descendantes sur les phytophages (effet Ennemis Naturels, ou "top-down" dans la littérature internationale) (Langellotto & Denno, 2004; Finke & Denno, 2006).

Ces possibilités de favoriser certains arthropodes aux dépens d'autres, tiennent à la relative précision et à la constance des liens entre arthropodes et structures végétales vivantes et mortes. Les végétaux offrant en effet des caractéristiques morphologiques (correspondant aux divers stades de développement et d'évolution "*post-mortem*"), biochimiques, trophiques et phénologiques relativement constantes tant à l'échelle de la plante elle-même qu'à celle de la population, ou dont les variations intraspécifiques sont plus faibles que les variations interspécifiques, les arthropodes attirés ou au contraire repoussés par tout ou partie de ces caractéristiques manifestent donc des liens précis et constants avec une gamme plus ou moins étendue de plantes (Nentwig, 1992; Nentwig, 1998; Burgio et al., 2004).

Les infrastructures écologiques comme l'intérieur même des parcelles peuvent donc servir d'habitats à des végétaux délivrant le service écologique d'approvisionnement en insectes ennemis naturels des ravageurs des cultures, ce qui ouvre la voie à des aménagements et pratiques adaptés aux diverses catégories d'auxiliaires à favoriser autour et au sein des parcelles cultivées selon les principales cultures qu'elles reçoivent et leurs ravageurs. Ces aménagements et pratiques constituent le principe essentiel de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats, approche relativement récente

et en fort développement de la protection intégrée des cultures (Pickett & Bugg, 1998; Landis et al., 2000; Gurr et al., 2004; Menalled et al., 2004; Landis et al., 2005).

Conclusion - L'installation d'une complexité de composition et de structure sur toute la surface de la parcelle cultivée, favorable à l'activité des auxiliaires, peut s'envisager par le biais des espèces cultivées, du développement spontané d'adventices mineures, de plantes de couverture sous ou en intercalaire de la culture principale, ou de mulch vivant ou mort. Ces possibilités de favoriser certains arthropodes aux dépens d'autres, tiennent à la relative précision et à la constance des liens entre arthropodes et structures végétales vivantes et mortes. Les infrastructures écologiques comme l'intérieur même des parcelles peuvent donc servir d'habitats à des végétaux délivrant le service écologique d'approvisionnement en insectes ennemis naturels des ravageurs des cultures, ce qui ouvre la voie à des aménagements et pratiques constituant le principe essentiel de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats.

Echelle intra-parcelle (de la plante cultivée à la population cultivée)

Des auxiliaires sous influence de certains traits des plantes : antagonismes, complémentarités et synergies

Certaines caractéristiques morphologiques des plantes cultivées peuvent faciliter ou au contraire entraver les activités des auxiliaires zoophages. Ainsi, Chang et Eigenbrode (2004) et Rutledge et Eigenbrode (2003) ont montré que l'efficacité prédatrice de la coccinelle *Hippodamia convergens* à l'encontre du puceron vert du pois *Acyrtosiphon pisum*, dépendait directement de l'épaisseur de la cire cuticulaire des variétés de cette plante, cire qui, trop importante, réduit l'adhérence aux feuilles de l'auxiliaire et donc sa vitesse de prospection, voire inhibe sa capacité de prospection. De façon tout à fait similaire, les variétés de chou avec une forte épaisseur de cire sur les feuilles, qui sont de ce fait rendues lisses, sont très peu visitées par certains prédateurs potentiels des œufs et chenilles de piéride du chou (coccinelles, opilions, araignées Lycosidés), auxiliaires pourtant abondants au sol ou sur les feuilles de plantes voisines appartenant à d'autres espèces. La complémentarité entre espèces d'auxiliaires est ici aussi visible puisque les araignées Linyphiidés et les larves de Syrphidés, peuvent partiellement prendre le relais (et assurer la prédation des pucerons pour ces dernières) puisqu'elles ne sont pas gênées dans leurs déplacements par l'aspect lisse des feuilles (Schmaedick & Shelton, 2000). La distribution de l'acararien acarophage *Typhlodromus pyri* sur différentes variétés de pommiers, répond à un déterminisme proche : elle est très fortement corrélée au degré de développement de la pilosité des faces inférieures des feuilles, celles étant velues facilitant l'adhérence et donc les déplacements du phytoséiide (Duso et al., 2003). La capacité de cette pilosité à offrir des abris aux acariens auxiliaires acarophages et aux acariens mycophages (abris appelés acarodomaties) est bien connue (Wiggers et al., 2005), surtout lorsqu'elle est associée à des nervures saillantes également en face inférieure des feuilles, et a même été démontrée pour la végétation spontanée, surtout ligneuse, des abords des vignes, végétation qui peut alors servir de zones réservoirs pour la (re)colonisation de ces dernières (English-Loeb et al., 2002; Kreiter et al., 2002; Kreiter et al., 2003).

Certains auxiliaires ont développé des adaptations comportementales, morphologiques et chromatiques pour optimiser leur prospection dans divers types de milieux et manifestent ainsi une certaine complémentarité entre eux : les larves aphidiphages de plusieurs espèces de Syrphidés notamment (Rotheray, 1993) prospectent des parties précises des plantes comme les tiges ou les feuilles, certains Phytoséiides, comme *Euseius finlandicus*, préfèrent des feuilles relativement glabres contrairement à ceux évoqués ci-dessus (Seelmann et al., 2007).

Certains déterminismes de la résistance variétale de plantes cultivées à des ravageurs ont des effets favorables à l'expression du potentiel régulateur de certains auxiliaires à l'échelle de chaque plante. En effet, des attributs d'antixénose et d'antibiose vis-à-vis des pucerons chez certaines variétés de blé (épaisseur des glumes des épillets, présence de barbes sur les épis, fabrication de métabolites défavorables au développement et à la fécondité de ces derniers), agissent en synergie avec les ennemis naturels des pucerons. Ainsi, Bhuiyan et Wratten (1994) ont montré que les taux de chute au sol des pucerons sont plus forts chez les variétés de blé avec barbe, et Gowling (1994) a observé que la meilleure protection contre les pucerons est offerte par les variétés semi-résistantes : un survol ou une

visite d'un ennemi naturel dans une colonie de pucerons provoque significativement plus de chutes avec des variétés semi-résistantes qu'avec les variétés sensibles ; les variétés les plus résistantes provoquent quant à elles des effets délétères chez les parasitoïdes eux-mêmes. Gowling et van Emden (1994) nous éclairent sur un mécanisme complémentaire dans ce même type de situation : suite à la chute, significativement moins de pucerons cherchent à remonter sur les variétés semi-résistantes que sensibles (les mêmes auteurs observent le même phénomène entre variétés de chou), et Losey et Denno (1998) démontrent qu'au sol, des prédateurs polyphages comme les carabes agissent alors potentiellement en synergie avec les auxiliaires sur la plante en dévorant les pucerons tombés avant qu'ils ne remontent et ceux ne remontant pas sur les variétés semi-résistantes.

Des exemples de synergie ont également été remarqués entre coccinelles, et potentiellement tous les prédateurs se déplaçant beaucoup entre colonies de pucerons, et les champignons aphidopathogènes du groupe des entomophthorales : la contamination fongique entre pucerons et entre colonies, et les taux de mortalité des pucerons mycosés sont plus forts lorsque des prédateurs à forte capacité de dispersion établissent des contacts entre pucerons/colonies mycosés et sains (Roy & Pell, 2000; Pell & Vandenberg, 2002; Ekesi et al., 2005). Les variétés partiellement ou totalement résistantes à des ravageurs peuvent être favorables aux auxiliaires indépendamment de toute caractéristique morphologique ou physiologique : ainsi, Mercier, Combe et al. (2000) ont observé qu'en verger de pommiers, les variétés montrant une certaine résistance aux acariens étaient particulièrement intéressantes en protection intégrée (objectif de réduction des traitements phytosanitaires) car le plus faible nombre de traitements acaricides leur étant nécessaires permet en conséquence le développement d'une communauté d'auxiliaires plus importante, efficace contre les quelques acariens présents et potentiellement contre d'autres ravageurs. Les effets sur les auxiliaires des diverses caractéristiques variétales acquises ou perdues lors de la sélection, sont donc importants et Chen et Welter (2005) ont par exemple montré que la domestication du tournesol en Amérique du Nord s'est accompagnée d'une baisse du taux de parasitisme des chenilles d'une pyrale foreuse des tiges par rapport aux parents sauvages.

Enfin, la présence d'adventices parmi les plantes cultivées a souvent été démontrée comme étant à l'origine d'une moindre fréquence des phytophages de ces dernières, donc des ravageurs des cultures.

Conclusion - A l'échelle intra-parcellaire, certains traits morphologiques des plantes cultivées, comme l'épaisseur de la cire cuticulaire, la pilosité des feuilles etc., peuvent faciliter ou au contraire entraver les activités des auxiliaires zoophages. La plupart des espèces d'auxiliaires ont développé des adaptations plus ou moins marquées vis-à-vis de ces traits et des environnements des plantes, amenant à des phénomènes de complémentarité voire parfois de synergie entre espèces, synergie pouvant être exacerbée à nouveau par certaines caractéristiques des plantes ou variétés. Indépendamment de ces traits influençant physiquement les performances des auxiliaires, les cultures elles-mêmes mais aussi certaines adventices peuvent subvenir à des besoins trophiques des auxiliaires autres que ceux satisfaits par les ravageurs eux-mêmes.

Synthèse

La qualité et l'intensité du service écologique de contrôle biologique exercé par une communauté d'auxiliaires zoophages sur une population d'arthropodes phytophages et particulièrement de bioagresseurs des cultures, sont gouvernées à plusieurs échelles spatiales car elles sont dépendantes de paramètres de diversité de la communauté d'auxiliaires (richesse spécifique, identité et abondance des espèces) qui sont eux-mêmes en interaction étroite avec les paramètres de composition et de structure des agroécosystèmes que l'on peut appréhender aux trois principales échelles spatiales : paysage, parcelle et plante-population cultivées. Les pratiques agricoles déterminent la composition et la structure d'un paysage, et en retour ce dernier, considéré à diverses échelles spatiales, détermine les espèces d'arthropodes, dont les auxiliaires zoophages, présentes autour et au sein d'une parcelle, en fonction des exigences écologiques et de certains traits de vie des espèces, mais aussi des pratiques et aménagements appliqués à l'échelle de la parcelle et de ses abords. Ainsi, la nature des habitats refuges disposés autour ou au sein des cultures et parfois représentés par une simple couche de débris organiques (mulch) sur toute la surface de la parcelle, préside-t-elle à la mise à disposition de deux catégories essentielles de ressources : des proies/hôtes alternatifs et une complexité structurale

suffisante du milieu. Ces ressources sont à l'origine de mécanismes importants qui améliorent l'efficacité des auxiliaires zoophages : (i) diminution des interactions intraguilides négatives (prédation intraguilde et cannibalisme) permettant d'améliorer l'efficacité régulatrice des zoophages à l'encontre des ravageurs, (ii) augmentation de la richesse spécifique en auxiliaires zoophages et donc potentiellement des possibilités de complémentarité voire de synergie entre espèces qui présentent toutes des modalités variées d'exploitation des ressources d'un milieu, et (iii) maximisation du potentiel biotique des auxiliaires en leur offrant des sites de multiplication relais (lorsque la culture n'offre pas, de façon temporaire ou permanente, ces conditions aux femelles gravides). Ces relations de complémentarité fonctionnelle intersites peuvent aussi concerner des cultures elles-mêmes. Enfin, à l'échelle de la plante cultivée elle-même, certaines caractéristiques morphologiques et physiologiques influencent directement, favorablement ou non, les performances et le comportement des arthropodes auxiliaires comme ravageurs, et peuvent dans certains cas aboutir à des synergies entre auxiliaires.

La prise en compte des divers niveaux d'organisation des paramètres influençant l'efficacité des auxiliaires zoophages, permettrait potentiellement de concevoir des agroécosystèmes dans lesquels le service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures serait optimisé, ce qui est l'objectif même de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats, afin de réduire le recours aux insecticides.

Les mécanismes gouvernant les relations entre biodiversité et stabilité des écosystèmes cultivés, renvoient à trois hypothèses importantes : hypothèses de l'échantillonnage (rejoignant l'hypothèse d'assurance), de la complémentarité, et de la redondance-résilience.

Conclusion - La prise en compte des divers niveaux d'organisation des paramètres influençant la dynamique et l'efficacité des auxiliaires zoophages, permettrait potentiellement de concevoir des agroécosystèmes dans lesquels le service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures serait optimisé afin de réduire le recours aux insecticides, ce qui est l'objectif même de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats.

(b) Répression des ravageurs par la diversification végétale

De nombreux mécanismes inhérents à la principale des hypothèses mobilisées autour de la diversification végétale des cultures, celle de la Concentration des Ressources (Root, 1973), sont aujourd'hui avancés et certains d'entre eux concernent l'autre principale hypothèse, celle des Ennemis Naturels.

Selon l'hypothèse de la Concentration des Ressources, ces dernières (i.e. uniquement celles nécessaires à l'alimentation larvaire ou adulte des ravageurs, et selon donc leur concentration par unité de surface) influencent le nombre de phytophages par plante en modifiant le solde entre leur taux d'émigration et leur taux d'immigration (Root, 1973). Ainsi, comme cela a été démontré avec un diptère ravageur du chou (Ryan et al., 1980), les plantes en polyculture hébergeraient moins de phytophages car ces derniers auraient davantage de difficultés à les localiser et les quitteraient plus rapidement. Pourtant, des essais en laboratoire ont montré que ce même ravageur se pose aussi souvent sur son hôte lorsqu'il est en polyculture qu'en monoculture, mais qu'il a effectivement moins pondé et moins séjourné sur la plante hôte en polyculture qu'en monoculture (Coaker, 1980, in Andow 1991a). Elmstrom, Andow et al. (1988) ont quant à eux aussi observé qu'un ravageur du chou broccoli avait plus de difficultés à localiser ce dernier et le quittait plus rapidement en situation de polyculture.

Les mécanismes de ces divers types de réponse ne sont pas précisément identifiés mais la plupart des auteurs s'accordent à dire qu'ils mettent en jeu divers stimuli.

Conclusion - Selon l'hypothèse de la Concentration des Ressources (nécessaires au développement des ravageurs, et par unité de surface), les ravageurs ont davantage de difficultés à localiser ces dernières et les quittent plus rapidement lorsqu'elles sont en situation de polyculture que de monoculture. Les mécanismes ne sont pas précisément identifiés mais divers stimuli sont en jeu.

Diversité végétale, stimuli chimiques et ravageurs

La diversité des stimuli olfactifs perçus par les phytophages dans une polyculture, peut masquer ceux que les ravageurs spécialisés utilisent pour localiser leur plante hôte, provoquant alors un ralentissement dans l'installation de ces derniers, voire leur départ, comme l'ont démontré Tahvanainen et Root (1972). Stanton (1983, in Andow, 1991b) a proposé un modèle de détection des plantes hôtes par les phytophages utilisant les stimuli olfactifs à longue distance, les phytophages les plus sensibles étant capables de détecter des concentrations plus basses que les autres, tous pouvant ensuite s'orienter et remonter jusqu'à la source en suivant le gradient de concentration croissante. Dans les systèmes de culture diversifiés, dans lesquels des plantes non hôtes peuvent masquer l'odeur des plantes hôtes, les espèces les plus sensibles sont là aussi davantage aptes à retrouver leur plante hôte que les autres. Ce modèle n'a semble-t-il pas fait l'objet de recherches plus poussées même si plusieurs auteurs s'accordent à dire que les stimuli chimiques jouent un rôle important notamment chez les ravageurs recourant à l'identification ante-atterrissage de la plante hôte (Finch & Collier, 2000; Bukovinszky et al., 2005). Ces stimuli chimiques, dont certains sont exacerbés lors d'attaques de ravageurs, peuvent également être utilisés par les auxiliaires afin de trouver la plante hôte de leurs proies ou hôtes. Ces substances prennent alors le nom de synomones et de nombreux taxons de prédateurs (y compris chez les acariens Phytoseiidés) et de parasitoïdes s'en servent comme signal de localisation des plantes hôtes (Dicke et al., 1998; Birkett et al., 2000; Bruce et al., 2003; James, 2003; Powell & Pickett, 2003; Urano et al., 2006).

Conclusion - La diversité des stimuli olfactifs perçus par les phytophages dans une polyculture, peut masquer ceux que les ravageurs spécialisés utilisent pour localiser leur plante hôte, provoquant alors un ralentissement dans l'installation de ces derniers (notamment s'ils recourent à l'identification ante-atterrissage de la plante hôte), voire leur départ. De nombreux groupes d'ennemis naturels de ravageurs, afin de localiser la plante hôte de leurs proies ou hôtes, utilisent ces mêmes stimuli chimiques qui sont parfois exacerbés lors d'attaques de ravageurs et qui prennent alors le nom de synomones.

Diversité végétale, stimuli visuels et ravageurs

Chez ces mêmes ravageurs pratiquant l'identification ante-atterrissage de leur plante hôte, les stimuli visuels jouent eux aussi un rôle important et seraient la seconde étape dans le processus de localisation/identification de la plante hôte (Finch & Collier, 2000). Selon Finch et Collier (2000), ces stimuli visuels joueraient même un rôle central dans le processus et proposent une nouvelle hypothèse, celle des atterrissages "appropriés et non appropriés" : durant la recherche de la plante hôte, les insectes atterrissent indifféremment sur des objets verts comme les feuilles des plantes hôtes (atterrissages appropriés) ou de plantes non hôtes (atterrissages non appropriés), et évitent d'atterrir sur des surfaces marron comme le sol. Suite à ces atterrissages, interviendrait la troisième étape du processus de localisation/identification de la plante hôte, avec l'analyse par l'insecte des stimuli chimiques non volatiles des plantes, débouchant sur un nouvel envol ou non. Cette hypothèse de Finch et Collier (2000), dans laquelle le contraste de couleur entre la végétation et le sol jouerait un rôle important, semble n'avoir été que très peu reprise par la suite puisque nous n'avons trouvé que deux publications y faisant référence parmi plusieurs traitant de la question de la localisation des plantes hôtes par les insectes phytophages (Gurr et al., 2003; Altieri & Nicholls, 2004b). Pourtant, l'effet de ce contraste de couleur entre végétation et sol semble effectivement important comme en attestent les travaux de Smith (1976b) qui a montré que la colonisation de choux de Bruxelles par des pucerons était moindre en polyculture qu'en monoculture et surtout qu'il en était de même en situation de monoculture lorsque le sol était recouvert d'une toile verte, rendant la plante moins attractive car chromatiquement moins individualisée du sol, alors que lorsque le sol était recouvert d'une toile marron (toujours en monoculture), la colonisation des choux était aussi forte qu'avec un sol nu.

Conclusion - Les stimuli visuels seraient la seconde étape dans le processus de localisation/identification de la plante hôte par les ravageurs pratiquant l'identification ante-atterrissage. La nouvelle hypothèse des atterrissages "appropriés et non appropriés" prédit que les ravageurs atterrissent indifféremment sur des objets verts comme les feuilles des plantes hôtes (atterrissages appropriés) ou de plantes non hôtes (atterrissages non appropriés), et évitent d'atterrir sur des

surfaces marron comme le sol. Théorie récente mais encore peu étudiée, des résultats un peu anciens tendraient à la conforter.

Qualité de la plante hôte

La culture d'une plante en association avec une autre s'accompagne inévitablement d'une modification (amélioration ou détérioration) de la qualité d'une ou plusieurs plantes en présence, ce qui peut gêner, par effet confondant, l'évaluation des seuls effets de la diversification végétale sur les ravageurs (Theunissen et al., 1995; Hooks & Johnson, 2003).

L'augmentation de la fertilisation minérale, essentiellement azotée, des plantes cultivées provoque des effets contraires selon les types de ravageurs, avec la plupart du temps une augmentation des ravageurs suceurs de sève et une réduction des broyeurs (Letourneau, 1988; Funderburk et al., 1994; Altieri & Nicholls, 2003). L'augmentation de la teneur en azote dans la plante s'accompagne en effet de celle de composés secondaires, souvent des inhibiteurs de protéines de digestion, qui peuvent donc affecter l'appétibilité et/ou la digestibilité de la plante, et qui s'accumulent dans les vacuoles des cellules. Ils ne sont ainsi pas consommés par les suceurs de sève dont les stylets s'insèrent dans les tissus végétaux jusqu'au phloème en évitant ces vacuoles, mais le sont par les broyeurs (Mattson, 1980).

Ces phénomènes sont respectivement à l'origine d'une part des cas d'augmentation des densités de population de ravageurs de certaines espèces végétales en polyculture, comme le relatent Risch (1981) en cultures tropicales et Helenius (1989) pour un mélange avoine-fève, et d'autre part du cas de diminution de ravageurs suite à altération volontaire de la qualité de la plante hôte en mélange, exposé par Power (1987, in Andow, 1991b). La qualité de la plante hôte peut également être liée à un phénomène de sénescence plus ou moins rapide des feuilles : Andow et Risch (1985) ont montré qu'en situation ombragée de polyculture, les feuilles de citrouille vieillissaient plus lentement qu'en situation plus ouverte de monoculture et que les pucerons, recherchant les feuilles les plus âgées phénologiquement, étaient de ce fait plus nombreux en monoculture. Hacker et Bertness (1995) montrent que la qualité de la plante hôte peut enfin déterminer l'importance des populations de phytophages via le comportement des arthropodes zoophages, donc via l'hypothèse des Ennemis Naturels. Des plants d'une graminée se trouvant situés en sol trop salé, donc stressés, n'étaient pas visités par une coccinelle aphidiphage et donc étaient lourdement infestés de pucerons, alors que les plants se trouvant sur sol normal ne souffraient pas de ces phytophages grâce à l'action des coccinelles (Hacker & Bertness, 1995).

Conclusion - La qualité de la plante hôte, potentiellement déterminée par l'association avec d'autres plantes (effet d'ombrage, de sénescence accélérée ou ralentie, de compétition ou de facilitation vis-à-vis de l'alimentation azotée), peut masquer les effets de la diversification per se des cultures, ou au contraire être le facteur explicatif de ses effets. Ainsi, l'amélioration de l'alimentation azotée de plantes cultivées (amélioration potentiellement permise par l'association avec des légumineuses) provoque des effets contraires selon les types de ravageurs, avec la plupart du temps une augmentation des ravageurs suceurs de sève (dont les stylets évitent les vacuoles contenant des composés, favorisés par la fertilisation, qui diminuent l'appétibilité et/ou la digestibilité de la plante) et une réduction des broyeurs (qui ingèrent la totalité des tissus végétaux, y compris les vacuoles).

Diversité végétale, espèces non hôtes, microclimat et ravageurs

Andow (1990) et Kingsley, Scriber et al. (1986) ont observé des densités de population de ravageurs qui étaient négativement corrélées avec la biomasse de plantes non hôtes en polycultures. Ce phénomène peut avoir deux explications possibles selon les espèces phytophages (Andow, 1991b) : (i) si les phytophages ne sont pas capables de faire la différence entre des tissus non hôtes et des tissus hôtes, ils peuvent se diluer sur les surfaces non hôtes et par conséquent moins de ravageurs seront présents sur les surfaces hôtes, et (ii) si les ravageurs sont capables de distinguer des tissus hôtes de tissus non hôtes, ce qui est généralement le cas, ils perdent du temps à rechercher les surfaces hôtes et donc quittent pour un certain nombre d'entre eux la culture, qui est alors perçue comme un milieu inadapté à leur recherche de prospection optimale.

Les polycultures offrent généralement un microclimat tamponné, avec davantage d'ombre en été, une atténuation des amplitudes thermiques journalières et une réduction du vent (Andow, 1991b). Plusieurs travaux ont montré que les auxiliaires des cultures ont tendance à rechercher de tels milieux protégés (Tonhasca, 1993; Carter & Rypstra, 1995; Landis et al., 2000; Dyer & Stireman, 2003; Altieri & Nicholls, 2004a), alors que nombre de ravageurs des cultures préfèrent les milieux plus exposés et ouverts (Risch, 1981; Andow & Risch, 1985; Andow, 1988).

Conclusion - En polyculture, les densités de population de ravageurs sont souvent négativement corrélées avec la biomasse de plantes non hôtes, biomasse qui d'une part dilue les ravageurs incapables de différencier des tissus hôtes de tissus non hôtes, et d'autre part ralentit puis fait généralement fuir ceux faisant cette différence. Les polycultures offrent également un microclimat en général tamponné concernant les températures et la vitesse du vent, ce que recherchent nombre d'auxiliaires au contraire de nombre de ravageurs.

Diversité du paysage

Preuve que ces mécanismes et les différentes hypothèses afférentes (voir 2.2.2.1.) ne sont pas respectivement parfaitement connus ni éprouvées, des disciplines et approches scientifiques relativement récentes amènent à réexaminer certaines hypothèses voire à remettre en cause certaines théories. Ainsi, l'écologie du paysage et la modélisation, couplées à l'approche fonctionnelle de l'écologie (prise en compte de divers traits des organismes), permettent-elles également de considérer sous un nouvel angle les effets sur la dynamique des arthropodes d'une gestion à plusieurs échelles spatio-temporelles des agroécosystèmes. Bukovinszky, Potting et al. (2005) démontrent en effet que l'étude et la prise en compte des traits de comportement de prospection de certains ravageurs (reconnaissance du végétal hôte de type pré-atterrissage ou post-atterrissage, et nature des stimuli mis en œuvre), associées à l'utilisation de modèles multi-agents spatialement explicites, permettent de démontrer que les modes de détection et d'identification des plantes hôtes par des ravageurs (modes de type ante-atterrissage ou post-atterrissage), expliquent que ces derniers ne réagissent pas à la taille des patches de végétation ni à la densité de population des plantes hôtes selon les prédictions respectivement de la théorie de biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967) et de l'hypothèse de concentration de la ressource (Root, 1973).

Conclusion - Des disciplines et approches scientifiques relativement récentes, telles l'écologie du paysage, la prise en compte des traits de prospection de certains ravageurs (reconnaissance du végétal hôte de type pré-atterrissage ou post-atterrissage) et la modélisation, amènent à réexaminer certaines hypothèses voire à remettre en cause certaines théories comme la théorie de biogéographie insulaire et l'hypothèse de concentration de la ressource.

Effets de la diversité végétale intraspécifique

Un effet positif de la diversité génétique végétale sur la diversité trophique et spécifique des insectes herbivores, omnivores ou prédateurs a été démontré à quatre reprises dans le cas d'espèces végétales de friches et prairies semi-naturelles (Maddox & Root, 1990; Johnson & Agrawal, 2005; Crutsinger et al., 2006; Johnson & Agrawal, 2007). La coexistence de génotypes de différentes propriétés morphologiques (taille, architecture), physico-chimiques (teneur en tannins et en masse sèche des feuilles) ou phénologiques (période de reproduction), et donc ayant des effets variables, et non additifs sur les communautés d'arthropodes, permet la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces d'insectes (Johnson et al., 2006; Whitham et al., 2006). Bien que peu de travaux portent sur cette relation, ils convergent pour montrer que la diversité génétique végétale permettrait un maintien d'une plus grande diversité d'arthropodes associés. Ceci est un résultat potentiellement très important pour la conservation des communautés d'arthropodes via la diversité génétique végétale.

En parcelles cultivées, bien que les études partout dans le monde portant sur les résistances variétales de très nombreuses cultures à certains de leurs ravageurs, soient innombrables, déjà anciennes pour certaines (Ellis, 1994; Acreman, 1986; Alvarenga, 1995; Annan, 1996; Boissot, 2000; Bus, 2000; Dedryver, 1986; Haltrich, 2000; Toth, 2003; Kanher, 2004; Caubel & Chaubet, 1985; Rustamani et al., 1992; Bhuiyan & Wratten, 1994; Bottenberg & Tamo, 1998; Di Pietro et al., 1998; Jyoti et al., 2001;

Carena & Glogoza, 2004; Gao et al., 2007) et montrant même un effet synergique avec des ennemis naturels pour d'autres (Barbour, 1997; Alvarenga, 1995), très peu d'études ont porté sur les effets de la diversité variétale *per se* d'une culture sur la dynamique de ses ravageurs. Certains effets positifs en termes de réduction de l'abondance des ravageurs ont été observés par Altieri et Schmidt (1987) sur chou brocoli, par Bush, Slosser et al. (1991) sur blé, et par Cantelo et Sanford (1984) sur pomme de terre, grâce au mélange d'une variété sensible avec une variété résistante. Ce mélange de variétés permet en outre de réduire le taux d'apparition de génotypes résistants chez les ravageurs (Wilhoit, 1991). Dans un domaine se rapprochant plus de la lutte contre les ravageurs que de la prévention de leur pullulation, il a été étudié, sans succès, pour la réalisation de cultures pièges censées attirer des ravageurs du colza (Buntin, 1998).

Conclusion - La coexistence de génotypes de différentes propriétés morphologiques, physico-chimiques et phénologiques, et donc ayant des effets variables et non additifs sur les communautés d'arthropodes, permet en formations herbacées pérennes la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces d'insectes, qu'ils soient phytophages, zoophages ou omnivores. En cultures agricoles, les études portant sur les résistances variétales vis-à-vis de ravageurs sont innombrables, mais celles ayant trait aux effets de la diversité variétale per se d'une culture sur la dynamique de ses ravageurs, sont très rares. Les résultats publiés font état d'une réduction de l'incidence des ravageurs lorsque des variétés de sensibilité opposées sont mélangées, ce qui réduit en outre le taux d'apparition de génotypes résistants chez les ravageurs.

Conclusion

Les ravageurs ont moins d'incidence sur les cultures plurispécifiques que sur les monospécifiques, grâce à l'interférence avec plusieurs stimuli et paramètres culturels : (i) les stimuli olfactifs des plantes hôtes sont masqués par les autres espèces cultivées, rendant leur localisation difficile, mais ils sont exacerbés en cas d'attaque de ravageurs et utilisés par certains auxiliaires pour se diriger vers les foyers d'attaque ; (ii) les stimuli visuels sont eux aussi moins efficaces puisque le sol étant moins visible, les insectes ne peuvent simplement éviter sa couleur pour tomber sur la plante hôte et ont du mal à distinguer les divers tons de vert pour trouver cette dernière ; (iii) la qualité de la plante hôte, notamment une meilleure alimentation azotée mais aussi une sénescence ralentie, permet aux plantes de mieux repousser les broyeurs que les suceurs de sève puisque ces derniers contrairement aux premiers peuvent éviter les vacuoles contenant des inhibiteurs d'appétibilité ou de digestion ; (iv) la biomasse non hôte dilue les ravageurs incapables de la distinguer de la biomasse hôte et fait fuir ceux capables d'effectuer cette distinction ; (v) Les polycultures offrent également un microclimat en général tamponné concernant les températures et la vitesse du vent, ce que recherchent nombre d'auxiliaires au contraire de nombre de ravageurs.

Au plan intraspécifique, une diversité de génotypes à l'origine d'une diversité de phénotypes, permet en milieux semi-naturels la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces d'insectes de divers groupes fonctionnels. En cultures agricoles, cette diversité génotypique par rapport à la sensibilité aux ravageurs semble permettre une réduction de l'incidence des ravageurs lorsque des variétés de sensibilités opposées sont mélangées, ce qui réduit en outre le taux d'apparition de génotypes résistants chez les ravageurs.

L'intégration de ces éléments, couplée à des approches scientifiques relativement récentes telles l'écologie du paysage et la modélisation, amènent à remettre en cause certaines théories comme la théorie de biogéographie insulaire et l'hypothèse de concentration de la ressource.

Enfin, les mécanismes expliquant la dynamique des ravageurs sous influence de la diversification culturale, ont des prolongements en dehors du domaine de l'entomologie. Ainsi, la diversification culturale, entraînant une baisse du taux d'atterrissage des insectes ravageurs et donc une diminution de la fréquence et de l'importance des débuts de colonisation des parcelles par des ravageurs, entraîne-t-elle parfois également une baisse d'intensité des maladies dans les cultures (Allen, 1989, et Bottenberg et Irwin, 1992, in Piper, 1999).

(c) Interactions multiples

Etant donné donc la nature fondamentalement interactive des relations multi-niveaux dans les agroécosystèmes, il est nécessaire de considérer l'interpénétration de tous ces mécanismes afin de concevoir des systèmes de culture présentant la meilleure stabilité intrinsèque possible (Harmon et al., 2003) puisque le dogme selon lequel "la diversité amène la stabilité" (Risch et al., 1983) n'est pas toujours vérifié. L'ensemble de ces mécanismes a comme base commune le végétal, en population ou en communauté, qui, par ses diverses propriétés, génèrera des réactions relativement déterminées, directes et indirectes, sur les communautés d'arthropodes i.e. sur les niveaux trophiques supérieurs et entre niveaux trophiques supérieurs, voire au sein d'une même guildes trophique (cf. 2.2.1.6.).

Ainsi, les effets et mécanismes des diverses stratégies de contrôle biologique des ravageurs (cf. ci-après) peuvent-ils être résumés par la Figure 2.4-5 ci-dessous.

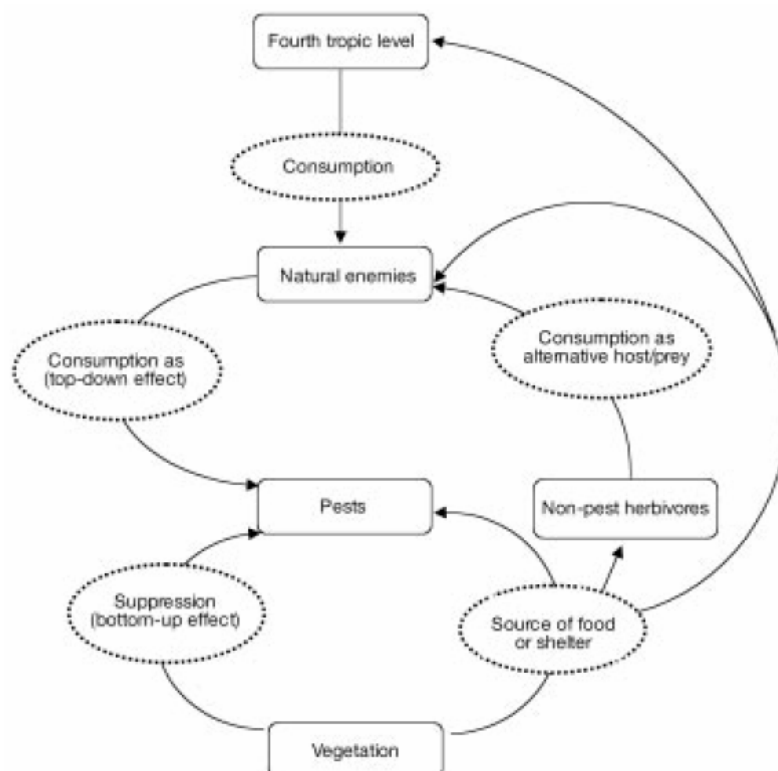


Figure 2.4-5. Effets potentiels de la végétation sur les niveaux trophiques supérieurs et conséquences pour la gestion des ravageurs des cultures (Gurr, Wratten et al., 2003)

Les effets des différentes possibilités de promotion de la biodiversité fonctionnelle directement utile pour le contrôle des ravageurs, à des niveaux croissants de complexité de la diversification et à diverses échelles spatio-temporelles, peuvent être ramenés à trois grandes catégories, pouvant se produire indépendamment les uns des autres ou simultanément selon les cas de diversification (modifié d'après Gurr, Wratten et al., 2003) : (1) limitation des ravageurs par l'action des auxiliaires prédateurs et parasitoïdes, (2) répression des ravageurs directement par la nature et/ou l'agencement des plantes cultivées, (3) attraction des ravageurs à l'intérieur de plantes ou de cultures pièges, détruites ensuite. Les diverses combinaisons de recours à l'une ou plusieurs de ces catégories se traduisent par diverses stratégies de contrôle biologique des ravageurs, qui peuvent être résumées comme présenté dans le Tableau 2.4-1.

Les possibilités matérielles offertes aux agriculteurs de promouvoir une biodiversité fonctionnelle directement utile pour le contrôle des ravageurs, à divers niveaux de complexité de la diversification et diverses échelles spatio-temporelles, sont nombreuses. Sommairement présentées dans le Tableau 2.4-2., elles seront abordées, avec les aspects sociologiques et technico-économiques de leur application, dans le Chapitre 3. Le cas de l'agroforesterie et de ses effets sur les populations d'arthropodes ravageurs et auxiliaires est traité dans l'encadré 2.4-1.

Tableau 2.4-1. Les diverses stratégies de contrôle biologique des ravageurs.

	Répression directe par plantes	Attraction dans plantes et cultures piège	Limitation par promotion des auxiliaires
Répression directe par plantes	Répression ascendante (<i>Bottom-up effects</i>)		
Attraction dans plantes et cultures piège	Stratégie répulsion-attraction (<i>Push and pull strategy</i>)	Cultures pièges (<i>Trap cropping</i>)	
Limitation par promotion des auxiliaires	Stratégie double sens (<i>Top-down and bottom-up effects</i>)	Contrôle bilatéral (mais risque de destruction des auxiliaires)	Limitation descendante ou contrôle biologique (<i>Top-down effects</i>)

Tableau 2.4-2. Exemples de possibilités de promotion des auxiliaires et de répression des ravageurs, à des niveaux croissants de complexité de la diversification végétale et à diverses échelles spatio-temporelles des agroécosystèmes (Gurr, Wratten et al., 2003). *Il existe également la possibilité de semer une culture attractive, dite culture piège, autour de la parcelle ou sur la parcelle pour lutter contre des ravageurs tels que les nématodes et punaises phytophages (Caubel & Chaubet, 1985; Rea et al., 2002).*

Table 1. Examples, with increasing levels of complexity, of biodiversity enhancement benefiting pest management.

Level of complexity	Nature of diversification	Example
Diversification within a monoculture	Make crop itself structurally more diverse	Alternating harvests of lucerne strips to give structural diversity & preserve habitat for natural enemies of <i>Helicoverpa</i> spp. (Hossain et al. 2001)
'Relax' the monoculture	Grow a mix of varieties or closely related species	Willow beetle numbers & damage reduced in mixed plantings of willow (Peacock & Herrick 2000)
Allow non-crop vegetation within the monoculture	Allow weed growth within areas of the crop	Weed strips increase natural enemy density (Lys et al. 1994)
Diversify vegetation bordering the monoculture	Sow non-crop vegetation in field margin	Phacelia strips beside wheat as pollen source for hoverfly natural enemies of aphids (Hickman & Wratten 1996)
Abandon monoculture	Grow two or more crops within the field	Lucerne strip within cotton act as decoy for mirids and habitat for natural enemies of cotton pests (Mensah & Kahn 1997)
Diversify vegetation beyond the field margin	Sown or naturally generated vegetation in fallow fields adjacent to crops	'Complex, structurally rich ...large old fallows' adjacent to rape increased parasitism of rape pollen beetle and reduced crop damage (Thies & Tschamtkke 1999)
Farm-wide diversification	Agroforestry integrated with cropping & livestock	Increasing arthropod densities by use of a 'silvoarable agroforestry system' (Peng et al. 1993)
Landscape level changes	Landscapes with areas of woodland	Parasitism rates of armyworm lower in crops within complex landscapes (Marino & Landis 1996)

Conclusion :

L'analyse des mécanismes fortement supposés des effets sur les ravageurs de la diversification végétale au sein des cultures, dont l'hypothèse de la Concentration des Ressources est le principal cadre conceptuel, démontre d'une part que cette dernière est parfois intimement mêlée à l'hypothèse des Ennemis Naturels, et d'autre part que de nombreux phénomènes idiosyncrasiques expliquent qu'aucune hypothèse relative aux effets ascendants directs (effets du végétal sur le ravageur lui-même) n'ait été totalement éprouvée et reconnue comme déterminante.

Il s'avère donc nécessaire, afin de concevoir des systèmes de culture présentant la meilleure stabilité intrinsèque possible, d'une part, puisque la diversification per se n'entraîne pas automatiquement une diminution de l'abondance des ravageurs, de procéder à une diversification sélective des agroécosystèmes afin de réduire, parfois nettement, le problème des ravageurs monophages sans trop favoriser les ravageurs polyphages (Gurr et al., 1998), et d'autre part de considérer l'interpénétration de tous les mécanismes liant les divers niveaux trophiques afin que les effets des diverses stratégies de contrôle biologique des ravageurs s'expriment au mieux.

Encadré 2.4-1. Agroforesterie et populations d'arthropodes

Sur un plan structural, la présence d'arbres au sein d'une parcelle agricole augmente la diversité de niches écologiques potentielles pour les arthropodes, à la fois dans le temps et dans l'espace, par rapport aux cultures annuelles, y compris celles avec assolement et rotation variés (Stamps & Linit, 1997). En effet, éléments pérennes plus développés et plus complexes dans leur architecture que les plantes herbacées, les arbres offrent par rapport à ces dernières, des ressources trophiques plus importantes et une variété et une densité plus fortes de sites refuge, d'accouplement, d'estivation, d'hivernation etc., et cela de manière plus étalée dans le temps (Stamps & Linit, 1997). Cette diversité accrue de niches écologiques potentielles s'accompagne effectivement d'une diversité d'arthropodes généralement plus importante que dans les formations cultivées herbacées et buissonnantes, même pérennes (Lawton, 1978; Niemala et al., 1982; Basset & Burckhardt, 1992 - in Stamps & Linit, 1997). Parmi ces arthropodes, les espèces zoophages sont elles aussi favorisées dans leur diversité, non seulement par l'augmentation de la disponibilité en arthropodes proies/hôtes mais aussi par l'accroissement de la diversité structurale de leur habitat qui améliore les possibilités de cohabitation entre espèces zoophages (Langellotto & Denno, 2004) ; ainsi, la présence d'arbres diminue-t-elle la probabilité qu'une seule espèce de ravageur domine la totalité de la communauté (Stamps & Linit, 1997).

Les très rares revues bibliographiques portant sur la dynamique des ravageurs et de leurs ennemis naturels en systèmes agroforestiers (e.g. Rao et al., 2000; Schroth et al., 2000) concernent les régions tropicales mais elles confirment que la forte diversité végétale de ces systèmes leur confèrent une certaine protection vis-à-vis des pullulations de ravageurs et même des maladies cryptogamiques. En systèmes tempérés, seules deux publications de suivis d'insectes ont pu être trouvées. (Naeem et al., 1997) ont observé en parcelles agroforestières, une densité de population de pucerons sur blé et une diversité d'ennemis naturels de pucerons respectivement plus faible et plus importante que dans les parcelles témoins de la même culture. Ils rapportent également que la densité des pucerons inféodés aux espèces d'arbres plantés (et permettant aux auxiliaires de se multiplier avant la pullulation des pucerons du blé), sont plus faibles dans les parcelles agroforestières ayant les plus larges espacements entre les lignes d'arbres. (Peng et al., 1993) ont eux aussi observé, pour une culture identique (pois *Pisum sativum*) une augmentation des auxiliaires dans les parcelles en agroforesterie par rapport à des parcelles conventionnelles, grâce à une plus grande disponibilité en sites d'hivernation et en abris dans le système agroforestier. Pour Stamps & Linit (1997), l'agroforesterie en systèmes tempérés est aussi prometteuse que celle en systèmes tropicaux concernant les objectifs d'augmentation des auxiliaires et de diminution des ravageurs grâce à l'instauration, par le biais des arbres, d'une plus grande diversité de niches et d'une plus grande complexité dans le temps et dans l'espace, que les systèmes de cultures annuelles, même en polyculture.

Les mécanismes de ces régulations biologiques sont à rapprocher de plusieurs théories, notamment de la théorie aire-espèces (Connor & McCoy, 1979) et de la théorie de l'équilibre en biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967) qui stipulent que plus l'espace disponible augmente, plus le taux de colonisation par des organismes augmente et leur taux d'extinction après colonisation diminue, ce qui aboutit à une plus grande diversité spécifique au sein des communautés installées. Une autre théorie participe à l'explication de ces régulations : la théorie énergie-espèces qui suggère une relation directe et positive entre la quantité de biomasse végétale produite et la diversité spécifique des communautés s'installant directement ou indirectement aux dépens de celles-ci (Wright, 1983).

Les voies que peuvent emprunter les mécanismes de régulation font appel à trois types d'interactions entre espèces végétales et arthropodes :

- les interactions primaires : elles concernent les interactions dans lesquelles le premier niveau trophique, à savoir le végétal, est directement acteur à l'encontre du ou des phytophages. Les arbres modifient le microclimat et l'apparence des plantes cultivées et affectent par là le comportement de certains insectes qui voient leur taux de colonisation de la culture augmenter ou diminuer selon les espèces (Cromartie, 1991). Les effets de l'ombre sur les ravageurs et les maladies ont été particulièrement étudiés en cultures de café, de cacao et de thé qui sont naturellement des végétaux de sous-canopée. En conditions de culture industrielle, leur exposition en plein soleil provoque un développement de populations de thrips et de mirides ravageurs, que l'on rencontre également dans les taches de soleil des plantations traditionnelles. En condition trop ombragée, ce sont d'autres ravageurs qui se développent (de même que le champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* qui limite alors ces derniers) (Altieri & Nicholls, 2004a). Les signaux chimiques émis par les cultures agricoles et utilisés par certains ravageurs pour les localiser, sont modifiés en systèmes agroforestiers, voire totalement masqués par ceux des arbres. Ce phénomène est la base d'une stratégie de dissuasion olfactive à l'encontre des ravageurs, provoquant leur diminution dans les cultures plurispécifiques (Risch, 1981) et rejoint ainsi l'hypothèse de la concentration de la ressource (Root, 1973). Une autre forme d'interaction primaire, plus simple à percevoir et à réaliser car plus proche du principe de la lutte chimique contre les ravageurs, concerne les systèmes agroforestiers contenant au

moins une essence ligneuse à action insecticide ou insectifuge. En Chine, une cinquantaine d'espèces d'arbres et d'arbustes de ce type sont couramment implantées à cette fin, parmi elles certaines fournissent des extraits foliaires utilisés pour des traitements insecticides directs (e.g. *Derris* spp. pour la roténone, *Melia azedarach* pour l'azadirachtine...). Ces essences sont souvent installées en bandes dans les parcelles de céréales ou à proximité (Zhang & Olkowski, 1989, in Olkowski & Zhang, 1998).

- les interactions secondaires : elles concernent les interactions dans lesquelles le troisième niveau trophique, à savoir les ennemis naturels des phytophages, est directement impliqué dans la limitation de ces derniers, et relèvent par là de l'hypothèse des ennemis naturels (Pimentel, 1961; Root, 1973). L'objectif ou l'effet du système agroforestier est donc de favoriser les auxiliaires antagonistes des ravageurs. Les exemples sont là aussi nombreux et bien développés en Chine où des systèmes agroforestiers au sens large visent à favoriser par exemple des fourmis prédatrices (*Oecophylla smaragdina*) de ravageurs défoliateurs d'arbres fruitiers, fourmis inoffensives pour les ennemis naturels d'autres ravageurs. Il s'agit du plus vieil exemple de lutte biologique par conservation et gestion des habitats au monde, encore en vigueur aujourd'hui dans les régions d'agriculture traditionnelle après 1700 ans d'utilisation (Huang & Yang, 1987, in Olkowski & Zhang, 1998). Le même principe, avec la même espèce de fourmi, est pratiqué avec succès, vis-à-vis de la quantité et de la qualité des fruits, dans les régions tropicales d'Australie en vergers de noix de Cajou (Peng et al., 1999). D'autres exemples concernent des coccinelles, des chrysopes, des trichogrammes (Olkowski & Zhang, 1998).

- les interactions tertiaires : ces interactions ne concernent pas un niveau trophique supérieur à celui des entomophages, mais mettent en œuvre un système de synergie entre deux espèces d'arbres pour limiter les populations de ravageurs. Ainsi, en plantation de résineux, un mélange de pins et de *Cotinus coggygria* (arbre fixateur d'azote) augmente la teneur du sol en nitrate de 65% et accroît ainsi la résistance des pins aux chenilles défoliatrices. Ces dernières, nourries d'aiguilles de pins issues d'arbres associés à *C. coggygria*, manifestent en effet une baisse de reproduction et une baisse de croissance de 5 à 41% par rapport à celles qui se nourrissent sur des pins en plantation pure (Chen, 1990, in Olkowski & Zhang, 1998).

Encadré 2.4-2. Des oiseaux prédateurs de ravageurs des cultures, sous influence de la gestion des agroécosystèmes

Comme vu dans la section 2.2.1.6. (Les vertébrés prédateurs et le service de contrôle biologique des ravageurs), quelques rares publications scientifiques témoignent de l'efficacité dans le service écologique de contrôle biologique des ravageurs, de certaines communautés d'oiseaux insectivores. Même si très peu de travaux ont également été conduits sur ce sujet, diverses pratiques et modalités de gestion des agroécosystèmes, appréhendables à des échelles réduites ou larges d'organisation de ces derniers, sont susceptibles d'affecter la diversité des communautés d'oiseaux auxiliaires et de ce fait d'affecter potentiellement le niveau d'expression du service de contrôle biologique des ravageurs dont ils sont responsables.

Ainsi, à l'échelle **parcellaire**, la pratique de la culture intercalaire de tournesol au sein de **cultures légumières** conduites en mode Biologique, à raison de deux rangs pour 0,4 ha, a montré une abondance moyenne en oiseaux insectivores plus élevée que sur le témoin, oiseaux ayant également manifesté une activité de chasse d'insectes plus longue sur la parcelle avec les rangs de tournesol que sur le témoin. Les insectes chassés étaient des ravageurs d'importance économique et les légumes n'ont pas été abîmés par les oiseaux (Jones, 2006). En **cultures pérennes**, la pose de nichoirs, à raison de deux par hectare de verger de pommiers, peut permettre l'augmentation de la densité de population de mésange charbonnière *Parus major*, condition préalable indispensable pour éventuellement bénéficier d'un contrôle au moins partiel les populations de carpocapse *Cydia pomonella* (Mols & Visser, 2002). Enfin, toujours à l'échelle parcellaire, le **mode de production** (impliquant des pratiques phytosanitaires spécifiques) détermine lui aussi en partie certaines réponses des communautés d'oiseaux insectivores. Bouvier, Toubon et al. (2005) ont en effet montré dans des vergers de poiriers en France, qu'en mode de production Biologique le nombre moyen de jeunes mésanges charbonnières, à l'âge de l'envol, produit par hectare, est significativement plus élevé qu'en modes de production conventionnel et intégré où les traitements insecticides sont rendus responsables d'une faible densité de proies et donc d'une plus forte compétition intraspécifique entre les oiseaux.

A l'échelle **paysagère**, la diversité des communautés d'oiseaux insectivores apparaît être positivement corrélée au pourcentage de surface occupée par les infrastructures écologiques (Smeding & Joenje, 1999; Jones et al., 2005), de même qu'elle est favorisée par les surfaces en polycultures et cultures associées (Jones et al., 2005).

. Maladies cryptogamiques

Les maladies provoquées par des organismes d'origine tellurique, c'est-à-dire par des organismes qui vivent dans le sol et pénètrent dans la plante au niveau des organes souterrains, provoquent des dégâts importants dans de nombreuses cultures. L'importance de ces dégâts est difficile à chiffrer car le diagnostic de ces maladies est rendu délicat par le fait que nous n'avons pas un accès direct aux organes souterrains des plantes et que les symptômes de fonte de semis, de jaunissement, de flétrissement de la plante peuvent avoir des causes multiples. La fréquence accrue de ces maladies, relevée par de nombreux observateurs est certainement une conséquence de l'intensification de la production agricole et de la simplification des techniques culturales (Alabouvette et al., 2004). Certains travaux suggèrent néanmoins qu'une augmentation de la diversité végétale peut réduire le risque de maladie en régulant l'abondance de la plante hôte (Rudolf & Antonovics, 2005). Les mesures réalisées sur le terrain et les analyses statistiques afférentes confirment que la faible densité de l'hôte, effet secondaire d'une augmentation de la diversité, est le facteur le plus déterminant dans la réduction de la maladie (Mitchell et al., 2002).

Plusieurs mécanismes associés à la diminution de la gravité de la maladie ont été formalisés pour proposer un modèle mathématique dans le cas d'une relation hôte-pathogène sans vecteur (Keesing et al., 2006), Figure 2.4-6 : (a) diminution de la probabilité de rencontre, (b) diminution de la probabilité de transmission par contact direct, (c) diminution du nombre de plantes hôtes, d) guérison de la plante malade, e) mort de la plante infectée.

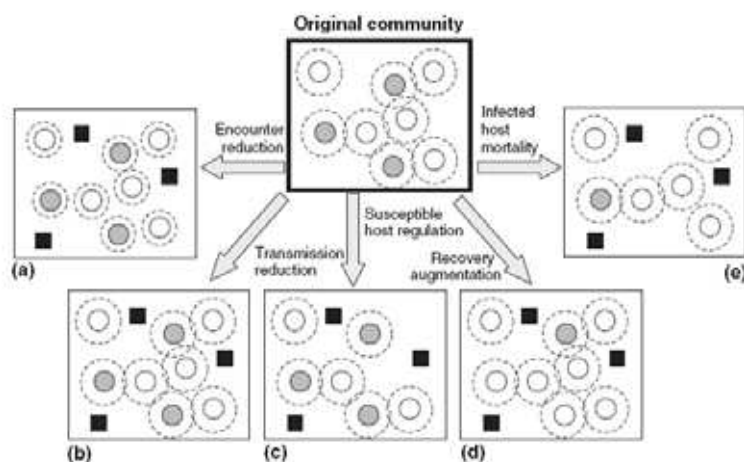


Figure 2.4-6. Conceptual model of the mechanisms by which diversity could reduce disease risk in a specialist host-pathogen system for a nonvector-borne disease (Keesing et al., 2006).

The original community consists of a single species with some individuals infected (filled circles) and some individuals uninfected and therefore susceptible (open circles). Each individual uses a particular home range (dashed lines). The addition of a second species (black squares) could (a) result in a reduction in space use by the host species, thus reducing encounters between susceptible and

infected individuals (encounter reduction); (b) reduce the probability of transmission given encounters, as indicated here by no increase in the number of infected individuals despite contacts that could lead to transmission (transmission reduction); (c) reduce the number of susceptible hosts (susceptible host regulation); (d) increase the rate of recovery of infected individuals, as indicated by some infected individuals becoming uninfected (recovery augmentation); or (e) increase the mortality rate of infected individuals (infected host mortality)

Conclusion - Les maladies d'origine tellurique sont en augmentation du fait de la baisse de la diversité végétale au sein des cultures (en effet les mécanismes notamment de diminution de la probabilité de rencontre, de diminution de transmission par contact direct et de diminution du nombre des plantes hôtes, s'expriment alors moins) et probablement aussi du fait de l'intensification des pratiques agricoles.

2.4.2.3. Pollinisateurs

. Importance de la diversité des communautés végétales à diverses échelles spatiales, pour le maintien du service de pollinisation

Plusieurs mécanismes affectent l'abondance et la diversité des pollinisateurs, mécanismes différant par leur échelle de réalisation et leur origine anthropique directe ou indirecte. De ce fait, il est possible de distinguer une approche écologique de ces mécanismes, d'une approche plus appliquée à la gestion des agroécosystèmes.

Approche écologique - Quelques travaux théoriques récents suggèrent que la diversité des communautés végétales influe sur le service de pollinisation via des effets sur les communautés d'animaux pollinisateurs. Ainsi, Fortuna et Bascompte (2006) analysent l'impact de la dégradation des habitats et de l'extinction des espèces végétales sur le fonctionnement des réseaux plantes-pollinisateurs. Il existe un seuil en deçà duquel le service de pollinisation n'est plus assuré, et le relativement bon fonctionnement de ce service dépend principalement du maintien dans le milieu d'espèces végétales très généralistes et abondantes. Les communautés végétales sont soumises à d'autres modifications d'origine anthropique. C'est par exemple le cas des introductions accidentelles d'espèces végétales qui deviennent invasives. Ces espèces invasives s'intègrent relativement bien dans le réseau d'interactions plantes-pollinisateurs et elles sont préférentiellement visitées par les pollinisateurs les plus généralistes (Memmott & Waser, 2002). Ainsi, une approche expérimentale montre que les communautés végétales comportant une espèce introduite sont en moyenne plus visitées par les pollinisateurs, mais cette fréquence accrue de visite perturbe les réseaux de transfert de pollen, et pourrait à long terme compromettre la reproduction des espèces végétales indigènes (Lopezaraiza-Mikel et al., 2007).

Cependant, maintenir des espèces végétales généralistes dans le milieu ne serait pas toujours suffisant pour assurer la pérennité du service de pollinisation. Ainsi, les changements climatiques sont susceptibles d'avoir des effets négatifs importants sur les pollinisateurs (Warren et al., 2001) via un impact fort sur la phénologie de floraison des communautés végétales. Une approche par modélisation (Memmott et al., 2007) montre que les changements climatiques induiront vraisemblablement des chevauchements importants dans les phénologies de floraison. Ceci aboutirait à un allongement de la période où aucune espèce n'est en fleur, donc où aucune ressource alimentaire (pollen, nectar) n'est disponible pour les animaux pollinisateurs. Entre 17 et 50% des espèces de pollinisateurs verraient leurs ressources alimentaires affectées, ce qui se solderait par l'extinction de bon nombre de pollinisateurs et un effondrement du réseau de pollinisation.

La diversité des types floraux présents dans les communautés végétales semble également importante pour le maintien d'une communauté diversifiée de pollinisateurs (Fontaine et al., 2006). Ainsi, certaines espèces auront des morphologies florales offrant à tous les pollinisateurs un accès facile aux récompenses florales (pollen, nectar) ; d'autres morphologies florales ne seront efficacement butinées que par des pollinisateurs très spécialisés. La grande majorité de ces données souligne, sur un plan écologique, l'importance de la diversité des communautés végétales dans le bon fonctionnement des services de pollinisation. Mais cette diversité doit pouvoir s'exprimer à plusieurs niveaux : diversité des espèces de plantes, diversité des structures florales, et diversité de la qualité et de la quantité des ressources florales (pollen, nectar) offertes aux pollinisateurs (Potts et al., 2004). De plus, des travaux récents ont également montré que la diversité végétale peut aboutir à des interactions positives de facilitation entre plantes (Feldman et al., 2004) : des espèces florales proches génétiquement avec une floraison synchrone peuvent augmenter localement l'attraction des pollinisateurs (ce qui s'apparente à l'effet Allee). Mais Ghazoul (2006) a présenté d'autres mécanismes de facilitation pour des espèces florales contrastées. Ainsi l'attraction complémentaire entre espèces végétales augmente la diversité des ressources disponibles et élargit le spectre des pollinisateurs.

Approche appliquée à la gestion des agroécosystèmes - Les pratiques de gestion des agroécosystèmes ont un impact fort sur la biodiversité des pollinisateurs et le fonctionnement des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs (Fahrig, 2003; Steffan-Dewenter, 2003) et **la biodiversité des pollinisateurs apparaît aujourd'hui comme une ressource majeure d'une agriculture performante et durable**. L'uniformisation des paysages agricoles ne permet plus à différentes espèces de pollinisateurs, ayant des exigences variables, de coexister (Klein et al., 2003). Par exemple, les différents bourdons ont des exigences précises mais qui diffèrent entre espèces, en ce qui concerne leurs sites de nidification (Kells & Goulson, 2003). De plus, la croissance des colonies de pollinisateurs et le maintien d'une densité de population optimale nécessitent souvent des habitats diversifiés, en termes de densité et de diversité des ressources florales (Goulson et al., 2002). Il est ainsi nécessaire aujourd'hui de préserver des habitats peu ou pas anthropisés (Ockinger & Smith, 2007) et de réfléchir aux modes de gestion des écosystèmes qui permettront la préservation de la pollinisation en tant que service écosystémique. En effet, certaines conduites culturelles affectent négativement les interactions plantes-pollinisateurs au travers des traitements phytosanitaires et des changements de pratiques engendrant des communautés

végétales moins diversifiées (Banaszak, 1995). Par exemple, dans les écosystèmes méditerranéens, les oliveraies encore en activité contiennent des communautés de pollinisateurs bien plus diverses que les oliveraies non gérées, dont les communautés de fleurs se sont appauvries à cause du développement de végétaux pérennes ligneux (Potts et al., 2006). D'autres paramètres peuvent également influencer sur la diversité des communautés végétales, donc indirectement sur les réseaux de pollinisation. Par exemple, bon nombre d'écosystèmes, agricoles ou naturels, sont soumis à des feux (d'origine anthropique ou non) ou à des niveaux d'herbivorie intenses (via le pâturage par des herbivores domestiques par exemple). Des approches expérimentales montrent que les brûlis favorisent à moyen terme l'augmentation de la biodiversité des communautés végétales, et donc celle des pollinisateurs via la diversification qualitative et quantitative des ressources en nectar (Potts et al., 2003). De même, une pression d'herbivorie modérée favorise la diversité des communautés végétales, donc celle des communautés de pollinisateurs (Vulliamy et al., 2006). Enfin, certaines approches expérimentales, qui visent à restaurer des milieux agricoles dégradés via la remise en place de pratiques de gestion traditionnelles, permettent de reconstituer des réseaux efficaces de pollinisation (Forup & Memmott, 2005), réseaux qu'il est important de reconstituer à grandes échelles (Goulson, 2003; Bullock et al., 2007; Klein et al., 2007; Kremen et al., 2007) en manipulant des communautés de plantes dans le paysage (Kremen et al., 2007).

Plus directement, la pratique culturale la plus couramment employée est l'introduction de colonies d'abeilles domestiquées par les producteurs à proximité de parcelles cultivées pour compléter la pollinisation effectuée par la faune locale (Free, 1993; Carreck et al., 1997; Delaplane & Mayer, 2000; Velthuis & van Doorn, 2006). Les cas d'introduction les plus connus concernent l'abeille domestique (*Apis mellifera*) avec de nombreuses études scientifiques qui en ont évalué l'impact en relation avec d'autres pratiques comme les choix variétaux, les espacements entre les rangs ou la densité des plantes pollinisatrices dans les vergers de fruitiers (McGregor, 1976; Free, 1993). L'autre espèce d'abeille élevée à grande échelle principalement pour la pollinisation des cultures sous serre est le bourdon terrestre, *Bombus terrestris*. Quelques élevages industriels en produisent plus d'un million de colonies par an (Velthuis & van Doorn, 2006). Ensuite, on retrouve quelques pratiques telles que l'introduction de cocons d'abeilles solitaires comme l'abeille coupeuse de feuille (*Megachile rotundata*) sur luzerne aux Etats-Unis. Mais cette stratégie actuelle de pollinisation des cultures est très vulnérable car elle repose presque exclusivement sur seulement deux espèces domestiquées : l'abeille domestique avec le cheptel apicole et le bourdon terrestre avec l'achat de colonies d'élevage. De plus, ces deux espèces sont en déclin, ce qui a contribué à exposer la vulnérabilité du 'tout abeille domestique' pour polliniser les cultures en plein champ.

Conclusion - La diversité des communautés végétales, entraînant une augmentation de la diversité des structures florales, de la qualité et de la quantité des ressources trophiques (pollen, nectar) et des microhabitats pour la reproduction et l'hivernation, augmente la diversité des ressources disponibles et in fine élargit le spectre des pollinisateurs, ce qui améliore le service de pollinisation. Mais plusieurs facteurs affectent les communautés de plantes et donc le fonctionnement du réseau, comme la dégradation des habitats, les changements climatiques, les espèces invasives, les feux, les pratiques agricoles (disparition des milieux semi-naturels interstitiels, traitements phytosanitaires, embroussaillage) et des niveaux d'herbivorie intenses. A court terme, l'introduction de colonies d'abeilles domestiquées est une solution palliant cette dégradation du fonctionnement du réseau d'interactions plantes-pollinisateurs, mais à moyen et long termes, la restauration des milieux agricoles dégradés via la manipulation des communautés de plantes dans le paysage et la remise en place de pratiques de gestion traditionnelles, permettent de reconstituer des réseaux efficaces de pollinisation à large échelle.

. Importance de la diversité des communautés de pollinisateurs sur le service de pollinisation des cultures

Certaines études sur les cultures ont cherché à faire la part de pollinisation quantitative et qualitative effectuée par certaines espèces des guildes de pollinisateurs (Herrera, 1987; Herrera, 1989) et de nombreuses études ont cherché à comparer l'activité pollinisatrice de pollinisateurs entre eux (Wallace et al., 1996; Thomson, 2001; Kremen et al., 2002; Ricketts et al., 2004). Pour permettre ces

comparaisons, les auteurs ont utilisé des critères portant sur l'activité pollinisatrice. La plupart du temps, ces comparaisons sont effectuées vis-à-vis de l'abeille domestique. Cette opposition quasiment systématique vis-à-vis d'*A. mellifera* doit provenir de son statut d'abeille "domestiquée". En plus de son utilisation pour la production de miel et de cire, l'abeille domestique a été utilisée par l'Homme comme pollinisateur de la majorité des espèces cultivées entomophiles (McGregor, 1976; Free, 1993).

Au-delà de la comparaison des performances pollinisatrices des diverses espèces, est apparue la notion de complémentarité entre elles. Ainsi, un certain nombre d'hypothèses sont apparues pour justifier l'importance de la diversité des communautés d'insectes pollinisateurs. Premièrement, les populations d'abeilles natives peuvent polliniser des espèces végétales sauvages ou cultivées qui ne peuvent être pollinisées par les abeilles domestiques (Ricketts et al., 2004). C'est le cas de la tomate *Lycopersicon esculentum* dont la fleur dépourvue de nectar doit être vibrée (pollinisation vibratile) pour assurer le dépôt du pollen sur le stigmate. L'abeille domestique est morphologiquement incapable d'effectuer ce vibrage au contraire des bourdons, ce qui a conduit au développement de l'élevage du bourdon terrestre (Velthuis & van Doorn, 2006). Chez le fruit de la passion *Passiflora edulis*, l'abeille domestique visite les fleurs mais ne les pollinise pas et son action est néfaste à la pollinisation par les abeilles charpentières *Xylocopa* spp. qui en sont normalement les meilleures pollinisatrices (Nicodemo & Nogueira-Couto, 2004).

Ainsi, quelques études tendent à montrer, dans des cas où abeilles domestiques et abeilles sauvages sont directement en compétition, que la biodiversité des pollinisateurs apparaît comme un facteur d'augmentation de la production pour les cultures entomophiles (Klein et al., 2002). Sur fraisier (*Fragaria x ananassa*), espèce autofertile, abeilles sauvages et abeille domestique ont un comportement de butinage différent mais complémentaire au sein d'une fleur, de sorte que le taux de pollinisation maximum est obtenu en présence des deux types d'abeilles (Chagnon et al., 1993). En vergers d'amandiers (*Prunus amygdalus*), avec les variétés auto-incompatibles traditionnelles, on a obtenu une fructification supérieure lorsque bourdons terrestres (*Bombus terrestris*) et abeilles domestiques étaient présents ensemble, comparé à la partie du verger où seule l'abeille domestique était présente, et ce même lorsque la densité d'abeilles domestiques était 50% plus élevée qu'en présence des bourdons (Dag et al., 2006). Enfin chez le tournesol (*Helianthus annuus*) en production de semence hybride, le taux de fructification des capitules mâle stérile (MS) est étroitement corrélé avec la population totale d'abeilles domestiques et sauvages (Degrandi-Hoffman & Watkins, 2000) et la présence d'abeilles sauvages améliore jusqu'à 5 fois l'efficacité pollinisatrice individuelle des abeilles domestiques (Greenleaf & Kremen, 2006). Les mécanismes exacts qui conduisent à ces résultats ne sont pas encore bien établis, mais il semble que la compétition entre différentes espèces d'abeilles se traduise par une plus grande mobilité des individus, abeille domestique comprise, entre les différentes lignées et aussi que l'abeille domestique puisse contribuer à disperser le pollen déposé en grande quantité par certaines abeilles sauvages.

En vergers de caféiers en Indonésie, où le taux de fructification est significativement corrélé à la diversité spécifique des abeilles et non avec leur abondance totale sur la culture (voir section 2.2.1.5.) (Klein et al., 2003), se pose la question du mécanisme de l'influence positive de la biodiversité de cette guild de pollinisateurs sur les espèces cultivées. Pour Klein, Steffan-Dewenter et al. (2003), ce résultat est dû à une différence qualitative de pollinisation. Ainsi, les auteurs donnent plusieurs hypothèses mises en opposition avec l'efficacité pollinisatrice de l'abeille domestique : (i) les abeilles sauvages présenteraient un comportement de butinage diminuant la geitonogamie, (ii) les abeilles sauvages rentreraient mieux en contact avec le stigmate et donc déposeraient plus de pollen, (iii) certaines abeilles sauvages sont mieux adaptées à certaines espèces cultivées et les pollinisent mieux. A cela, on peut ajouter que la diversité des périodes d'activité des pollinisateurs permet de garantir une meilleure stabilité de la pollinisation des espèces florales au cours de l'année (Kremen et al., 2002; Ricketts et al., 2004) et qu'une pollinisation spatio-temporelle plus homogène permet une diminution de la variabilité de la fructification des cultures (Klein et al., 2003). Le troisième argument de Klein, Steffan-Dewenter et al. (2003) reçoit le plus d'échos favorables puisque de nombreuses espèces d'abeilles sauvages ont une efficacité pollinisatrice individuelle plus élevée que l'abeille domestique pour une large gamme de cultures (Westerkamp, 1991; Bosch, 1994; Vicens & Bosch, 2000; Westerkamp & Gottsberger, 2000; Bosch et al., 2006).

Par ailleurs, les méthodes modernes de sélection végétale ainsi que la production de semences hybrides d'un nombre croissant d'espèces, requièrent de plus en plus d'avoir accès à un large éventail d'espèces d'insectes pollinisateurs et il est impossible a priori de savoir lesquels seront nécessaires à l'industrie semencière de demain. Ainsi la sélection récurrente pour la sélection du haricot *Phaseolus vulgaris* ne peut être envisagée qu'en présence de bourdons (Wells et al., 1988), de même que la production de semence de pomme de terre *Solanum tuberosum* (Batra, 1993) ou encore la production de semence de trèfle violet tétraploïde *Trifolium pratense* en plein champ (Clifford & Scott, 1989). Chez une culture maraîchère majeure comme la laitue, *Lactuca sativa*, l'un des seuls obstacles qui demeure pour la production de semence hybride est la pollinisation (Curtis et al., 1996) : ni l'abeille domestique ni les bourdons ne visitent les capitules de cette espèce entomophile et seuls des abeilles sauvages terricoles et solitaires de quelques familles (Halictidae, Melittidae) transportent le pollen des plantes mâle-fertiles aux plantes mâle-stériles.

Conclusion - Au-delà de l'inégalité des performances pollinisatrices des diverses espèces d'insectes pollinisateurs, c'est la complémentarité entre espèces qui est importante, notamment entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Du fait de la compétition, tous les individus en présence sont plus mobiles et dispersent mieux le pollen et diminueraient la geitonogamie. Une plus forte richesse spécifique de pollinisateurs garantirait de plus un plus grand étalement des périodes d'activité et donc une pollinisation plus homogène dans le temps. De plus, de nombreuses abeilles sauvages ont une efficacité pollinisatrice individuelle plus élevée que l'abeille domestique pour une large gamme de cultures. Enfin, les méthodes modernes de sélection végétale ainsi que la production de semences hybrides d'un nombre croissant d'espèces, requièrent de plus en plus d'avoir accès à un large éventail d'espèces d'insectes pollinisateurs et il est impossible a priori de savoir lesquelles seront nécessaires à l'industrie semencière de demain.

2.4.2.4. Pédofaune

Contrairement aux espèces végétales, on ne peut pas influencer directement sur la composition spécifique des communautés d'organismes du sol à moins de réaliser des inoculations. Les méthodes d'action pour favoriser les activités de la pédofaune qui sous-tendent les services écologiques sont donc indirectes. Comment piloter les organismes du sol pour qu'ils fournissent les meilleurs services ? L'abondance des organismes du sol et également la richesse spécifique et fonctionnelle de ces organismes dans les parcelles agricoles peut être réduite par certaines pratiques ; elle peut également être augmentée par d'autres. Toutefois compte tenu de la grande diversité des organismes du sol, tous les organismes ne sont pas favorisés par les mêmes pratiques (voir Chapitre 1).

On peut considérer que pour améliorer le fonctionnement biologique du sol, afin que certains services écologiques puissent être garantis par les organismes du sol, différents éléments favorables à leur installation (s'ils avaient disparus) ou à leur développement (s'ils étaient en densité faible) peuvent être mis en œuvre. Ces éléments, qui découlent des résultats décrits au Chapitre 1, sont détaillés dans la section suivante (2.4.3.). Il s'agit de manière générale des pratiques à l'échelle de la parcelle qui favorisent la biomasse, l'activité et éventuellement la richesse fonctionnelle et spécifique de la faune du sol, de la rotation culturale incluant en particulier des prairies, et à l'échelle du paysage de la diversité du mode d'usage (prairies / cultures permanentes / plantations / bois / vignes) et des types de cultures, et de manière générale d'éviter l'homogénéité des systèmes de culture dans le temps (monoculture) et dans l'espace (éviter les spécialisations régionales).

Conclusion : Favoriser les services écologiques rendus par la faune du sol demande de piloter l'abondance et la diversité fonctionnelle des différents groupes taxinomiques ou fonctionnels impliqués dans différents services (voir synthèse 2.3). A l'échelle de la parcelle, le travail du sol, sa couverture et l'apport de matière organique sont essentiels, ainsi que la réduction de l'emploi des pesticides. A l'échelle du paysage, il est nécessaire d'éviter l'homogénéité des systèmes de culture dans le temps et dans l'espace.

2.4.3. Modifications des relations biodiversité – fonctions / services des écosystèmes par la gestion et autres effets anthropiques

Cette section amorce une discussion de comment la gestion, via ses effets sur la biodiversité et/ou sur le fonctionnement des écosystèmes, peut moduler les relations entre biodiversité et services des écosystèmes.

2.4.3.1. Effets de la fertilisation

. Diversité végétale et efficience de la productivité primaire

La fertilisation est sans discussion le déterminant le plus fort de la productivité primaire. Elle augmente la productivité primaire mais réduit aussi la diversité des communautés végétales (voir Chapitre 1), ce qui conduit à une relation négative apparente entre productivité et diversité (Figure 2.4-7) (Schmid 2002). Cependant, si des communautés riches en espèces peuvent être maintenues sur des sols fertiles elles sont systématiquement plus productives que des cultures mono-spécifiques ou des systèmes simplifiés (Balvanera et al., 2006). La raison de cette plus forte productivité pourrait être la sélection d'espèces particulièrement productives dans les milieux fertiles (Al-Mufti et al., 1977), et donc la présence d'effets d'échantillonnage plutôt que d'effets de la richesse spécifique en tant que telle (Fridley, 2001). Une expérimentation utilisant des espèces de prairie majoritairement annuelles et rudérales a en effet montré que l'augmentation de rendement due à la richesse spécifique augmentait avec la fertilité, alors qu'à plus faible fertilité les mélanges riches en espèces étaient moins productifs que les cultures monospécifiques des espèces les composant, et que ces effets pouvaient s'expliquer par les stratégies fonctionnelles des espèces dominantes selon le niveau de fertilité (Fridley, 2002).

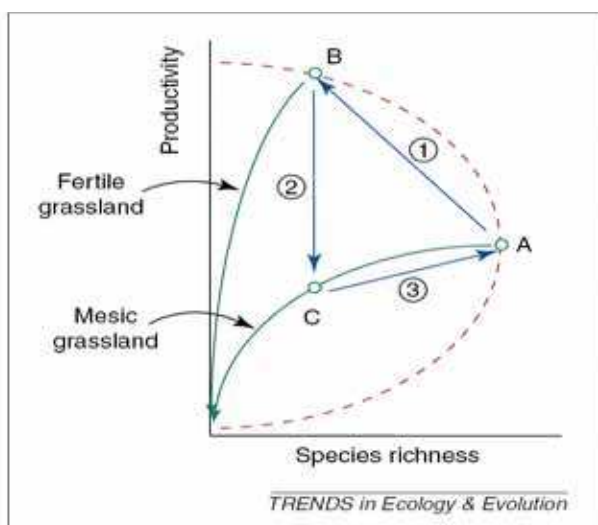


Figure 2.4-7. Relation entre la richesse spécifique végétale et la productivité de prairies selon différentes trajectoires de gestion. (1) L'intensification de prairies mésiques naturellement riches en espèces (A) induit une perte d'espèces et une augmentation de production (B). L'extensification (2) réduit la fertilité et la mais ne restaure pas automatiquement la richesse spécifique initiale si les espèces ont été perdues du pool régional. Le point C peut aussi être simulé expérimentalement par suppression d'espèces. Seule la restauration (3) pourra alors augmenter la richesse spécifique et ainsi la production (d'après Schmid, 2002).

La plus forte productivité de mélanges riches en espèces en conditions fertiles a été observée dans un certain nombre d'expérimentations en écologie (Reich et al., 2001; Fridley, 2002; He et al., 2002; Fridley, 2003), mais son applicabilité pour augmenter l'efficience de la production de systèmes agricoles n'a pas été explorée (Schmid & Hector, 2004). Ainsi, il reste aujourd'hui un doute quant à la durabilité de prairies permanentes riches en espèces dans des milieux fertiles. Dans une expérimentation récente manipulant simultanément la diversité végétale et la gestion d'une prairie humide les effets de la richesse spécifique sur la productivité étaient d'amplitude similaire à ceux de la fertilisation (Weigelt & Scherer-Lorenzen, données non publiées).

Conclusion - En pratique, la fertilisation peut surtout favoriser des espèces ou des génotypes productifs dont la présence dans des mélanges pluri-spécifiques (pluri-variétaux) peut au moins sur le court terme augmenter l'efficience de la production. La difficulté à maintenir des couverts riches en espèces sous fertilisation importante est également un obstacle à l'utilisation des éventuels bénéfices de cette diversité pour les services des écosystèmes.

. Diversité de la pédofaune et services intrants

Les analyses du Chapitre 1 ont montré que la biodiversité de la faune du sol était particulièrement sensible au type de fertilisation, avec une perte importante de diversité liée à l'utilisation intensive d'engrais de synthèse. Inversement, l'apport de **matière organique** permet l'établissement et le maintien d'une pédofaune importante, en termes de biomasse, d'activité et éventuellement de richesse fonctionnelle et spécifique. Il est nécessaire pour qu'ils exercent leurs fonctions intervenant dans les services de stabilité du sol, de disponibilité en eau pour les cultures, et du maintien de la fertilité, que les organismes du sol puissent disposer d'une matière organique dans le sol suffisante d'où l'importance fondamentale des fertilisants et des amendements organiques.

Conclusion - Les activités de la faune du sol et les bénéfices de sa biodiversité pour les services intrants sont fortement dépendants de l'apport de matière organique, et inversement sont fortement pénalisées par une fertilisation minérale intensive.

. Diversité des microorganismes du sol et services intrants

Les effets de la fertilisation sur la diversité des microorganismes du sol dépendent de son caractère minéral ou organique. La fertilisation minérale conduit à réduire la diversité et défavorise la microflore. En particulier, les apports de P ou de N à la plante vont inhiber voire empêcher la réalisation des symbioses bactériennes ou mycorhiziennes. Les conséquences affectent la plante qui reste dépendante de la fourniture ponctuelle d'éléments fertilisants d'origine anthropique alors que les symbioses réalisées ont un caractère durable. L'absence de cette réalisation affecte également le développement des populations microbiennes concernées. A l'inverse, la fertilisation organique stimule le développement de la microflore et privilégie successivement les populations microbiennes impliquées dans la décomposition, la réorganisation et la minéralisation, que ces populations appartiennent à des communautés bactériennes ou fongiques. Il y a donc un entretien de la diversité fonctionnelle liée aux cycles biogéochimiques, diversité fonctionnelle assurée par une diversité taxinomique qui peut être variable compte tenu du caractère redondant des fonctions impliquées.

Conclusion : En pratique, comme pour la faune du sol les effets de la fertilisation dépendent de sa nature. La réduction des symbioses bactériennes ou mycorhiziennes par la fertilisation minérale conduit à une réduction des services écologiques de fourniture de ressources, alors que la fertilisation organique privilégie les composantes fonctionnelles de la diversité microbienne impliquées dans les cycles biogéochimiques, et donc les services de maintien de la fertilité, de stabilité des sols, ainsi que la régulation du climat via la séquestration du carbone.

. Diversité des arthropodes auxiliaires et contrôle des ravageurs

Peu d'études ont analysé les effets de la fertilisation sur la structure des communautés d'ennemis naturels des ravageurs des cultures et donc indirectement sur l'intensité du service écologique de contrôle de ces derniers.

Quelques résultats montrent des effets négatifs sur la diversité et l'intensité de contrôle biologique exercé par des communautés d'auxiliaires parasitoïdes, essentiellement d'une fertilisation azotée par rapport à un état naturel renfermant les mêmes espèces végétales sauvages, mais aussi de niveaux élevés de cette fertilisation par rapport à des niveaux plus faibles (Chen & Welter, 2002; Chen & Welter, 2005). Ces effets négatifs peuvent ne se manifester qu'à partir d'un certain seuil au-delà duquel la diversité des communautés d'auxiliaires est diminuée, alors qu'en deçà ce service écologique peut être amélioré par l'augmentation d'abondance d'une ou de quelques espèces favorisée(s) par une augmentation de la ressource en proies ou hôtes. Ce cas de figure a été observé chez les carabes suite à des apports de lisier augmentant la ressource en proies alternatives à ces derniers (Raworth et al., 2004), mais le même phénomène peut potentiellement s'observer chez d'autres groupes d'auxiliaires notamment aphidiphages suite à un apport d'engrais azoté minéral favorisant les pucerons notamment (Hasken & Poehling, 1995; Duffield et al., 1997). Dans ce dernier cas, les effets bénéfiques sur les auxiliaires et sur le service écologique rendu, ne seront visibles que de façon différée à court ou moyen terme sur une autre culture ou parcelle bénéficiant de l'arrivée massive d'auxiliaires s'étant multipliés

grâce aux ravageurs favorisés par un certain niveau de fertilisation minérale (Carena & Glogoza, 2004). A court terme et sur la culture recevant la fertilisation, les effets de celle-ci sont négatifs non pas sur les auxiliaires eux-mêmes mais vis-à-vis de la stabilité de l'efficacité de la production primaire, puisque les ennemis naturels non encore favorisés dans leur descendance, ne peuvent contenir les ravageurs favorisés par le premier niveau trophique (Funderburk et al., 1994).

Ces effets positifs à moyen et long termes de la fertilisation minérale (essentiellement azotée) des cultures sur certaines espèces d'auxiliaires, apparaissent paradoxalement nettement visibles avec la diminution sensible et généralisée du recours à cette pratique agricole, comme en atteste, depuis quelques années, la baisse généralisée d'abondance de la coccinelle *Coccinella septempunctata* en République Tchèque suite au passage à l'économie de marché (Bianchi et al., 2007). Dans un autre pays, la Roumanie, ou au contraire les pratiques agricoles ont suivi ces dernières années la tendance inverse (augmentation des quantités d'engrais azotés, phosphatés et potassiques épandus), les communautés d'auxiliaires zoophages ont vu leur richesse spécifique s'appauvrir avec disparition localement des espèces de Chrysopidae les plus sensibles et augmentation de l'abondance des espèces les plus anthropophiles grâce à l'augmentation de la ressource en proies (pucerons des grandes cultures) (Deutsch et al., 2005).

Les effets à long terme de cette baisse de richesse spécifique des communautés d'auxiliaires (disparition des espèces les plus sténoèces et spécialisées) et d'augmentation d'abondance de quelques espèces plus généralistes et anthropophiles, ne sont toutefois pas connus, mais des effets négatifs de "débordement" de ces communautés généralistes, notamment si les espèces manifestent des capacités de dispersion sur de grandes distances, dans les écosystèmes (semi)naturels où elles viendraient en concurrence avec les premières espèces ayant déjà disparu des agroécosystèmes intensifs, sont envisageables (Tschamntke et al., 2005).

Conclusion : Bien que rares, des études montrent des effets globalement négatifs de la fertilisation (essentiellement azotée) des cultures sur la diversité des communautés d'auxiliaires zoophages, mais des effets positifs sur quelques espèces anthropophiles sont également observés, effets différés dans le temps et dans l'espace (ce sont d'autres parcelles qui bénéficient du service écologique ainsi promu). Les effets à long terme sur le service de contrôle biologique de cette baisse de richesse spécifique des communautés d'auxiliaires par disparition des espèces les plus spécialistes, et d'augmentation d'abondance de quelques espèces plus généralistes, ne sont toutefois pas connus.

2.4.3.2. Effets des perturbations de la végétation et du sol

. Diversité végétale

A notre connaissance, aucune étude publiée n'a analysé les interactions entre les effets des perturbations et les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Sur la base des théories écologiques exposées au Chapitre 1, on sait que les perturbations de la végétation (p.ex. fauche, pâturage) et du sol permettent d'augmenter la diversité des espèces présentes dans une prairie, en particulier lorsqu'elles sont d'intensité modérée. Par conséquent, ces perturbations devraient bénéficier aux services écologiques dépendant de la richesse spécifique : le maintien de la fertilité des sols (en particulier via l'augmentation de l'abondance des légumineuses), le contrôle des invasions, l'efficacité de la production primaire, la qualité des fourrages (effet indirect via le maintien d'espèces particulières), et dans certains cas la régulation du climat via la séquestration du carbone. Tout comme dans le cas de la fertilité, il restera cependant difficile de séparer les effets directs de la perturbation des effets de la diversité spécifique.

L'intensité et la taille des perturbations doivent aussi influencer le choix de la diversité génétique à utiliser pour des opérations de restauration (Lesica & Allendorf, 1999). Pour des perturbations intenses et localisées comme celles causées par le travail du sol ou des travaux de terrassement, il est recommandé d'utiliser des cultivars adaptés à ces conditions particulières, dont la fourniture des services sera donc directement liée à leur identité et leurs traits fonctionnels. Pour des perturbations d'intensité plus faible, comme celles de la gestion des prairies, l'utilisation de génotypes localement

adaptés est recommandée (voir aussi Bischoff et al., 2006). La fourniture de services dépendra alors de la diversité génétique locale. Enfin, seul le cas de perturbations intenses et de grande taille, touchant par exemple l'ensemble du paysage (réhabilitation de friches industrielles ou de mines ; pistes de ski ; restauration après une catastrophe naturelle) justifie l'emploi de mélanges diversifiées de génotypes et l'utilisation de génotypes plastiques afin de garantir l'implantation et la stabilité du recouvrement face aux aléas climatiques (Lesica & Allendorf, 1999).

Conclusion - les perturbations de la végétation et du sol permettent d'augmenter la diversité des espèces présentes dans une prairie, en particulier lorsqu'elles sont d'intensité modérée. Par conséquent, ces perturbations devraient bénéficier aux services écologiques dépendant de la richesse spécifique. Tout comme dans le cas de la fertilité, il restera cependant difficile de séparer les effets directs de la perturbation des effets de la diversité spécifique. L'intensité et la taille des perturbations doivent aussi influencer le choix de la diversité génétique à utiliser pour des opérations de restauration.

. Effets sur les services impliquant la faune du sol

La présence d'une **couverture du sol** une grande partie de l'année garantit des conditions de température et d'humidité plus tamponnées que le sol nu, qui sont favorables aux organismes du sol. Cette couverture est obtenue par des couvertures végétales vives, des intercultures, des bandes enherbées, et donc inversement réduite par les opérations de perturbations de la végétation. Lorsque la couverture végétale est exportée par la récolte, ces effets peuvent être remplacés par un apport de matière organique exogène, ou par les résidus de récolte non enfouis.

La biodiversité de la pédofaune impliquée dans les services intrants est favorisée par un **travail du sol** plus superficiel, moins fréquent, afin d'éviter une mortalité directe ou une compaction du sol défavorable (voir Chapitre 1).

Conclusion : De manière générale, les pratiques maintenant une couverture du sol vivante ou à défaut la remplaçant par de la matière organique morte, ainsi qu'un travail du sol superficiel et moins fréquent favorisent la biodiversité et l'activité de la pédofaune favorables pour les services intrants.

. Effets sur les services impliquant la diversité des arthropodes

Etant donné que les relations entre espèces végétales et arthropodes sont en général relativement précises et constantes (Nentwig, 1992; Nentwig, 1998; Burgio et al., 2004), les effets de la perturbation de la végétation ont des conséquences très variables sur les communautés d'auxiliaires zoophages en fonction de la nature du couvert végétal en place avant la perturbation et du groupe d'espèces auxiliaires considérées.

Il est possible de déduire que toute action qui supprimera temporairement ou définitivement les ressources trophiques ou physiques contenues dans une formation végétale renfermant des auxiliaires zoophages (telles que les Beetle banks, les bandes fleuries, les haies, les simples bords de champs et fossés etc. ; cf. Chapitre 1 et Chapitre 2, section 2.4.3.4. Effets sur les services de la restauration de la biodiversité), aura des répercussions négatives sur la ou les populations de ces derniers. Ce principe est d'ailleurs mis en application dans la gestion de certaines infrastructures écologiques (fauche ou taille le plus souvent) afin qu'elles ne retiennent pas les auxiliaires une fois qu'ils s'y sont multipliés et qu'ils soient ainsi incités à se déplacer au sein de la culture lorsque celle-ci renferme des proies ressources pour eux (Gange & Llewellyn, 1989; Corbett, 1998; Ostman, 2004).

L'acte de récolte de la culture est également une forme de perturbation apportée à la végétation et si des auxiliaires sont toujours présents sur celle-ci à ce moment, les pertes en auxiliaires peuvent être considérables. Bien que non étudié car se produisant très rarement (les auxiliaires ayant généralement déjà quitté la culture au moment de la récolte qui se fait souvent à un stade n'étant plus attractif pour les ravageurs, de la phase végétative au moins), il est fréquemment observé que les céréales à paille sont moissonnées alors que de très nombreuses pupes (ou nymphes : stade immobile et transitoire entre la larve et l'adulte) d'une espèce de diptère Syrphidae prédateur des pucerons (*Sphaerophoria scripta*) se trouvent encore sur les épis (Sarhou, non publié).

Les conséquences pour les auxiliaires des perturbations apportées au niveau du sol sont beaucoup moins bien connues, mais très probablement aussi beaucoup moins fréquentes. Quelques exemples sont néanmoins répertoriés mais pour ainsi dire non pris en compte dans la gestion des itinéraires techniques des cultures. Ainsi, plusieurs études ont montré que les parasitoïdes des méligèthes du colza, hivernant au stade larvaire dans le sol de la parcelle ayant été en colza, accusent une mortalité de 50 à 100% suite aux divers travaux du sol effectués entre la récolte du colza et l'installation de la culture suivante (Winfield, 1963; Nilsson, 1985; Hokkanen et al., 1988; Nilsson, 2003). Ici aussi, la cessation du travail du sol en semis direct intégral prouve, de par l'augmentation de la diversité des prédateurs polyphages épigés et l'amélioration qui s'en suit du service écologique de contrôle des ravageurs des cultures et de certaines graines d'adventices (Kendall et al., 1991; Menalled et al., 2007), que le travail du sol nuit aux communautés des arthropodes auxiliaires épigés et à leur activité régulatrice. Toutefois, toutes les espèces d'auxiliaires épigés ne réagissent pas de la même façon et il est important de considérer alors les traits de vie des espèces pour mieux apprécier les impacts, au moins potentiels, des perturbations apportées au sol sur ces organismes (Tonhasca, 1993).

Conclusion - Toute action (un entretien de bord de champ comme une récolte de culture) qui supprime temporairement ou définitivement les ressources trophiques ou les simples supports physiques contenus dans une formation végétale renfermant des auxiliaires zoophages, et dont ils profitent, nuit à ces derniers et à leur fonction de régulation des ravageurs, mais permet également parfois un "pilotage" de leurs déplacements vers les cultures lorsqu'il s'agit d'actions particulières de gestion d'infrastructures écologiques. Les perturbations apportées au niveau du sol sont moins susceptibles de nuire aux arthropodes auxiliaires zoophages en général, excepté le groupe des prédateurs épigés et certains auxiliaires hypergés effectuant une partie de leur cycle dans le sol.

2.4.3.3. Interactions avec la protection chimique des cultures

. Diversité végétale

L'intensification des pratiques agricoles a eu pour effet de réduire les densités ou d'éliminer les espèces dont des traits de vie se trouvaient fortement contre-sélectionnés par les modifications du milieu (espèces hygrophiles éliminées par le drainage, non nitrophiles par les apports d'azote, peu compétitives par la sélection variétale, ...). Au contraire d'autres espèces se sont trouvées favorisées (espèces tolérantes ou résistantes aux herbicides, espèces héliophiles) au point de modifier la structure des communautés (Fried et al., in press). Les pressions de sélection liées à l'intensité des pratiques dont le désherbage chimique, ont contribué par la réduction du nombre d'espèce à augmenter les déséquilibres observés dans les flores adventices. Aussi penser la gestion de la flore en terme d'équilibre global peut contribuer à limiter les effets négatifs des espèces les plus opportunistes (Altieri & Schmidt, 1986b) par compétition avec les autres espèces adventices. A l'opposé, l'effet de la réduction de l'utilisation des herbicides va permettre une ré-augmentation de la densité des populations de mauvaises herbes comme le montrent les premiers résultats obtenus au Danemark (Andreasen & Stryhn, 2008) avec un effet attendu sur la biodiversité globale. Toutefois, pour certains auteurs (Storkey & Westbury, 2007), le défi sera de favoriser certaines espèces à rôle fonctionnel en évitant le développement des espèces trop agressives. Ainsi la seule élimination des herbicides chimiques peut se révéler insuffisante d'un point de vue de la biodiversité si elle n'est pas accompagnée d'une modification de la structure des paysages (van Elsen, 2000).

Les bénéfices potentiels de la diversité végétale intraspécifique sur les services de l'agriculture sont susceptibles de varier fortement selon le type de conduite agricole. D'abord, si la diversité génétique peut favoriser la productivité primaire et sa stabilité temporelle, principalement grâce à un meilleur contrôle des bio-agresseurs fongiques, cet effet est significatif surtout si l'usage des pesticides est bas (Di Falco & Chavas, 2006). De ce fait, l'amélioration des services agricoles par la gestion de la diversité génétique pourrait n'être bénéfique que dans le cas de cultures plutôt extensives ou à faibles intrants chimiques.

D'autre part, il apparaît que la mise en culture de mélange variétaux plutôt que de cultures monovariétales peut favoriser le maintien d'une plus grande diversité d'arthropodes de divers niveaux

trophiques (herbivores, omnivores ou prédateurs), et donc favoriser la persistance d'organismes auxiliaires à l'échelle d'un paysage agricole. La gestion de la diversité génétique peut donc être une composante intéressante à intégrer aux programmes d'agriculture écologique qui limitent l'utilisation de la protection chimique, c'est-à-dire favorisant la mise en place d'agro-écosystèmes intégrés et durables, à forte résilience écologique.

Conclusion - Les pressions de désherbages conduisent à des déséquilibres de la flore adventices qui augmentent ses dommages. Inversement, la réduction du désherbage chimique et une gestion adéquate y compris du paysage pourront permettre de rétablir les services écologiques tels que la stabilité du sol, la pollinisation, le contrôle des bioagresseurs, la conservation de la biodiversité ou la valeur esthétique. Les bénéfices des mélanges variétaux en termes de contrôle des ravageurs et des bioagresseurs fongiques sont quant à eux significatifs dans les situations de faible utilisation de pesticides.

. Diversité de la pédofaune

Les analyses du Chapitre 1 ont montré que l'utilisation des pesticides implique une mortalité directe et indirecte le long de la chaîne trophique du sol. La **réduction de l'utilisation des pesticides** est donc nécessaire afin de bénéficier des services intrants fournis par cette biodiversité.

. Diversité des microorganismes du sol

Dans les cultures en plein champ, la lutte contre les maladies d'origine tellurique repose essentiellement sur des méthodes de désinfection du sol à l'aide de fumigants extrêmement toxiques (par ex. le bromure de méthyle dont l'usage, proscrit par le protocole de Montréal, a été totalement interdit au 31 décembre 2004). Ce type de désinfection présente l'inconvénient majeur de détruire indistinctement les organismes pathogènes et la microflore saprophyte qui comprend des microorganismes antagonistes des agents pathogènes ainsi que des organismes bénéfiques pour différentes fonctions de l'écosystème. L'utilisation de pesticides conduit donc à une altération de la diversité microbienne dans de nombreux cas, mais avec des intensités différentes selon la nature des pesticides ou/et celle des communautés microbiennes. Le processus de nitrification notamment peut être affecté (réduit voire stoppé) par les apports d'insecticides (Ahmed et al., 1998). Même si le phénomène est réversible, les échelles de temps de la résilience sont dépendantes des doses et fréquences d'application (Ahmed et al 1998). L'application de fongicides peut affecter négativement la fertilité des sols et notamment la dégradation de la matière organique et sa minéralisation (Johnsen et al., 2001), en particulier le fenpropimorph qui réduit le développement et l'activité des décomposeurs primaires (champignons). Le phénomène est néanmoins là aussi réversible (Thirup et al., 2001), mais l'utilisation du cuivre expose à des effets répressifs plus durables sur les communautés microbiennes mais sans que le ou les services altérés ne soient encore clairement identifiés aujourd'hui (Bunemann et al., 2006). L'altération peut se traduire sous forme de réduction de la diversité taxinomique, plus rarement de la diversité fonctionnelle sauf dans le cas de l'utilisation de fongicides ou de fumigants dont le caractère biocide justifie l'utilisation. On peut donc en déduire que beaucoup de fonctions essentielles pour les services écologiques seront maintenues à un niveau suffisant.

La destruction de la microflore saprophyte par les pesticides favorise une recolonisation rapide des sols désinfectés par la microflore dont les agents phytopathogènes. Une nouvelle désinfection est donc nécessaire avant chaque culture ce qui contribue à un déséquilibre de plus en plus poussé des communautés microbiennes des sols. L'altération de la biodiversité microbienne peut aussi se traduire par l'apparition de gènes de résistance et de gènes de dégradation des pesticides. L'aptitude au transfert horizontal intra- et interspécifique de gènes aboutit alors à la constitution de consortiums microbiens assurant la biodégradation précoce des pesticides, limitant leur efficacité dans le temps. Le gestionnaire de la culture est alors amené à augmenter les doses ou les fréquences d'application des pesticides, ce qui accélère le phénomène de sélection ou de génération de microorganismes adaptés.

Les alternatives à ces impasses de gestion sont la diversification des pesticides (ne pas toujours utiliser le même), mais aussi l'utilisation de méthodes biologiques, en particulier la gestion de la structure des communautés microbiennes visant à promouvoir les populations auxiliaires indigènes ou/et les

inoculations d'agents de lutte biologique. En effet, comme nous l'avons vu dans la section 2.2.1.6 (Organismes phytopathogènes), l'existence d'une microflore diversifiée confère au sol un pouvoir tampon vis-à-vis de l'expression de l'activité infectieuse des agents phytopathogènes (Mazzola, 2004; Alabouvette et al., 2006b; van Bruggen et al., 2006).

L'utilisation de mélange variétaux au sein d'une parcelle cultivée et d'espèces différentes à l'échelle de l'exploitation voire du paysage pour limiter le développement et la propagation des pathogènes sont aussi des pratiques importantes pour limiter l'utilisation répétée de pesticides et le développement de souches résistantes.

Conclusion - L'utilisation de pesticides pour contrôler les phytopathogènes altère souvent la biodiversité de l'ensemble des microorganismes du sol, que ce soit les phytopathogènes visés, ou l'ensemble des autres microorganismes impliqués dans les fonctions écologiques nécessaires pour la fourniture de services. Dans certains cas, seule la diversité taxinomique est affectée, alors que la diversité fonctionnelle reste intègre, ce qui permet de ne pas perturber significativement le maintien de la fertilité, la stabilité du sol, ou la séquestration du carbone. Dans d'autres cas, certains services tels que la nitrification peuvent être temporairement réduits voire stoppés par l'utilisation de certains fongicides, le cuivre ayant des effets délétères nettement plus durables. La perte de biodiversité de la microflore saprophyte, qui comprend des microorganismes antagonistes des agents pathogènes, conduit à une probabilité plus forte d'utilisation croissante de pesticides, notamment à cause de l'apparition de souches résistantes. Les solutions de gestion passent par la diversification des pesticides, mais aussi par la gestion de la structure des communautés microbiennes visant à promouvoir les populations auxiliaires indigènes. L'utilisation de mélange variétaux au sein d'une parcelle cultivée et d'espèces différentes à l'échelle de l'exploitation voire du paysage sont également favorables au maintien du service de contrôle biologique des pathogènes.

. Diversité des pollinisateurs

L'impact des produits phytosanitaires sur les pollinisateurs (et les ennemis naturels) est évalué au travers de la DL 50 (dose létale pour 50% des effectifs) ou de la CL 50 (concentration létale pour 50% des effectifs), et les tests de sélectivité des molécules, se basant sur ces valeurs, ont pour but de ne retenir que les produits les moins nocifs pour les auxiliaires. Néanmoins, de nombreuses substances actives homologuées présentent des toxicités élevées à très élevées pour les pollinisateurs (p.ex. et respectivement, chlorpyrifos-méthyl, diméthoate, et imidachlopride, thiaméthoxam, deltaméthrine), toutes étant susceptibles d'entraîner chez eux des taux de mortalité variables (<http://e-phy.agriculture.gouv.fr>). La plupart des molécules toxiques pour les pollinisateurs sont des insecticides, néanmoins les fongicides peuvent également avoir des effets délétères (p.ex. prochloraze).

En plus des effets létaux qui sont directs, il existe de nombreux effets sublétaux qui ne sont pas pris en compte dans les processus de sélection et d'homologation des produits phytosanitaires (Desneux et al., 2007). Ces effets n'entraînant pas directement la mort des insectes, notamment les effets causés par des substances actives de la nouvelle famille des néonicotinoïdes (p.ex. imidachlopride), affectent la physiologie et le comportement des pollinisateurs, ce qui se traduit par une baisse des performances d'apprentissage olfactif et de mémoire par exemple, et une altération du comportement alimentaire par induction d'effets répulsifs et anti-appétents (Decourtye et al., 2004). Les pollinisateurs sociaux à colonie non pérenne et les pollinisateurs non sociaux (abeilles solitaires) représentent la majeure partie des apoïdes, et étant potentiellement plus affectés par les effets des insecticides du fait d'une exposition de leur reine également (Desneux et al., 2007), c'est la diversité elle-même des communautés de pollinisateurs qui est potentiellement affectée par l'usage des pesticides.

L'existence des effets létaux et sublétaux des produits phytosanitaires explique ainsi que la diminution de leur emploi soit suivie d'une augmentation de la densité et de la diversité des peuplements de pollinisateurs, de l'échelle de la parcelle à celle du paysage (Holzschuh et al., 2007). Ces effets directs sur les pollinisateurs peuvent de plus s'accompagner d'effets indirects via la diminution de la richesse floristique, appauvrissant par là les communautés de pollinisateurs par manque de ressources trophiques florales (Hawes et al., 2003).

Conclusion - De nombreuses substances actives homologuées, d'insecticides mais aussi de fongicides, présentent des toxicités élevées à très élevées pour les pollinisateurs, toutes étant susceptibles d'entraîner chez eux des taux de mortalité variables. De nombreux effets sublétaux, non pris en compte dans les processus d'homologation des produits phytosanitaires, affectent la physiologie et le comportement des pollinisateurs, diminuant ainsi leurs capacités adaptatives, particulièrement chez les nombreuses espèces à reines butineuses. Ainsi, la diminution de l'emploi des pesticides est suivie d'une augmentation de la densité et de la diversité des pollinisateurs. Enfin, des effets indirects, notamment des herbicides, tels la diminution de la richesse floristique d'un paysage, diminuent eux aussi la diversité des communautés de pollinisateurs.

. Diversité des arthropodes auxiliaires et contrôle des ravageurs

Les études sur l'impact de substances actives insecticides, fongicides, herbicides ou molluscicides, sur des arthropodes auxiliaires et non auxiliaires, épigés et hypergés, sont innombrables (e.g. (Brandenburg, 1985; Niehoff & Poehling, 1995; Schuld & Schmuck, 2000; Tietjen & Cady, 2007a). Elles montrent en très grande majorité des effets délétères sur les espèces, notamment et très logiquement des insecticides sur un grand nombre d'arthropodes et principalement d'auxiliaires et de ravageurs. Ces effets dépendent des traits de vie, des paramètres démographiques et du stade de développement au moment de l'application : plus le produit est appliqué sur un stade jeune et plus l'insecte a un développement de type K (e.g. *Coccinella septempunctata*) et non pas de type r (e.g. les pucerons), plus l'insecte est vulnérable et sa population susceptible de disparaître (Stark et al., 2004). Lorsqu'elle est mesurée, l'intensité du service écologique de contrôle des ravageurs par les auxiliaires s'avère subir généralement une baisse significative à l'échelle de la parcelle, quel que soit le système de production, grandes cultures annuelles (Burn, 1988; Duffield, 1991) ou cultures pérennes (Monetti & Fernandez, 1995; Prokopy et al., 1995; Cross et al., 1999).

Les expositions des auxiliaires sont parfois indirectes, causées par l'occurrence de ravageurs proies ou hôtes résistants aux molécules ou non encore tués ; les auxiliaires sont alors victimes d'une intoxication par doses sublétales (Mair & Port, 2002; Umore & Powell, 2002) qui, si elles n'entraînent pas forcément la mort des arthropodes, provoquent la plupart du temps une baisse des valeurs adaptatives des auxiliaires prédateurs ou parasitoïdes touchés : perturbation des comportements d'accouplement, baisse de la fécondité et de la longévité, dégradation des performances de prospection et de chasse, toiles d'araignées plus petites et asymétriques à efficacité de capture amoindrie, modification de la sex-ratio, altération du fonctionnement des chémiorécepteurs ... (Gu et al., 1995; Alix et al., 2001; Umore & Powell, 2002; Delpuech & Meyet, 2003; Delpuech et al., 2005; Tietjen & Cady, 2007a; Tietjen & Cady, 2007b). La conséquence est là aussi presque toujours une diminution du service écologique de contrôle des ravageurs (Gu et al., 1995; Cross et al., 1999; Alix et al., 2001; Umore & Powell, 2002; Delpuech & Meyet, 2003; Desneux et al., 2006; Tietjen & Cady, 2007a).

Ces effets non intentionnels des insecticides et acaricides essentiellement, peuvent être à l'origine de pullulations de ravageurs qui étaient jusqu'alors peu problématiques, suite à la destruction de la faune auxiliaire prédatrice et parasitoïde : pullulations du puceron *Rhopalosiphum padi* en culture de maïs traitée avec des granulés insecticides contre la pyrale, traitement ayant détruit les larves de syrphes aphidiphages (Naïbo, 1980; Gattelet, 1988) ; pullulations d'acariens phytophages Tetranychidae en vigne, suite à l'élimination du cortège des auxiliaires prédateurs, essentiellement de la famille des Phytoseiidae (Kreiter & Brian, 1987) ; pullulations du puceron *Myzus persicae* en cultures de pommes de terre par suite de traitements insecticides ayant non seulement détruit le cortège des ennemis naturels aphidiphages de même que les compétiteurs (ravageurs secondaires) de *M. persicae*, mais ayant aussi provoqué des modifications physiologiques chez la plante hôte à l'origine d'un enrichissement de la sève en nutriments, enrichissement favorable à la reproduction du puceron (Gordon & McEwen, 1984). Ce phénomène, connu dès la fin des années 1960 sous le néologisme "trophobiose" grâce aux travaux de Chaboussou (1970), n'a pas été immédiatement reconnu en France, mais fut confirmé par des travaux ultérieurs (Gordon & McEwen, 1984)

Les herbicides ont eux aussi des effets indirects marqués sur les arthropodes phytophages et floricoles (dont les auxiliaires zoophages), en supprimant les ressources dont ils ont besoin (Shelton & Edwards, 1983; Landis et al., 2000; Dewar et al., 2005). Way et Cammell (1981) avancent même que

l'entomofaune des agroécosystèmes, y compris les auxiliaires zoophages, est globalement plus affectée par les effets indirects des herbicides que par les insecticides.

En général, les molécules fongicides sont beaucoup moins toxiques, à doses normales, que les insecticides, mais il a été montré que les micro-hyménoptères parasitoïdes des pucerons des céréales peuvent être repoussés hors d'une parcelle traitée et que le taux de parasitisme des pucerons diminue significativement après un tel traitement (Jansen, 1999). De manière plus globale, les populations d'auxiliaires peuvent voir leurs effectifs chuter dans une parcelle venant d'être traitée avec un fongicide, même à dose normale, par effet répulsif vis-à-vis des adultes (Lo, 2004). De même, les taux d'infection des pucerons par des entomophthorales diminuent suite à un tel traitement, par baisse de virulence voire disparition des champignons entomopathogènes suite à un traitement fongicide (Jansen, 1999).

L'ensemble des effets directs et indirects des produits phytosanitaires sur les arthropodes peut être indirectement apprécié par le résultat d'un arrêt de leur utilisation sur tout ou partie des parcelles agricoles voire des exploitations. Ainsi, Häni, Boller et al. (1998) signalent que pour augmenter la présence d'insectes auxiliaires au sein des cultures, le respect d'une bande culturale, en périphérie des parcelles, ne recevant aucun produit phytosanitaire est efficace. D'après Pingali et Gerpachio (1997, in (Lenné & Wood, 1999)), l'adoption des mesures de la protection intégrée (respect des seuils d'intervention, choix de substances actives les plus sélectives possibles, et choix des périodes de traitement) dans plusieurs régions des pays asiatiques producteurs de riz, a permis une réduction très nette de l'usage des pesticides et en conséquence une augmentation des auxiliaires, rendant à leur tour les traitements insecticides moins nécessaires. Enfin des observations similaires ont été faites en arboriculture et en viticulture sous climat tempéré (Prokopy et al., 1995; Thomson & Hoffmann, 2006).

Conclusion - Les très nombreuses études des effets directs létaux et sublétaux des insecticides et acaricides sur les auxiliaires, mais aussi des effets indirects des herbicides sur ces mêmes organismes, montrent qu'ils s'accompagnent généralement d'une baisse significative du service écologique de contrôle des ravageurs dans les cultures, baisse aggravée par les effets répulsifs des traitements fongicides (odorants) vis-à-vis de très nombreux auxiliaires mais aussi par la disparition des champignons entomophthorales ennemis de ravageurs. Dans de nombreuses régions du monde et dans le cadre de l'adoption de la protection intégrée, l'arrêt de leur utilisation sur tout ou partie des parcelles agricoles voire des exploitations, montre qu'il s'en suit une augmentation de la présence d'insectes auxiliaires au sein des cultures et par conséquent une réduction très nette du besoin de pesticides sur ces dernières.

2.4.3.4. Effets de l'introduction d'espèces pour la gestion

. Effets sur les services écologiques suite à la restauration de la biodiversité dans les agroécosystèmes

(a) Semis d'espèces végétales et restauration de la diversité des prairies permanentes

Un nombre croissant d'études mettent en évidence le rôle de la limitation par le recrutement dans les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, et plus spécifiquement l'efficacité de la production primaire (Symstad & Tilman, 2001; Schlöpfer et al., 2005; Zeiter et al., 2006), bien que ce ne soit pas toujours le cas (Mouquet et al., 2004). Zobel et al. (2006) ont proposé que le fonctionnement des écosystèmes peut être fortement limité par les capacités de dispersion et de recrutement des espèces, puisque celles-ci limitent la diversité de communautés. Preuve en est notamment que lorsque des espèces invasives s'installent dans une communauté elles peuvent fortement modifier le fonctionnement des écosystèmes (voir la section 3.3. pour des exemples dans le cas de la disponibilité en eau, du maintien de la fertilité ou de la stabilité du sol, ou du contrôle des incendies). Cependant, l'application de ces idées à la gestion des agroécosystèmes demandera de résoudre une série de questions encore en suspens telles que les densités de semis à adopter, ou la nécessité de semis séquentiels d'espèces plutôt que simultanés (Schlöpfer et al., 2005). Enfin, les opérations de restauration de la biodiversité fournissent un jeu de données particulièrement intéressant

pour apprécier l'applicabilité des résultats théoriques obtenus par des approches expérimentales des relations entre diversité végétale et services écologiques. Ces études permettent non seulement de tester cette applicabilité, mais aussi d'apprécier les contingences qui peuvent intervenir.

Les opérations de restauration de la diversité végétale peuvent au-delà de leurs objectifs de gestion de la biodiversité participer à l'augmentation de certains services écologiques, que nous allons passer en revue ci-après (production des prairies permanentes, contrôle biologique, pollinisation, maintien de la fertilité...). Cependant il ne faut pas non plus ignorer les risques qui y sont associés. Ainsi, le semis de surfaces avec des fleurs sauvages a été rendu possible dans le cadre de mesures spécifiques d'aides environnementales dans le but en particulier (en dehors de l'esthétisme de ces zones) d'augmenter le pool trophique de ressources pour les populations d'abeilles. Toutefois, si le risque de pullulation de rongeurs à partir de ces zones semble être *a priori* un risque acceptable (Humbert et al., 2006), les pollutions géniques des espèces apportées (nielle, coquelicot) de zones extérieures envers les populations natives (Keller & Häni, 2000) est réel et devraient inciter à ne travailler qu'à partir de semences de populations locales. De la même manière, le risque d'introduction d'espèces ou de génotypes s'avérant ensuite invasifs doit être évalué quand bien même des services écologiques importants pourraient être obtenus via la restauration.

Conclusion - Le fonctionnement des écosystèmes peut être fortement limité par les capacités de dispersion et de recrutement des espèces, puisque celles-ci limitent la diversité de communautés. La restauration de prairies permanentes diversifiées permet de lever cette barrière, et dans certains cas de promouvoir des services écologiques. Cependant, la restauration de communautés de composition maîtrisée reste délicate, que ce soit pour obtenir l'implantation des espèces souhaitées, que pour éviter les contaminations génétiques ou l'introduction de populations invasives.

(b) Productivité des prairies permanentes

Dans le cadre des mesures agri-environnementales, des opérations de restauration de la diversité des jachères et des prairies ont été engagées. Leur objectif principal concerne la biodiversité elle-même (voir Chapitre 1), mais leur intérêt pour la fourniture de services par ces agroécosystèmes a également été mis en avant par quelques études. Le raisonnement sous-tendant l'hypothèse que la restauration de la biodiversité peut permettre de restaurer les services écologiques est qu'elle offrirait une occasion de ré-introduire les espèces (ou génotypes, variétés) spécifiques de la gestion traditionnelle à faible intensité ayant disparu lors de périodes d'exploitation intensive (Bullock et al., 2001; Bullock et al., 2007).

La restauration de prairies permanentes à diversité élevée et de composition similaire à des prairies oligotrophes traditionnellement gérées par la fauche permet d'atteindre des rendements supérieurs à ceux obtenus soit avec un ensemencement moins diversifié, soit par recolonisation naturelle des jachères ou de prairies perturbées (van der Putten et al., 2000; Rixen et al., 2008), et ceci de manière durable (Bullock et al., 2007; Lepš et al., 2007). Dans une expérimentation suivie pendant huit ans dans le sud de l'Angleterre, une augmentation de 43% du rendement fourrager dans les prairies restaurées avec une plus forte diversité a été observée, et attribuée à la plus forte diversité fonctionnelle de dicotylédones non légumineuses (Bullock et al., 2007). Cette hausse de rendement ne s'accompagne pas d'une perte de valeur fourragère, les prairies restaurées les plus riches ayant des teneurs en azote et en phosphore au moins égales à celle des prairies plus pauvres. Lepš et al. (2007) ont cependant montré que huit ans après la restauration la richesse spécifique des parcelles semées par les mélanges riches en espèces peut s'éroder au cours du temps, voire être surpassée par la richesse de parcelles laissées à la colonisation naturelle, mais que leur production annuelle de biomasse reste supérieure sous l'effet des espèces les plus compétitives. Cette augmentation de la production s'accompagne d'une meilleure résistance aux invasions par des espèces exogènes (Lepš et al., 2001; Lepš et al., 2007), ce qui permet en particulier de maintenir la composition souhaitée, par exemple celle de prairies à forte valeur patrimoniale, plutôt que de favoriser une richesse spécifique maximale en tant que telle.

Il est également important lors d'opérations de restauration de considérer la diversité génétique des espèces ré-introduites. Lesica et Allendorf (1999) suggèrent d'utiliser des mélanges de génotypes

(p.ex. variétés) et des géotypes le plus plastiques possibles pour garantir le succès de la restauration. Le choix de populations adaptées à des conditions similaires à celle de l'habitat restauré est également important (Bischoff et al., 2006). Ces éléments doivent permettre de garantir la reconstitution rapide d'un couvert végétal et ainsi de limiter l'érosion des sols et de reconstituer la fourniture d'autres services écologiques tels que la productivité primaire et sa stabilité au travers de la régulation des populations de bioagresseurs, que ce soit les adventices, les ravageurs ou les maladies fongiques.

Conclusion - La restauration de prairies permanentes via le semis de mélanges riches en espèces de la communauté visée, et incorporant une diversité génétique représentative de cette communauté dans la localité, augmente les chances de reconstituer les services de production agricole ainsi que la stabilité à moyen terme de la composition et de la production.

(c) Pollinisation

En réponse au déclin de diversité des insectes pollinisateurs et par conséquent du service qu'ils rendent, des propositions de gestion des agroécosystèmes émergent dans la littérature récente afin de restaurer leurs populations. Les auteurs de ces propositions soulignent tous l'importance et l'urgence de réaliser des travaux à grande échelle, dans les agroécosystèmes des pays industriels notamment (Goulson, 2003; Bullock et al., 2007; Klein et al., 2007; Kremen et al., 2007). En effet, les données dont nous disposons actuellement sont encore trop fragmentaires, et quelquefois contradictoires. Mais l'idée principale repose sur la **manipulation des communautés de plantes dans le paysage** (Kremen et al., 2007). Le choix de cultures entomophiles pourrait mettre à disposition des ressources dans le court terme. L'augmentation de la diversité des sources de nourriture pour les pollinisateurs, comme la mise en place de bandes fleuries autour des parcelles cultivées ou la conservation de haies, pourrait également fournir des ressources alimentaires pour les abeilles en dehors des durées de floraison des parcelles cultivées (Dover, 1997; Carvell et al., 2004). Mais le choix des espèces à introduire ainsi que l'efficacité de ces méthodes sur l'attraction des pollinisateurs et *in fine* la pollinisation des cultures reste à déterminer. De plus, la mise en place de sites de nidification semble essentielle pour la conservation des abeilles sauvages mais peu de travaux se sont penchés sur la question (Johansen, 1978). De plus, certains travaux montrent que la diminution de l'emploi des pesticides, a un effet positif sur la densité et la biodiversité des peuplements de pollinisateurs (Holzschuh et al., 2007). Enfin à l'échelle du paysage, la conservation de zones semi-naturelles peut augmenter le nombre et la diversité des insectes pollinisateurs dans les parcelles cultivées.

Conclusion - Des projets de restauration des populations d'insectes pollinisateurs via la mise en place de communautés de plantes entomophiles et la conservation au niveau paysager de milieux semi-naturels comme zones refuge et sites de nidification, émergent, mais leur impact réel sur les insectes et a fortiori sur le service de pollinisation reste à étudier précisément. Ces projets doivent s'accompagner d'une diminution d'emploi de pesticides, mesure favorable au maintien de la diversité des peuplements d'insectes pollinisateurs.

(d) Contrôle biologique des ravageurs des cultures

Depuis quelques années, de très nombreuses recherches, dont quelques-unes ont abouti à des pratiques adoptées par certains agriculteurs, ont été conduites dans plusieurs pays du monde afin de restaurer des communautés d'auxiliaires zoophages des ravageurs, aptes à aider au contrôle de ces derniers. Les pratiques les plus couramment mises en œuvre sont celles relatives à l'installation d'infrastructures écologiques permanentes et servant de zones refuge aux auxiliaires pour diverses phases de leur cycle biologique (hibernation, estivation, reproduction, alimentation, repos ou protection).

Les premiers aménagements à avoir fait l'objet de recherches en Europe, sont les "Conservation Headlands" de même que les "Uncropped Wildlife Strips" en Grande-Bretagne, au milieu des années 1980 (Hassall et al., 1992), dont le but essentiel était de protéger et de favoriser le petit gibier, notamment les Gallinacés (dont les poussins sont insectivores durant leurs premiers jours de vie). Rapidement, des effets se sont faits ressentir sur les populations d'auxiliaires zoophages et sur la biodiversité en général, ce qui a donné lieu à des études scientifiques assez nombreuses sur l'efficacité de ces aménagements (Hassall et al., 1992; Cardwell et al., 1994; White & Hassall, 1994). Les

"Conservation Headlands" sont des portions de parcelles cultivées, souvent des extrémités étroites ou des coins de parcelles, sur lesquelles aucune application d'insecticides, parfois de tout pesticide, n'est réalisée une fois que la culture est semée. En cela, ces infrastructures se rapprochent très fortement des **"Bandes Culturelles Extensives"** suisses, qui de plus ne reçoivent aucune fertilisation minérale et dont le but initial était de favoriser les populations de plantes messicoles (Häni et al., 1998). Les **"Uncropped Wildlife Strips"**, bandes non cultivées et non traitées (à moins de problèmes importants d'adventices majeures) visant à favoriser la biodiversité en général mais en particulier le petit gibier à nouveau au travers de communautés d'insectes ainsi plus diverses (Thomas et al., 2001), ont rapidement montré elles aussi leur richesse en auxiliaires zoophages des cultures (Hassall et al., 1992). Ainsi, des aménagements spécifiques, plutôt destinés à offrir des zones refuges au sein même des grandes parcelles agricoles, se sont fortement développés dans plusieurs pays notamment anglosaxons : les **"Beetle banks"**, bandes de 3 à 6 m de large légèrement surélevées par rapport au sol cultivé pour éviter leur inondation hivernale et leur réchauffement printanier. Leur efficacité en termes d'accueil de prédateurs polyphages généralistes comme en termes d'amélioration de la protection biologique des cultures, s'est rapidement révélée intéressante (Collins et al., 1997; Thomas et al., 2000; Collins et al., 2002; Thomas et al., 2002; Collins et al., 2003a; Collins et al., 2003b; MacLeod et al., 2004).

Ces aménagements, essentiellement à base de graminées et favorisant surtout les prédateurs généralistes rampants, des chercheurs ont étudié les effets de **bandes fleuries** sur les populations de prédateurs spécialisés et parasitoïdes floricoles. Dans de nombreux pays anglosaxons et germaniques, de nombreuses études ont concerné des bandes fleuries monospécifiques (Lövei et al., 1992; Hickman & Wratten, 1994; White et al., 1995; Hickman & Wratten, 1996; Petanidou, 2003; Pontin et al., 2006), mais aussi plurispécifiques (Klinger, 1987; Sutherland et al., 2001; Scarratt et al., 2004; Rebek et al., 2005; Luka et al., 2006; Pontin et al., 2006). En Suisse, des études importantes sont menées depuis le début des années 1990, afin de parvenir à une composition spécifique favorisant le plus possible toutes les catégories d'auxiliaires des cultures (Nentwig, 1992; Nentwig, 1998; Nentwig et al., 1998; Wackers, 2004). De nombreuses études ont montré que ces bandes fleuries, après deux à trois années de maturation écologique et installation de quelques graminées cespitueuses, sont également de très bons refuges pour les auxiliaires généralistes rampants (Nentwig, 1988; Frank & Nentwig, 1995; Pfiffner & Luka, 2000; Meek et al., 2002; Frank et al., 2007b), et que les communautés ainsi très diverses d'auxiliaires présents en bord de parcelle, sont aptes à assurer un certain niveau de protection des cultures (Klinger, 1987; Hausammann, 1996; Platt et al., 1999) sans être généralement sources de ravageurs pour celles-ci (Lagerlof & Wallin, 1993; Geiger et al., 2005).

Il faut noter que parallèlement à ces essais de bandes fleuries en grandes cultures, de nombreux auteurs ont testé les effets de **couvert végétal** dans les inter-rangs de vergers, et noter des résultats variables mais globalement positifs vis-à-vis de certains auxiliaires zoophages et de leur service écologique rendu (Altieri et al., 1985; Altieri & Schmidt, 1986a; Wyss, 1995; Pfammatter & Vuignier, 1998; Fitzgerald & Solomon, 2004; Irvin et al., 2006). La migration de phytophages du couvert vers la culture n'est pas toujours liée à la simple présence de plantes hôtes mais plutôt à leur suppression, par exemple par désherbage chimique ou fauche (Van Emden & Williams, 1974; Altieri et al., 1985; Nentwig, 1988; Westigard et al., 1990; Flexner et al., 1991). Par ailleurs, les auxiliaires sont négativement affectés par la fréquence de tonte du couvert herbacé (Horton et al., 2003). Concernant les acariens en vergers, Croft (1982) et Alston (1994) mentionnent que la lutte biologique contre les acariens en verger de pommiers est plus efficace s'il y a présence d'un couvert herbacé occupant une surface minimale du verger (de 25 à plus de 50%), situé à moins de 1 mètre des arbres et avec une composition limitée en plantes favorisant les phytophages. Certains couverts, dont des couverts spontanés composés d'adventices, peuvent parfois favoriser des ravageurs, tels des pucerons et acariens (Meagher & Meyer, 1990), des mirides phytophages (Fye, 1983), des cicadelles (McClure et al., 1982) ou des Tortricidae (Brown, 2001).

Avec la prise de conscience assez récente du déclin des populations de nombreux apoïdes sauvages, les bandes fleuries et autres aménagements à base de fleurs ont également été testés pour leur rôle vis-à-vis de ces auxiliaires pollinisateurs (Lagerlof et al., 1992; Lagerlof & Wallin, 1993; Dramstad & Fry, 1995; Carreck & Williams, 2002; Pywell et al., 2006; Carvell et al., 2007).

La restauration de prairies diversifiées peut aussi avoir des effets bénéfiques sur l'abondance et la diversité des insectes et de leurs réseaux trophiques (Albrecht et al., 2007b), mais ces effets dépendent aussi grandement de la quantité de prairies restaurées dans le paysage.

Enfin, les **haies** sont presque l'emblème des milieux semi-naturels interstitiels de toute matrice agricole, et comptent parmi les éléments fixes du paysage les plus riches en arthropodes (Pollard & Holland, 2006). Intensivement arrachées lors des opérations de remembrement entre les années 1970 et 1990, et certaines le sont encore aujourd'hui, de nombreuses opérations de replantation de haies sont organisées à l'échelle individuelle ou collective dans plusieurs régions françaises aujourd'hui (Pointereau & Bazile, 1995). Même si ces plantations récentes, la plupart du temps composites, sont tout à fait justifiées et efficaces pour améliorer le microclimat des parcelles (diminution du vent et de l'évapotranspiration potentielle principalement) ou pour créer des habitats pour la flore et la faune sauvages dont les auxiliaires des cultures qui améliorent la protection naturelle des cultures annuelles (Fournier & Loreau, 1999; Pywell et al., 2005; Burgio et al., 2006) ou pérennes (Gange & Llewellyn, 1989; Debras et al., 1998; Rieux et al., 1999; Burgio et al., 2004; Debras et al., 2007), de nombreuses études ont montré que les haies anciennes hébergent des communautés d'arthropodes et d'auxiliaires zoophages plus diverses et moins fluctuantes dans le temps que les haies jeunes (Collins et al., 2003a; Burgio et al., 2006). Ces haies anciennes offrent en effet des ressources trophiques plus abondantes et plus diverses (Girma et al., 2000; Burgio et al., 2004; Duso et al., 2004), grâce notamment à une composition botanique plus diverse, à leur plus grande richesse en débris organiques au sol, à leur largeur souvent plus importante et donc finalement à leur offre plus diverse en proies alternatives, en microclimats et en abris contre le froid mis à la disposition des auxiliaires (Varchola & Dunn, 2001; Maudsley et al., 2002; Pywell et al., 2005). Ces actions bénéfiques des haies sur les arthropodes généralement et les auxiliaires en particulier, est améliorée lorsqu'elles sont juxtaposées à des structures herbacées pérennes, ourlés herbacés ou banquettes herbeuses de bords de champs (Collins et al., 2003a; Burgio et al., 2006), et la composition et la structure spatiale de chacune de ces infrastructures écologiques déterminent plus ou moins fortement celles des communautés d'arthropodes puisque certains d'entre eux sont spécifiques de certains types de milieux semi-naturels (Meek et al., 2002). Des travaux récents en Angleterre ont même mis en évidence que c'est la juxtaposition de deux haies ménageant un espace herbacé ouvert entre les deux ("green lanes", ou chemins verts), qui sont les plus aptes à héberger une biodiversité maximale dans les agroécosystèmes intensifs (Dover et al., 2000; Walker et al., 2006), et donc probablement les plus aptes à héberger des communautés riches et abondantes d'auxiliaires.

Globalement, il semble que ce soit la diversité des bords de champs eux-mêmes (haies épaisses ou dégradées, bordées de formations herbacées ou non, simples bords de champs et ourlés herbeux sous les clôtures des herbivores domestiques...), à diverses échelles spatiales autour des champs et des exploitations agricoles elles-mêmes, qui permet sur ces dernières la présence de communautés riches et abondantes d'arthropodes dont des auxiliaires zoophages (Paoletti et al., 1999; Maudsley, 2000; Griffiths et al., 2007), et dont l'action au sein des parcelles cultivées dépend des communautés d'auxiliaires en bordure de celles-ci (Coombes & Sotherton, 1986; Nazzi et al., 1989; Tsitsilas et al., 2006).

Même si, comme nous venons de le dire, plusieurs études scientifiques ont montré que de telles mesures de restauration écologique des liens trophiques impliquant des arthropodes d'importance directe pour la santé des cultures, sont capables d'augmenter l'abondance et la diversité des auxiliaires et de provoquer une diminution des populations de ravageurs, non seulement des cas de non efficacité existent (Stephens et al., 1998; Simon, 1999; Fitzgerald & Solomon, 2004)) mais également de réels risques existent de favoriser aussi certains ravageurs (Meyer et al., 1992; Irvin et al., 2006). Une synthèse bibliographique réalisée par Gurr et al. (2000), portant sur 51 publications postérieures à 1990, démontre néanmoins que dans 78% des cas, ces mesures de restauration écologique en faveur d'une végétation fonctionnelle vis-à-vis des auxiliaires zoophages sont suivies d'un effet favorable sur leurs populations, et que dans 63% des cas elles le sont aussi à l'encontre des ravageurs.

Réalisés à l'échelle d'une exploitation agricole entière, tout ou partie de ces aménagements ont montré leur capacité à promouvoir efficacement le service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures, et bien que les exemples soit très rares, notamment en France, ils démontrent le potentiel

tout à fait réel et important de telles mesures de restauration de la biodiversité dans les agroécosystèmes (cf. exemple Encadré 2.2-12).

Conclusion - Les possibilités de restauration des communautés d'auxiliaires zoophages des ravageurs sont nombreuses, et les pratiques les plus couramment mises en œuvre sont celles relatives à l'installation d'infrastructures écologiques permanentes servant de zones refuge aux auxiliaires pour diverses phases de leur cycle biologique : "Conservation Headlands", "Beetle banks", bandes fleuries, banquettes herbeuses, haies... Même si des cas d'échec existent, notamment à travers une aggravation du problème de ravageur(s), près de 80% des publications font état de succès vis-à-vis des auxiliaires et plus de 60% à l'encontre des ravageurs.

(e) Effets de la restauration de la diversité végétale sur la biodiversité des organismes du sol impliquée dans la fourniture de services écologiques

Faune du sol

Il est communément admis que la pédofaune est largement influencée par la végétation, plus particulièrement la qualité du couvert végétal (voir 2.2.4 Boucles de rétroaction entre diversité végétale, diversité des organismes du sol et services des écosystèmes). C'est en effet cette matière végétale tombée au sol, qui servira de base énergétique et carbonée aux communautés de décomposeurs. En systèmes agricoles, le ratio bactéries / champignons peut être utilisé comme indicateur de qualité des sols, puisque la décomposition est plus rapide lorsque le système est dominé par l'activité bactérienne (Bohanec et al., 2007) (voir 2.2.1.3). Aubert et al. (2003; 2005) ont également démontré que la diversité ou la qualité de la litière est un facteur important pour les macro-invertébrés épigés dans les forêts sur limons de Normandie.

L'effet de la diversité végétale sur la diversité de la pédofaune apparaît toutefois complexe. En effet, selon qu'on considère le nombre d'espèces ou la composition en espèces végétales, les résultats peuvent varier fortement (voir 2.2.4). Il est donc indispensable de bien dissocier les paramètres suivants : richesse spécifique (nombre d'espèces présentes) et composition en espèces. A une même richesse peut correspondre quantités de compositions.

Ainsi, les observations conduisant à établir une relation entre l'augmentation de la diversité végétale et celle de la diversité de la faune du sol ne permettent pas toujours de conclure à un réel effet richesse, c'est-à-dire du nombre de taxons, puisque dans ces cas, la diversité qualitative (composition fonctionnelle) des plantes augmente également (Didden & Rombke, 2001; Gormsen et al., 2004; Seeber et al., 2005; Scheu et Shulte, 1996). Dans certains cas, on n'aboutit d'ailleurs pas à une augmentation de la diversité, mais à un simple changement des communautés existantes (Wasilewska, 1995; Decaens et al., 1997; Decaens et al., 1998). En fait, la plupart des études s'intéressant uniquement à l'effet richesse des plantes ne permettent pas de conclure à un quelconque effet sur la diversité de la pédofaune (Korthals et al., 2001). En revanche, les études s'intéressant plus particulièrement à la composition en espèces et donc à la qualité initiale du matériel végétal on souvent démontré qu'une augmentation de la richesse en espèce des plantes pouvait conduire à une augmentation de la diversité de la pédofaune, si elle était accompagnée d'une augmentation de la diversité fonctionnelle de ces plantes (Gastine et al., 2003; Wardle et al., 2003; Wardle, 2006). C'est donc bien plus la qualité des végétaux que la quantité de taxons qui doit être prise en compte (de Deyn et al., 2004). Mais dans certains écosystèmes la pédofaune semblerait présenter une certaine plasticité, en tout cas des facultés d'adaptation aux changements de qualité du couvert végétal, car certains travaux semblent indiquer que les modifications engendrées sont beaucoup plus faibles sur la pédofaune par rapport aux arthropodes herbivores épigés (Wardle et al., 1999).

Il ressort de cette analyse qu'il reste difficile de prédire les effets de la restauration de la diversité végétale, en particulier celle des prairies permanentes, sur les services intrants auxquels participe la biodiversité de la pédofaune.

Inversement, très peu d'études ont expérimentalement essayé de mettre en évidence des effets des organismes du sol sur la diversité des végétaux dans les situations prairiales. De Deyn et al. (2003) ont cependant montré en utilisant des communautés d'organismes du sol composées de nématodes libres

et phytoparasites, collemboles acariens et larves d'arthropodes, que les invertébrés du sol pouvaient affecter très significativement la composition de la végétation naturelle et augmenter sa diversité. On pense que cette propriété permettrait d'augmenter le succès des opérations de restauration de la diversité végétale et ainsi les services qui en découleront.

Conclusion : Les différentes études conduites tendent à montrer que l'augmentation de la diversité végétale (diversité spécifique mais également fonctionnelle) n'a pas pour conséquence indiscutable l'augmentation de la diversité de la pédofaune. Il est donc actuellement difficile de prédire dans quelle mesure des opérations de restauration de la diversité végétale des jachères et des prairies pourront avoir des répercussions sur les services fournis par la pédofaune. Par ailleurs, le rôle des invertébrés du sol dans la détermination de la diversité végétale, et ainsi potentiellement dans le succès d'opérations de restauration, est encore peu connu et sans doute actuellement sous-estimé.

Microorganismes du sol

La restauration de prairies plus diverses par semis affecte la diversité microbienne du sol, et en particulier sa composition fonctionnelle, avec par exemple une augmentation de la part relative des champignons par rapport aux bactéries dans les prairies enrichies en espèces et gérées moins intensivement (pas de fertilisation minérale, fauche tardive) (Smith, 2008). Favoriser des espèces particulières comme le rhinanthé conduit au même résultat (Bardgett et al., 2006). Il en résulte une augmentation de la minéralisation de l'azote, donc un bénéfice pour le maintien de la fertilité des sols.

Conclusion : De la même manière que pour la pédofaune la restauration de la diversité végétale peut donc affecter la composition fonctionnelle des microorganismes du sol et ainsi les services tels que le maintien de la fertilité ou la régulation du climat via la séquestration du carbone.

. Inoculations d'organismes du sol

(a) Pédofaune

Les organismes du sol sont plus facilement maintenus par des pratiques que des fonctions clés qui ne peuvent être ré-établies par l'introduction d'organismes. A la question est-ce que la ré-introduction d'organismes disparus ou présents en trop faible quantités peut être un outil de gestion intéressant pour reconstituer des populations d'organismes clé, il faut être conscient que les décomposeurs ainsi que les ingénieurs du sol nécessitent des ressources organiques pour se développer et qu'en leur absence ils ne sauraient se maintenir (Villenave & Cadet, 1999; Lavelle & Spain, 2001). C'est pourquoi les inoculations avec apports simultanés de matières organiques sont celles qui donnent les meilleurs résultats. Ainsi en Inde, dans les plantations de thé âgées, une technologie basée sur l'inoculation de vers de terre couplée à l'apport de matière organique a été développée et brevetée (ref.PCT/FR 97/01363 ; voir également <http://www.fao.org/ag/agl/agll/soilbiod/cases/caseA1.pdf>). Elle a été plus efficace à restaurer les potentialités agronomiques des sols que des apports de matières organiques seules ou des fertilisants minéraux et a permis d'augmenter les rendements et les profits de plus de 250% (Senapati et al., 1999).

De même dans les sols extrêmement dégradés du Burkina Faso caractérisés par une surface indurée où rien ne pousse, la manipulation indirecte des ingénieurs du sol (cette fois-ci les termites), à travers l'apport de matière organique, a conduit à la restauration de la structure du sol et consécutivement à l'amélioration de la production végétale (Mando et al., 1996). En effet, l'apport de matière organique sous forme de mulch a permis l'arrivée de termites présents dans les zones contiguës et durant l'exploitation des matières organiques des galeries ont été ouvertes à la surface du sol favorisant l'infiltration de l'eau et le drainage ; la matière organique décomposée servant de source de nutriments pour les plantes semées.

Conclusion - Les décomposeurs ainsi que les ingénieurs du sol nécessitent des ressources organiques pour se développer. C'est pourquoi les inoculations avec apports simultanés de matières organiques sont celles qui donnent les meilleurs résultats. Si elles sont réussies, ces inoculations de décomposeurs ou d'ingénieurs du sol peuvent contribuer directement à la restauration de services de stabilité du sol et de maintien de la fertilité.

(b) Microorganismes du sol

L'absence de génotype particulier dans la diversité microbienne naturellement présente localement peut être compensée par l'introduction de microorganismes susceptibles de remplir la fonction attendue. C'est le cas de la lutte biologique permettant de lutter contre les agents phytopathogènes. Dans le sol, les microorganismes introduits sont des bactéries incluant les actinomycètes, des champignons libres ou des champignons endomycorhizogènes (van Elsas, 1997; Catroux et al., 2001; Andrade et al., 2003; Kozdroj et al., 2004; Vessey et al., 2005; Alabouvette et al., 2006a). Au niveau aérien, des microorganismes bactériens (Rukayadi et al., 2000; Stromberg et al., 2004) ou fongiques (Ding, 2007) sont également introduits au sein de la microflore.

Il est également possible d'envisager de modifier les équilibres microbiens au profit de la santé et de la croissance des plantes soit en favorisant les populations indigènes bénéfiques et si possible en défavorisant les populations pathogènes et délétères par le biais des pratiques culturales (Hagn, 2007; van Elsas et al., 2002; Bailey & Lazarovits, 2003; Hagn et al., 2003; Garbeva et al., 2004; Mazzola, 2004; Hiddink et al., 2005; Perez-Piqueres et al., 2006; Larkin & Griffin, 2007), soit en introduisant des souches bénéfiques sélectionnées (inoculation microbienne) (Kozdroj et al., 2004; Timms-Wilson et al., 2004).

Conclusion - L'introduction de microorganismes sélectionnés pour des fonctions particulières de même que les diverses pratiques culturales, permettent respectivement de lutter contre des agents phytopathogènes par lutte biologique, et de modifier les équilibres microbiens au profit de la santé et de la croissance des plantes, participant ainsi à la stabilisation des rendements sur le long terme.

. Introduction d'arthropodes auxiliaires pour la lutte biologique

Dans le cadre d'une gestion courante des populations de bioagresseurs par lutte biologique par augmentation, les arthropodes zoophages représentent la totalité des lâchers (ACTA, 2008). Les lâchers d'arthropodes phytophages sont réservés à des opérations de lutte biologique par importation dans le cadre de programmes internationaux, à l'encontre d'adventices allochtones invasives.

Les cas connus de modification des relations biodiversité - service écologique suite à introduction d'arthropodes auxiliaires pour lutte biologique, sont relatifs aux coccinelles. Ce sont les introductions d'espèces allochtones, initialement dans le cadre d'opérations de lutte biologique par importation qui se sont poursuivies par des opérations de lutte biologique par augmentation, qui ont occasionnés le plus de perturbations. Perkins (1897, in (Howarth, 2000)) attirait le premier l'attention sur le fait que l'introduction en Amérique du Nord de ces auxiliaires zoophages européens n'était probablement pas dénuée de risques pour les coccinelles natives, mais ce n'est qu'à la fin du XX^e siècle que deux entomologistes travaillant indépendamment l'un de l'autre ont pu démontrer, l'un au Canada (Marshall, 1995 in (Howarth, 2000)), l'autre aux USA (Wheeler et Hoebeke, 1995 in (Howarth, 2000)), que le déclin spectaculaire dans toute son aire d'origine de la coccinelle à 9 points *Coccinella novemnotata*, espèce auxiliaire des cultures, était dû à l'expansion de la coccinelle à 7 points, allochtone, *C. septempunctata*. Plus récemment, il est apparu que d'autres espèces de coccinelles natives aphidiphages et auxiliaires des cultures (*C. transversoguttata*, *Adalia bipunctata*), ont elles aussi régressé sous l'effet de la compétition imposée par la coccinelle à 7 points (Kajita et al., 2000; Snyder et al., 2004; Hesler, 2005), ou par la coccinelle chinoise *Harmonia axyridis* qui agit également prédation directe (Kajita et al., 2000; Michaud, 2002b; Snyder et al., 2004; Cottrell, 2005). Cette dernière espèce peut également porter préjudice à des auxiliaires aphidiphages d'autres groupes comme des cécidomyies et des chrysopes (Gardiner & Landis, 2007), voire à la coccinelle à 7 points dans les régions de sympatrie (Hironori & Katsuhiko, 1997; Brown & Miller, 1998).

Néanmoins, l'intensité du service écologique de contrôle biologique des ravageurs peut être conservée grâce à l'action de ces auxiliaires allochtones qui compensent le déficit de service généré par la régression des populations d'espèces natives : *Harmonia axyridis* assure potentiellement un contrôle aussi efficace des pucerons que les auxiliaires (cécidomyies et chrysopes) natifs (Gardiner & Landis, 2007), et représente même, avec *Coccinella septempunctata* l'ennemi majeur d'un nouveau ravageur du soja, le puceron *Aphis glycines* (Costamagna & Landis, 2006; Costamagna et al., 2007)..

Enfin, l'insecte auxiliaire allochtone faisant l'objet du plus grand nombre de lâchers chaque année dans le monde sous forme de lutte biologique par augmentation (car il ne s'installe pas sur le long terme), est le trichogramme *Trichogramma brassicae* contre la pyrale du maïs. Malgré cela, il a été observé qu'il ne se déplace pas vers les populations non cibles de papillons autochtones (Bigler et al., 2002; Babendreier et al., 2003).

*Conclusion - Les cas connus de modification des relations biodiversité - service écologique suite aux lâchers d'auxiliaires dans le cadre d'une gestion courante des populations de ravageurs par lutte biologique par augmentation, sont relatifs aux coccinelles, et concernent en Europe la coccinelle chinoise *Harmonia axyridis*, et en Amérique du Nord cette même espèce plus la coccinelle européenne à 7 points *Coccinella septempunctata*. Toutefois, plusieurs études signalent que leur action régulatrice à l'encontre des pucerons, parvient à compenser le déficit de ce service écologique suite à la diminution des auxiliaires aphidiphages natifs du fait de l'arrivée de ces compétitrices importantes, voire ennemies directes pour eux. Certains lâchers annuels importants (ceux des trichogrammes contre la pyrale du maïs) ne sont quant à eux suivis d'aucun effet significatif sur des populations de lépidoptères non cibles.*

2.4.3.5. Interactions avec les changements globaux

Au même titre que les interactions avec l'intensité de la gestion, les interactions des relations biodiversité-services écologiques avec les facteurs de changement global sont essentiellement inconnues, et n'ont fait l'objet que d'un nombre d'études extrêmement limité. Les facteurs de changement global tels que l'augmentation de température, de la fréquence des sécheresses, ou a contrario des précipitations (en particulier hivernales), de la déposition d'azote ou de la concentration en CO₂ atmosphérique ont des effets directs sur le fonctionnement des écosystèmes (par ex. sur la production primaire ou la décomposition des litières et de la matière organique), ainsi que des effets, pas tous bien connus, sur la biodiversité.

. Diversité végétale

Les analyses de la section 2.2.2.1. ont montré qu'on ne peut conclure nettement sur une plus grande stabilité des rendements sur le long terme, ou sur une meilleure résistance face aux impacts du changement climatique lorsque la rotation culturale est plus diversifiée. Cependant, l'analyse des effets de la rotation sur les états du milieu (voir ci-dessous) laisse à penser que ceux-ci conduisent à créer un état du milieu cultivé qui lui permette de mieux faire face à des stress biotiques ou abiotiques. Le mode de production biologique, grâce à l'importance attribuée aux restitutions organiques au sol qui améliorent sa capacité de rétention en eau, apparaîtrait comme étant plus apte à faire face aux épisodes de sécheresse durant lesquels il semble permettre l'obtention de rendements plus élevés qu'en mode conventionnel.

Les données existantes pour les prairies permanentes assemblées expérimentalement ne permettent pas de prédire si une diversité plus élevée des communautés végétales permettrait une meilleure stabilité, voire une augmentation (pour la fertilisation en CO₂ et en azote) de la production en réponse aux changements globaux. Les effets nets des facteurs de changement global seront un compromis entre leurs effets directs sur la productivité (par ex. fertilisation par le CO₂ ou l'azote, diminution par la sécheresse), en interaction avec la gestion, et leurs effets indirects via les modifications de diversité des communautés, en particulier les changements de composition spécifique et fonctionnelle. De la même manière, on ne peut pas prédire si la biodiversité permettra d'augmenter la régulation du climat via la séquestration du carbone dans les sols puisque celle-ci sera diminuée directement par le réchauffement (augmentation de la respiration des sols) et la sécheresse (baisse de l'activité des plantes et des microorganismes du sol ; réduction de la décomposition), et éventuellement stimulée par la déposition d'azote et l'augmentation du CO₂ atmosphérique (via la stimulation de l'activité microbienne des sols).

Enfin, les impacts des changements globaux sur les invasions passeront probablement par leurs effets sur la disponibilité des ressources et les régimes de perturbations dans les communautés. Les impacts de ces invasions sur la structure des sols, la fertilité, la disponibilité en eau, ou les régimes d'incendies pourraient être plus importants dans des conditions d'augmentation de l'aridité, en particulier pour les prairies et parcours des régions les plus méridionales.

Conclusion : Les interactions des relations diversité végétale - services écologiques avec les facteurs de changement global sont essentiellement inconnues car complexes. On n'est aujourd'hui pas capable de prédire si la biodiversité permettra de tamponner les effets directs des changements globaux sur les agroécosystèmes, ou si les facteurs de changement global moduleront les effets de la biodiversité sur les services écologiques.

. Microorganismes du sol

L'augmentation de température accélère la minéralisation de la matière organique et la production de CO₂. C'est un phénomène global qui a été démontré expérimentalement et peut aussi se mesurer en comparant les activités microbiennes en fonction de la latitude (vitesse de minéralisation en climat tempéré et sous l'équateur par exemple). Cependant la littérature ne met pas en évidence le rôle d'éventuelles modifications de diversité microbienne dans cette augmentation de minéralisation et de production de CO₂. En retour, l'augmentation de la teneur en CO₂ augmente la biomasse microbienne et les activités microbiennes, et peut favoriser la diversité bactérienne.

Conclusion - Le stockage du C est assuré par les microorganismes du sol. La composante de la diversité microbienne du sol qui importe, toutes choses égales par ailleurs, pour la séquestration du carbone dans les sols est l'importance relative des champignons par rapport aux bactéries. Les actions de gestion ou les changements globaux (CO₂, climat) influenceront aussi sur la séquestration du C via leurs effets sur le ratio champignons / bactéries. Ainsi l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique devrait stimuler les activités microbiennes et se traduire par une plus grande séquestration de C organique dans les sols.

. Arthropodes ravageurs et auxiliaires

Si les recherches sur les conséquences des changements globaux sur les communautés végétales, sont relativement bien avancées, celles portant sur les arthropodes phytophages sont bien moins avancées, et les travaux concernant les niveaux trophiques supérieurs sont presque inexistants (Hoover, 2004). De ce fait, les modifications actuelles et à venir du service écologique de contrôle des bioagresseurs, en lien avec celles de la diversité des communautés d'auxiliaires zoophages, sont très mal connues et relèvent encore du domaine de la prospective sur de nombreux points (Hoover, 2004).

Toutefois, d'après les connaissances actuelles issues d'études ayant porté sur divers types de paysages plus ou moins transformés, l'évolution des modes d'utilisation et de gestion des agroécosystèmes, s'orientant vers des paysages de plus en plus homogènes et simplifiés dans les zones agricoles, devrait continuer d'occasionner des baisses de diversité dans les populations d'auxiliaires zoophages et donc un affaiblissement de l'intensité du service écologique de contrôle des ravageurs (Bianchi et al., 2006).

Sous l'effet des déplacements d'espèces, d'origine anthropique soit directe (transports volontaires ou non) soit indirecte (du fait du réchauffement climatique), tous les agroécosystèmes de la planète seront particulièrement soumis à l'arrivée de nouvelles espèces de ravageurs, notamment d'espèces migratrices dans le plus court terme (Cannon, 1998). Les risques d'installation et d'invasion des arthropodes allochtones dépendront du niveau de résistance écologique des agroécosystèmes, lui-même dépendant directement et positivement de la diversité des communautés natives d'arthropodes (Michaud, 2002a). Les paramètres climatiques, essentiellement la température mais aussi la concentration en CO₂, auront eux aussi une influence importante selon les modèles de prédiction actuels (Cannon, 1998; Hoover, 2004). Les agroécosystèmes des latitudes moyennes et hautes ne devraient pas subir de changements trop importants, contrairement aux régions de latitudes basses. En effet, l'augmentation des températures devrait y être plus forte et favoriser ainsi nombre de ravageurs au travers de plusieurs processus écologiques (changements phénologiques...), biologiques (vitesse de

croissance accrue des individus, mortalité hivernale réduite) et démographiques (taux de croissance des populations accrus) (Cannon, 1998). L'augmentation de la teneur atmosphérique en CO₂, devrait avoir des répercussions variables selon les espèces de ravageurs : les pucerons devraient s'en trouver favorisés mais d'autres espèces d'homoptères au contraire s'en trouveraient défavorisés (Cannon, 1998), de même que les parasitoïdes des premiers (Hoover, 2004). Ces derniers auteurs soulignent le fait que la prise en compte simultanée de l'influence de l'augmentation de la température et de celle de la teneur en CO₂, traduisant de plus le contexte *in natura*, modifie les résultats de leur effet individuel, et fournit des réponses qui sont alors proches des dynamiques de populations de pucerons et de leurs parasitoïdes, actuellement observées (Hoover, 2004).

Conclusion - Les recherches sur les conséquences des changements globaux sur les communautés d'arthropodes phytophages sont peu avancées, et celles concernant les niveaux trophiques supérieurs (auxiliaires zoophages notamment) et le service associé de contrôle des ravageurs, sont presque inexistantes. Si l'évolution probable des paysages agricoles vers davantage d'uniformisation ne laisse que peu de doutes sur la baisse de ce service écologique, les effets des changements de température et de concentration en CO₂ sur les mêmes organismes et service relèvent encore du domaine de la prospective en de nombreux points.

2.4.4. Biodiversité et multi-fonctionnalité

2.4.4.1. Relations entre biodiversité et fourniture de services multiples

L'analyse détaillée des relations entre composantes de la biodiversité et services écologiques présentée dans la section 2.2 a montré que différentes composantes de la biodiversité peuvent contribuer simultanément à plusieurs services (voir Tableau synthèse par groupe d'organismes, section 2.3). Par exemple, la richesse spécifique végétale est bénéfique pour l'efficacité de la production primaire et par là pour l'utilisation de l'azote et la qualité des eaux, ce qui permet d'optimiser simultanément des deux services au travers de la gestion de la fertilisation (Schläpfer & Erickson, 2001). De la même manière, la richesse taxinomique / génétique des mycorhizes favorise la stabilité du sol, l'efficacité de la production primaire (via la nutrition minérale des plantes) et sa stabilité via ses effets sur l'état sanitaire des plantes, et la préserver doit donc permettre des gains de production importants. La multifonctionnalité est donc non seulement une préoccupation politique importante, mais une réalité incontournable pour la gestion des services écologiques, qui pose de nouvelles questions de recherche (Bennett & Balvanera, 2007).

La gestion de la biodiversité des prairies permanentes pour la fourniture simultanée de différents services constitue un enjeu primordial (Thiébaud et al., 2001; Lemaire et al., 2005; Otte et al., 2007; Soussana & Lüscher, 2007). Les services les plus communément considérés dans le cadre de cette multifonctionnalité sont la production fourragère, la qualité des eaux et la régulation du climat via la séquestration du carbone et la limitation de production des gaz à effet de serre. On peut aussi y ajouter la qualité de la production fourragère pour les produits animaux et sa stabilité à l'échelle de l'exploitation (Duru et al., 2005).

Inversement, une même composante de la biodiversité peut intervenir comme source de bénéfices pour certains services, mais de dommages pour d'autres services. C'est par exemple le cas pour la diversité des adventices. Pour un agriculteur, prendre la décision de laisser une flore adventice plus ou moins maîtrisée dans le couvert cultivé ou de mettre en place un couvert d'une végétation choisie peut potentiellement entraîner, en fonction des ressources du milieu et du climat, une perte de rendement plus ou moins importante. Dans le cadre d'une agriculture où l'on tente de réintroduire un fonctionnement écologique, la perte de rendement doit être confrontée aux multiples gains liés à la présence de ces mauvaises herbes. Les services se mesurent à tous les niveaux : sur le milieu (limitation de l'érosion, amélioration de la structure du sol ; Carsouille, 1986) et sur les relations biologiques (développement des parasitoïdes, détournement des parasites ; Altieri & Schmidt, 1986a) ; production de pollen pour les abeilles (Schweitzer, 2004) ; non sélection d'adventices opportunistes). Si la liste non exhaustive de ces services ne permet pas de douter de l'intérêt du maintien d'une

communauté de mauvaises herbes dans les parcelles cultivées (Gerowitt et al., 2003), la difficulté de convaincre les acteurs réside alors dans la mesure complexe des bénéfices face à la perte de rendement dont l'estimation est très aisée. De plus indirectement, ne pas intervenir sur la flore par un désherbage mécanique dans une parcelle de tournesol par exemple, peut avoir un effet très bénéfique sur les nichées d'oiseaux tels que l'oedicnème criard. Le bilan global devient alors très subtil à mesurer entre le gain écologique (flore + oiseaux) et la perte agronomique (rendement et gestion de l'eau).

De la même manière, des questions de conservation de la biodiversité peuvent conduire à mettre en balance les effets négatifs de certaines espèces à comportement invasif, qu'elles soient exotiques ou natives (par ex. la fougère aigle, Prévosto et al., 2006 ; le genêt, Marrs et al., 2007) avec leur contribution au maintien de la fertilité ou à la séquestration du carbone, ou d'autres services comme la valeur esthétique, la production de miel, etc. (voir 2.2.3.7).

Si les rôles multiples de certaines composantes de la biodiversité ont donc été constatés, les objectifs de gestion multi-fonctionnelle de la biodiversité demandent de comprendre les mécanismes impliqués, ce pour quoi la bibliographie est pour l'instant extrêmement limitée.

Deux études se sont intéressées au rôle de la diversité spécifique en tant que telle pour plusieurs fonctions écosystémiques simultanées. Ainsi, la ré-analyse des données de l'expérimentation sur 8 sites européens BIODDEPTH a montré que même si la richesse spécifique contribue à l'ensemble des services des prairies permanentes au travers de ses effets sur différentes fonctions (production primaire aérienne et souterraine, décomposition, pools d'azote dans la végétation et dans le sol, interception de la lumière), en fait ce sont différentes espèces qui sont impliquées par leurs effets individuels, si bien que la multifonctionnalité requiert non seulement un nombre d'espèces élevées mais aussi la présence d'une collection d'espèces particulières (Hector & Bagchi, 2007). Ainsi, le nombre minimum d'espèces requises pour assurer l'ensemble des services augmente avec le nombre de services considérés pour la multi-fonctionnalité. Ce résultat a été confirmé par une étude de modélisation (Gamfeldt et al., 2008) qui a démontré que la redondance fonctionnelle était d'autant plus faible qu'on considère plus de fonctions écosystémiques. Bien que ceci n'ait pas été analysé formellement, différentes espèces de la faune du sol jouent aussi des rôles différents pour différentes fonctions / services. De ce fait, l'effet d'une augmentation de la biodiversité de la faune du sol sur une fonction (par exemple la décomposition) n'est pas forcément lié à son effet sur une autre fonction (exemple : minéralisation, production végétale...) (Bradford et al., 2002). L'analyse des rétroactions entre diversité végétale et diversité des organismes du sol, et leurs implications pour les services intrants de ressource (section 2.2.4.) a également illustré la complexité des inter-relations existant entre services via les interactions entre diversités de différents organismes.

S'intéresser non plus à la diversité taxinomique mais à la diversité fonctionnelle ouvre d'autres perspectives sur les mécanismes sous-tendant la multi-fonctionnalité. Ainsi, la présence de groupes fonctionnels particuliers peut contribuer simultanément à plusieurs services écologiques. L'analyse de la section 3.3 a part exemple mis en évidence les multiples bénéfices des légumineuses dans les prairies, les rotations culturales, ou en cultures mélangées, ainsi que leurs risques potentiels pour la qualité des eaux ou l'invasion par des espèces exotiques.

Si l'on s'intéresse aux traits fonctionnels des espèces dominantes des prairies semi-naturelles et non plus à leur identité, il apparaît que des traits fonctionnels déterminant sont communs à différents services. Ainsi, la teneur en matière sèche des feuilles et la phénologie des graminées sont associées à la fois à la production quantitative, à sa qualité, et à sa stabilité dans le temps (Duru et al., 2005). La moyenne à l'échelle de la communauté de la teneur en azote des feuilles permet non seulement de calculer le rendement attendu et la charge animale réalisable, mais les impacts sur la diversité végétale des prairies de trois régions contrastées (Angleterre, Espagne et Argentine), montrant ainsi que des valeurs intermédiaires sont les plus favorables à la conciliation des objectifs économiques de production et des objectifs de conservation (Hodgson et al., 2005). La moyenne à l'échelle de la communauté de la teneur en azote des feuilles est également apparue comme un déterminant commun de services comme la quantité et la qualité des fourrages, et le maintien de la diversité des prairies subalpines (Quétier et al., 2007 ; voir Figure 2.4-2). Cependant, pour certaines fonctions impliquant en particulier des interactions entre traits fonctionnels végétaux et diversité des organismes du sol, il

semblerait que les traits végétaux impliqués puissent diverger d'une fonction à l'autre (Eviner & Chapin, 2003). L'approche de la multi-fonctionnalité au travers des traits fonctionnels semble donc une piste prometteuse pour les recherches futures.

Enfin, quelques travaux très récents se sont intéressés à la distribution de l'échelle du paysage à l'échelle régionale des niveaux de plusieurs services considérés simultanément. Ces analyses permettent d'examiner les corrélations entre différents services, et leur corrélation avec la conservation de la biodiversité, montrant que la prise en compte de la multi-fonctionnalité dès la planification régionale permet une meilleure performance globale (Chan et al., 2006).

Conclusion - Différentes composantes de la biodiversité peuvent contribuer simultanément à plusieurs services. Inversement, une même composante de la biodiversité peut intervenir comme source de bénéfices pour certains services, mais de dommages pour d'autres services. Alors que les objectifs politiques se tournent vers la multi-fonctionnalité, c'est-à-dire la conciliation de plusieurs services écologiques et de la conservation de la biodiversité dans les agroécosystèmes, une meilleure compréhension de ces effets multiples devient indispensable. S'il semble qu'au niveau spécifique la fourniture de services multiples implique une richesse supérieure à celle nécessaire pour soutenir des services considérés individuellement, il apparaît que la diversité fonctionnelle, et en particulier les traits des espèces les plus abondantes, soit également un facteur déterminant dont les conséquences restent à explorer. Les travaux les plus récents proposent d'utiliser de telles analyses pour gérer la multi-fonctionnalité du paysage à l'échelle régionale.

2.4.4.2. Interactions et boucles de rétroaction entre diversité végétale, diversité des arthropodes et services de régulation biologique (pollinisation et contrôle biologique des ravageurs)

A titre d'exemple d'analyse des inter-relations entre gestion, biodiversité, et multi-fonctionnalité, nous présentons une analyse du cas des services de régulation biologique.

Les niveaux de diversité végétale dans les agroécosystèmes sont la résultante d'un ensemble de pratiques agricoles tant au sein même des parcelles cultivées (traitements herbicides essentiellement) que sur leurs abords (modes d'entretien ou élimination des haies, talus, bandes herbeuses, fossés et autres infrastructures écologiques). Base de toutes les chaînes trophiques hétérotrophes, de l'herbivore au prédateur de 4^e ou 5^e niveau, la diversité des plantes a d'importantes conséquences directes et indirectes sur les arthropodes impliqués dans l'aspect phytosanitaire des cultures et dans la pollinisation des espèces entomophiles. En effet, le maintien à un niveau de densité acceptable de quelques adventices dans la culture (mais tout l'enjeu est alors de favoriser certaines espèces à rôle fonctionnel bénéfique en évitant le développement des espèces trop agressives - (Storkey & Westbury, 2007), pourrait permettre d'offrir aux ennemis naturels des ravageurs les ressources trophiques dont nombre d'entre eux ont besoin (pollen et nectar, proies et hôtes de substitution et parfois spécifiques des adventices) et ainsi de diminuer dans certains cas l'abondance des ravageurs sur la culture grâce à une action régulatrice accrue des auxiliaires (Smith, 1976a; Smith, 1976b; Shelton & Edwards, 1983; Andow, 1990; Häni, 1990; Afun et al., 1999; Landis et al., 2005; Norris & Kogan, 2005). Ainsi la gestion, via une baisse d'intrant phytosanitaire (herbicide) accompagnée d'un maintien d'infrastructures écologiques avec une composante biologique fonctionnelle importante pour le service de contrôle biologique des ravageurs, peut-elle en retour permettre, via la meilleure expression de ce dernier, une diminution des insecticides, autre groupe d'intrants phytosanitaires (Häni et al., 1998) (inter- et rétroactions en flèches rouges sur la figure 2.4-8).

Le même principe de maintien à un niveau suffisant d'une diversité végétale intra- et extra-parcellaire avec des rôles fonctionnels bénéfiques pour les pollinisateurs (Dover, 1997; Carvell et al., 2004; Kremen et al., 2007), s'accompagne également d'effets bénéfiques pour les cultures (Degrandi-Hoffman & Watkins, 2000; Klein et al., 2003) et se voit renforcé par la diminution des traitements insecticides évoqués précédemment (Holzschuh et al., 2007). Le jeu des interactions entre composantes biologiques fonctionnelles et donc services/dommages, est complété par des effets améliorant le service de régulation du microclimat en provenance des infrastructures écologiques (de

plus pourvoyeurs de sites de reproduction – (Johansen, 1978), service dont profitent directement les plantes cultivées (Smith 1929, Soegaars 1954, Bender 1955, Vanhee 1957, Caluianu et al. 1959, in Soltner (1995)) mais également les pollinisateurs et ennemis naturels lors des diverses phases de leur cycle (Tonhasca, 1993; Carter & Rypstra, 1995; Bugg & Pickett, 1998; Gurr et al., 1998; Nentwig, 1998; Landis et al., 2000; Dyer & Stireman, 2003; Altieri & Nicholls, 2004b; Nicholls & Altieri, 2004; Pfiffner & Wyss, 2004). Cependant de nombreux ravageurs peuvent également tirer profit dans un premier temps de ces infrastructures écologiques, véritables refuges hivernaux (Marshall, 2004), mais ces mêmes infrastructures favorisent également et fortement leurs ennemis naturels - (Landis et al., 2005)). Toutefois, de nombreux ravageurs préfèrent les milieux plus exposés et ouverts pour leur phase de multiplication (Risch, 1981; Andow & Risch, 1985; Andow, 1988).

Enfin, outre les principales interactions et rétroactions évoquées ci-dessus, de nombreuses autres voies existent entre les effets des pratiques phytosanitaires et des infrastructures écologiques, les organismes impliqués dans la santé et la pollinisation des plantes et les services/dommages qui en découlent ; la plupart d'entre elles sont schématisées dans la Figure 2.4-8.

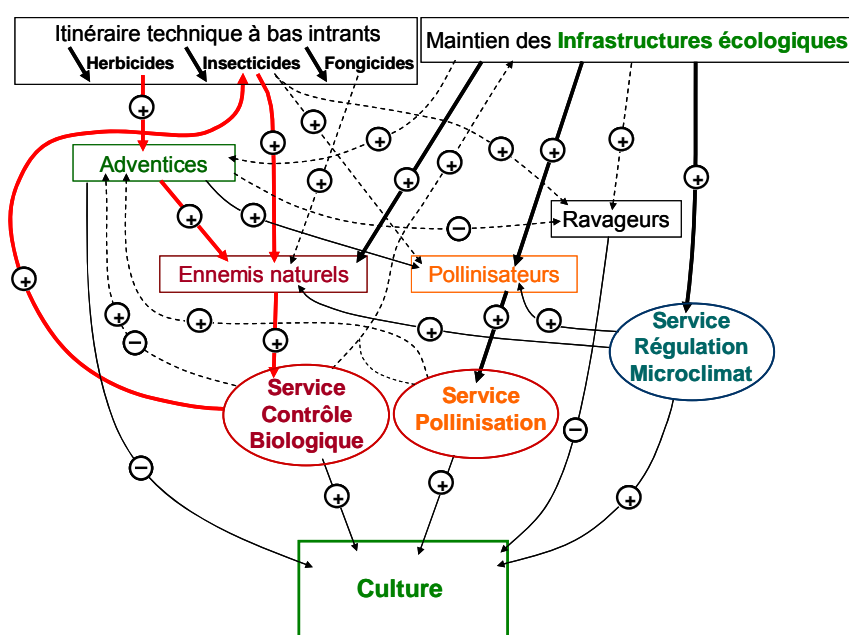


Figure 2.4-8. Interactions et boucles de rétroaction entre les effets des pratiques phytosanitaires à bas intrants et des infrastructures écologiques maintenues, les organismes impliqués dans la santé et la pollinisation des plantes et les services/ dommages qui en découlent (en rouge, les interactions et rétroaction entre pratiques phytosanitaires visant les adventices et les ravageurs des cultures ; en noir épais les principaux effets du maintien des infrastructures écologiques ; les flèches en pointillés et en trait normal indiquent des effets moyens respectivement modérés à plus importants, des cas réels s'éloignant de ces cas généraux pouvant toujours être possibles selon les contextes agricoles).

Conclusion - La diversité végétale des agroécosystèmes (adventices, infrastructures écologiques) détermine la diversité des communautés d'arthropodes impliqués dans les services de régulation biologique (pollinisation, contrôle biologique des ravageurs). Une baisse raisonnée (en termes de doses et d'objectifs écologiques) de la pression en herbicides sur les adventices et le maintien de milieux semi-naturels autour des parcelles, peuvent favoriser la diversité des auxiliaires qui par rétroaction permettent de diminuer la pression en insecticides sur les ravageurs (grâce aux ennemis naturels) et assurent une meilleure reproduction des plantes (grâce aux pollinisateurs). D'autres interactions viennent renforcer ces effets, telle l'amélioration par des infrastructures écologiques (haies) du service de régulation du microclimat. Des interactions négatives entre composantes biologiques (arthropodes, adventices, cultures) existent mais la gestion appliquée par l'agriculteur doit maximiser les relations positives afin d'obtenir un effet globalement bénéfique à la culture du système d'interactions, la condition initiale étant une diversité végétale à fonctionnalité positive suffisante dans les agroécosystèmes.

2.5. Intérêts de la biodiversité pour les services rendus par les écosystèmes : Conclusions

L'analyse détaillée des contributions de différentes composantes de la biodiversité pour les différents services écologiques réalisée dans la section 2.2. permet de dégager un ensemble de conclusions quant à la contribution de la biodiversité aux services rendus par les agroécosystèmes. Ces conclusions sont reprises de manière synthétique dans le Tableau 2.5-1. Celles-ci sont synthétisées dans cette section par catégories de services telles que définies pour ce chapitre. Une brève synthèse des conclusions est ensuite proposée (section 2.5.4).

2.5.1. Services intrants

La bibliographie disponible à ce jour ne permet pas de démontrer un effet direct de la biodiversité en termes quantitatifs sur la **stabilité des sols**, principalement parce que les études expérimentales sont très peu nombreuses. Les effets connus concernent plutôt la **présence et l'abondance de groupes fonctionnels**, voire d'espèces, particuliers, que ce soit parmi la faune du sol (lombriciens), les microorganismes (champignons mycorhiziens), ou les végétaux (p.ex. graminées pérennes de grande taille). Chez les plantes, il est possible d'identifier les **traits fonctionnels** favorisant la stabilité du sol, mais un éventuel effet de la diversité fonctionnelle via la complémentarité resterait à démontrer formellement. La complémentarité fonctionnelle dans le temps est exploitée dans les rotations culturales. L'amplitude **des effets directs des modalités de gestion** sur la structure des sols semble généralement supérieure à ceux que pourrait avoir la biodiversité, et les effets de la biodiversité se manifesteront essentiellement pour les pratiques sans labour. De la même manière, et essentiellement en lien avec les mêmes caractéristiques fonctionnelles des plantes et de la biodiversité du sol, la **disponibilité en eau** au sein des parcelles dépend principalement de la composition fonctionnelle et de la diversité fonctionnelle végétale (dans le temps ou dans la parcelle).

Le **maintien de la fertilité** apparaît quant à lui comme un service écologique pour lequel les effets de la biodiversité sont particulièrement **complexes**, d'une part parce qu'il est contrôlé par les activités d'un très grand nombre d'organismes (plantes, pédofaune, microorganismes du sol, herbivores domestiques et sauvages) et de leurs interactions, et d'autre part parce que pour chacun de ces groupes les effets ne sont pas triviaux. Les effets connus sont principalement ceux de la **composition fonctionnelle ou de la diversité fonctionnelle** plutôt que des effets de la diversité spécifique *per se*. Trop peu d'études expérimentales ont encore été conduites sur les dimensions fonctionnelles des effets de la biodiversité sur la fertilité, si bien qu'il est dans l'état actuel des connaissances difficile de tirer des conclusions opérationnelles.

La **pollinisation** repose principalement sur la présence et l'activité de quelques espèces généralistes telles que l'abeille domestique, ce qui conférerait une **forte résilience** du service de pollinisation à l'extinction d'espèces pollinisatrices spécialistes. Un nombre limité d'études suggère cependant que la **diversité fonctionnelle** des pollinisateurs peut contribuer au maintien de la diversité des communautés de plantes sauvages et améliorer la performance des cultures entomophiles (ex. le colza). En revanche, le **contrôle biologique des bioagresseurs** dépend directement de la **diversité taxinomique** des organismes, que ce soit les auxiliaires, les microorganismes du sol ou les plantes (cultivées et adventices). Dans le cas des auxiliaires, leur identité est aussi essentielle, alors que le contrôle des phytopathogènes dépend aussi de la diversité fonctionnelle des microorganismes du sol. De la même manière, le **contrôle des invasions** par des espèces végétales exotiques augmente avec la **richesse spécifique** des plantes et des arthropodes herbivores. Dans les cas des plantes, la composition et la complémentarité fonctionnelle ont un rôle essentiel. La gestion influence aussi directement les invasions via la disponibilité en ressources et les perturbations, et indirectement via leurs effets sur les communautés végétales (et d'arthropodes).

Enfin, la **santé des animaux domestiques** offre un exemple intéressant de bénéfice du maintien de la diversité spécifique des prairies permanentes. Elle semble en effet favorisée par le fait que celle-ci permet le maintien d'espèces bénéfiques particulières, donc l'effet de la diversité spécifique est indirect.

Services intrants - Conclusion :

Les informations disponibles suggèrent que les services intrants liées à la **fourniture de ressources** pour la production végétale et animale ne dépendent pas du nombre d'espèces en tant que tel mais plutôt de la **diversité fonctionnelle** *sensu lato*, c'est-à-dire en général la présence ou l'abondance de groupes fonctionnels ou traits fonctionnels particuliers, et dans certains cas la complémentarité fonctionnelle entre espèces ou groupes fonctionnels. Ces services sont par ailleurs très fortement influencés par les effets directs de la gestion, ainsi que par ses effets indirects via les modifications de la biodiversité (fonctionnelle). Bien que la question clé de l'importance relative des effets directs de la gestion des agroécosystèmes sur les principaux services intrants et de ceux passant par des modifications de la biodiversité soit peu informée, il semble que les effets directs soient souvent plus puissants que les effets mettant en jeu la biodiversité : au final, les rôles de la biodiversité dans la fourniture de services intrants apparaissant comme d'autant plus importants que la gestion qui s'exerce pour assurer ces services est faible.

Les services intrants liés à des fonctions de **régulation biotique** dépendent quant à eux de la **diversité taxinomique** des organismes impliqués, en particulier les plantes et les arthropodes. Cette diversité a des effets généralement bénéfiques, bien que dans quelques cas particuliers elle puisse causer des dommages. Par contre, il n'existe que peu d'information sur le rôle de la diversité fonctionnelle, dont les effets pourraient sous-tendre ceux de la diversité taxinomique, tout comme pour les services de fourniture de ressources.

En outre, la **diversité des paysages** bénéficie à une vaste gamme de services intrants : stabilité du sol, disponibilité en eau, régulation du microclimat, pollinisation, contrôle des ravageurs par les auxiliaires des cultures, contrôle des invasions biologiques et santé des animaux domestiques. Il s'agit clairement d'une composante clé de la biodiversité en termes de fourniture de services intrants.

2.5.2. Services de production contribuant au revenu agricole direct

2.5.2.1. Production végétale

Rendement de la production végétale : Les données expérimentales utilisant des assemblages artificiels de communautés prairiales gérées au plus par la fauche laissent à penser que la productivité primaire augmente de manière log-linéaire avec le nombre d'espèces semées. Cet effet est dû aux **propriétés fonctionnelles** des espèces ou groupes fonctionnels dominants et/ou à la **complémentarité** entre espèces, groupes fonctionnels ou génotypes, dans leur manière d'exploiter les ressources (lumière, nutriments, eau). Pourtant cet effet ne se retrouve pas en conditions agricoles, sauf lorsque les légumineuses fertilisent les cultures ou les mélanges fourragers, ou que les espèces autres que la culture principale peuvent être valorisées, ce qui est en particulier le cas pour les cultures de couverture utilisables comme fourrages ou l'agroforesterie. La richesse spécifique ou fonctionnelle de la faune du sol n'a quant à elle que peu d'impact sur la productivité, alors qu'importe la **présence d'espèces ou de groupes trophiques** particuliers. Concernant les microorganismes, le peu de données disponibles laissent à penser que certaines dimensions de leur biodiversité, en particulier fonctionnelle, pourraient être bénéfiques.

Stabilité du rendement végétal face aux variations biotiques : Les activités de tout un ensemble d'organismes contribuant (au moins de manière quantitative) à l'agrobiodiversité (adventices, ravageurs, phytopathogènes, faune sauvage) causent des dommages à la production agricole sur le court terme. L'objectif de l'agriculture conventionnelle est de les réduire par les pratiques de travail du sol et par l'utilisation de pesticides. Néanmoins, le maintien de la **diversité végétale** au sein des cultures (intra- ou interannuelle, intra- ou interspécifique) peut réduire ces dommages, tout comme peut le faire la diversification des cultures et des éléments semi-naturels au sein du paysage.

Stabilité du rendement végétal face aux variations abiotiques : A l'échelle de la parcelle, on pourrait théoriquement attendre une augmentation de la stabilité du rendement pour des cultures plus diverses, mais les données expérimentales en communautés assemblées ne sont pas probantes. La composition fonctionnelle pourrait jouer un rôle plus important que la richesse spécifique dans la

stabilité de la production. On ne peut pas prédire le bilan entre les effets directs des changements environnementaux sur le rendement, et leurs effets indirects via les changements de diversité végétale, quantitative et qualitative. En pratique cependant, pour les cultures annuelles et les prairies temporaires la **diversification spécifique ou génétique dans le temps** (rotation, cultures de couverture, culture intermédiaires) **ou au sein d'une même parcelle** (culture associée, mélange variétal diversifié) permet d'augmenter la stabilité de la production primaire sous l'effet de la **diversification des traits fonctionnels**. Au niveau du **système fourrager**, une diversité de types de prairies améliore la robustesse des systèmes d'alimentation des troupeaux face aux fluctuations climatiques.

Production végétale - Conclusion : La diversité spécifique ou génétique des espèces cultivées, utilisée soit dans le temps soit au sein d'une même parcelle, permet de soutenir des rendements moyens plus élevés sur le long terme, même si elle ne garantit pas des rendements instantanés plus forts. A contrario, dans les prairies permanentes, le rendement instantané est accru par la richesse spécifique végétale via les propriétés fonctionnelles des espèces ou groupes fonctionnels dominants et/ou à la complémentarité fonctionnelle entre espèces, groupes fonctionnels ou génotypes, mais ceci ne garantit pas la stabilité à long terme à l'échelle de la parcelle. En revanche la diversité à l'échelle de l'exploitation garantit une meilleure stabilité du rendement fourrager.

2.5.2.2. Production animale

Diversité végétale et ressource alimentaire : L'hypothèse que les prairies permanentes diversifiées présentent une **valeur nutritive** moins élevée mais plus stable dans le temps que les prairies peu diversifiées n'est validée que partiellement par la bibliographie. La diversité floristique a un effet indirect en garantissant la **présence d'espèces** contribuant à la valeur nutritive et/ou à sa stabilité (par ex. dicotylédones, plantes riches en tanins). Les herbivores domestiques choisissent un régime alimentaire diversifié, qui conduit à une **augmentation de l'herbe ingérée** dans les prairies diversifiées. Sur des végétations très hétérogènes composées de ligneux et de plantes herbacées, la diversité peut également contribuer à **stabiliser l'ingestion** des animaux dans le temps, quantitativement et qualitativement.

Effets de la diversité des prairies sur la production animale : Bien que des associations simples d'espèces suggèrent que la diversification des prairies puisse améliorer les performances animales, ceci ne semble pas généralisable à des associations plus complexes. Pour celles-ci, on observe une **absence d'effet ou des effets hétérogènes** en termes de performance individuelle de croissance ou de production laitière. Au-delà du nombre d'espèces, il apparaît que leur **nature et leur abondance** jouent un rôle déterminant sur la production fourragère par unité de surface. Un nombre limité d'études montre que les rendements fourragers supérieurs obtenus à partir d'associations complexes permettent au final d'atteindre une production laitière par hectare nettement supérieure à celle des associations simples, et ce pour différents contextes climatiques.

Caractéristiques sensorielles des produits animaux : La **richesse spécifique** des prairies, et en particulier la richesse et l'abondance des dicotylédones, augmente les caractéristiques sensorielles des **fromages** en favorisant la **présence d'espèces ou de familles particulières**. Ce n'est pas le cas pour le lait cru. Les effets de la diversité des prairies sur les **produits carnés** sont peu étudiés et relèvent principalement les effets d'espèces désirables (renfermant des tanins) ou indésirables (certaines luzernes), bien que ceux-ci ne soient pas généralisables.

Production animale - Conclusion : La diversité spécifique des prairies permanentes permet une ingestion plus abondante de fourrage de meilleure qualité, en particulier sur le long terme. Leur production plus abondante, en particulier en conditions climatiques défavorables, augmente la production laitière par hectare ainsi que les qualités sensorielles des fromages. L'ensemble de ces effets est le fait de la présence ou l'abondance d'espèces ou groupes d'espèces particulières plutôt que de la richesse spécifique *per se*. Les espèces impliquées différant selon la composante considérée, la richesse spécifique augmente la probabilité de leur présence.

2.5.3. Services produits hors revenu agricole direct

La diversité spécifique et fonctionnelle végétale, ainsi que l'abondance des ligneux et l'hétérogénéité spatiale du paysage, participent à la **régulation des crues**, mais diminuent la disponibilité moyenne en eau à l'exutoire, et ainsi par exemple la disponibilité pour l'irrigation ou la production d'hydro-électricité en aval.

La biodiversité végétale utilisée de manière contemporaine (prairies et cultures diversifiées) ou dans le temps (cultures de couverture, cultures intermédiaires, rotation culturale) joue un rôle primordial dans le contrôle de la **qualité des eaux**, en particulier via la **diversité fonctionnelle** *sensu lato*, et en particulier les complémentarités entre légumineuses et graminées. Il n'y a pas de lien entre la diversité des communautés bactériennes nitrifiantes et le contrôle des nitrates, mais leur diversité garantit une **forte redondance fonctionnelle** et une stabilité de ce service. A l'échelle du paysage, la pollution par les nitrates est sous le contrôle du recouvrement en prairies permanentes et en éléments boisés. Enfin, la forte diversité des microorganismes du sol et leur fort pouvoir évolutif ont un rôle clé pour leur capacité à dégrader les xénobiotiques.

La gestion influe directement sur la **séquestration du carbone** par les agroécosystèmes, mais aussi via ses effets sur la diversité végétale et microbienne. Les effets de la richesse spécifique végétale ne peuvent pas être prédits de manière globale. Ceci est d'une part lié à la multiplicité des processus impliqués. D'autre part, ses effets peuvent être antagonistes entre processus, et sont pour plusieurs d'entre eux encore mal connus, de même que leur bilan. On peut néanmoins attendre un effet important des **traits fonctionnels** des espèces dominantes. De la même manière, pour les microorganismes du sol, le **ratio champignons/bactéries** semble un indicateur fonctionnel important de la séquestration du carbone organique.

La biodiversité végétale influe sur la **dynamique régionale du climat** via ses effets sur la structure physique des couverts, de l'échelle de la parcelle à l'échelle régionale. Ces effets sont encore mal connus mais de manière générale ce sont d'une part les **propriétés des espèces dominantes** qui importent, et d'autre part **l'hétérogénéité spatiale** de l'échelle inter-parcellaire à l'échelle régionale.

La **mitigation des incendies** est le fait de deux facteurs liés à la biodiversité végétale. D'une part l'inflammabilité dépend directement de la **composition fonctionnelle** de la végétation et de sa biomasse (qui elle-même est influencée par la biodiversité). D'autre part la propagation des incendies dépend de **l'hétérogénéité spatiale du paysage**.

Il existe des **liens fonctionnels entre la diversité de différents groupes d'organismes** impliqués dans les services écologiques. Ainsi, la diversité végétale influe sur la composition de la communauté microbienne. En retour, la diversité microbienne facilite l'installation et les performances des plantes, et favorise le contrôle des microorganismes phytopathogènes. En revanche, bien que la composition spécifique du couvert végétal influence la pédofaune, la diversité végétale n'a pas d'effet direct sur la diversité de la pédofaune. Le maintien d'une diversité des communautés d'abeilles sauvages et autres pollinisateurs permet quant à lui potentiellement celui d'une diversité spécifique et fonctionnelle des plantes à fleurs, et vice versa. La flore adventice a pour originalité d'être à la fois considérée comme le frein majeur à la mise en place de systèmes de culture respectueux de l'environnement et dans le même temps un maillon indispensable, en tant que producteur primaire, au développement de la biodiversité dans les agrosystèmes. Enfin, la diversité génétique des espèces végétales cultivées pourrait favoriser le maintien de la diversité spécifique des autres espèces, par exemple des adventices ou des messicoles.

En Europe, le nombre **d'espèces végétales exotiques** invasives des prairies et des cultures ayant un impact significatif sur la biodiversité reste limité. Ces espèces peuvent conjuguer à leur nuisibilité pour la biodiversité et pour les humains (production agricole, pollen allergisant) un certain nombre d'autres services (valeur esthétique, production de miel, hôte d'auxiliaires des cultures). En revanche, les **insectes zoophages** introduits pour contrôler des ravageurs eux-mêmes invasifs, peuvent s'attaquer à d'autres cibles, ressources d'espèces natives, voire directement à ces dernières, avec pour conséquence des statuts démographiques critiques chez certaines espèces d'arthropodes natives, dont certaines patrimoniales.

La biodiversité végétale contribue directement à la **valeur esthétique** des milieux et des paysages, par la variété des formes et des couleurs, que ce soit dans les champs cultivés ou dans les milieux semi-naturels y compris les prairies. Elle contribue également à l'importance culturelle des paysages ruraux quand elle est associée à des pratiques de cueillette. Si le rôle esthétique de la biodiversité animale est moindre, son **rôle culturel** est important. Certaines espèces phares comme les grands ongulés ou les grands prédateurs symbolisent des positionnements souvent contradictoires sur l'aménagement des territoires ruraux. La perception d'autres espèces, notamment les auxiliaires des cultures au sens large, est plus unanimement favorable. Même si la majorité urbaine voit plus favorablement la forêt que les ruraux, la diversité des milieux est une composante importante du paysage rural de référence. L'identité de certaines régions, valorisée au travers du **tourisme**, s'appuie fortement sur des spécificités paysagères dans lesquelles la biodiversité est importante. La valeur esthétique et sociétale de la biodiversité peut cependant diverger entre les différents acteurs impliqués.

Services produits hors revenu agricole direct - Conclusion

La diversité végétale influe sur la disponibilité en eau et sa régulation, la qualité des eaux, la régulation du climat et la mitigation des incendies principalement via les **traits fonctionnels des espèces dominantes**. **L'hétérogénéité spatiale des paysages** joue également un rôle important pour les transferts latéraux impliqués dans ces services. La **diversité et la composition fonctionnelle des microorganismes du sol** assurent le contrôle de la qualité des eaux et la séquestration du carbone.

Il existe des rétroactions complexes entre **diversités de différents groupes d'organismes**. La diversité végétale peut favoriser la diversité fonctionnelle des organismes impliqués dans les services intrants et celle de certaines espèces emblématiques végétales ou animales. Si parmi les espèces végétales **exotiques** invasives seules quelques-unes causent de réels dommages, les arthropodes zoophages introduits peuvent causer des dommages significatifs aux espèces natives, y compris patrimoniales.

La diversité végétale contribue directement à la **valeur esthétique** et la diversité animale à une forte **valeur culturelle**. La diversité des paysages a une valeur culturelle forte, valorisée par le tourisme.

2.5.4. Synthèse : Dix conclusions marquantes de l'analyse par service

L'analyse de la bibliographie disponible analysant les relations entre différentes composantes de la biodiversité et services écologiques dans des conditions expérimentales de manipulation de cette diversité a mis en évidence quelques conclusions marquantes :

- (1) La biodiversité peut avoir des effets bénéfiques pour les différentes catégories de services des agroécosystèmes, mais certaines de ses composantes peuvent aussi être la cause de dommages, ou alors ne pas avoir d'effet sur un service donné. Il subsiste aussi beaucoup d'inconnues sur le rôle de certains groupes d'organismes ou de certaines composantes de leur biodiversité. Enfin, même lorsque des effets sont mis en évidence, ceux-ci sont rarement formulés en termes d'amplitude, ce qui serait nécessaire dans le cadre d'une évaluation de son intérêt pour l'agriculture.
- (2) La majorité des services intrants sont dépendants de la biodiversité de plusieurs groupes d'organismes. S'agissant des services intrants, la diversité fonctionnelle des plantes et des organismes du sol contribue à la fourniture de ressources pour la production agricole, mais ces effets sont souvent marginaux en rapport avec les effets directs de la gestion agricole. En revanche, les services résultant de fonctions de régulation biotique comme le contrôle des bioagresseurs, celui des invasions ou la pollinisation bénéficient directement de la diversité spécifique des organismes.
- (3) La diversification des cultures, dans le temps, au sein de la parcelle (au niveau spécifique et génétique) et au sein du paysage permet de stabiliser les rendements via ses effets sur les ressources et surtout sur les organismes participant aux fonctions de contrôle biotique. L'intensité des effets dépend cependant de la manière de conduire les systèmes de culture, et les systèmes pluri-espèces sont plus délicats à conduire que ceux basés sur une seule culture.

(4) Les prairies permanentes de diversité élevée associées aux conditions de gestion extensive (fertilisation organique faible à modérée, fauche et/ou pâturage d'intensité faible à modérée) hébergent une diversité spécifique élevée, une composition fonctionnelle et des espèces particulières qui contribuent à augmenter la production de fourrage, sa stabilité au cours du temps, et sa qualité. Il en résulte des bénéfices pour l'alimentation animale, la production laitière, et la qualité des fromages (les effets n'étant pas démontrés pour les produits carnés).

(5) La biodiversité contribue à une gamme de services qui ne sont pas inclus dans le revenu agricole direct et, concernant souvent des échelles spatiales plus vastes que l'exploitation, bénéficient à l'ensemble de la société : la disponibilité en eau et la régulation des crues, la qualité des eaux, la régulation du climat et la mitigation des incendies. Les effets de la biodiversité sur la séquestration du carbone sont complexes et ne peuvent à ce jour être prédits de manière générique.

(6) Les traits fonctionnels des espèces végétales dominantes déterminent fortement les services intrants (stabilité des sols, fertilité), le rendement des prairies permanentes et leurs bénéfices pour la production animale, et des services à plus grande échelle tels que la qualité des eaux, la régulation du climat et la mitigation des incendies. Des effets de complémentarité fonctionnelle, par exemple entre légumineuses et graminées, ou entre espèces de phénologie ou de profondeur d'enracinement différentes, ont été mis en évidence dans certains cas, mais ils restent à élucider pour la plupart des services.

(7) Les espèces (végétales) exotiques peuvent nuire à la disponibilité en eau, à la mitigation des incendies, mais leurs effets sur la conservation de la biodiversité ne sont pas systématiquement négatifs, alors qu'elles peuvent même contribuer à la valeur esthétique et culturelle.

(8) Les effets des microorganismes du sol sont à l'image de la complexité de leur biodiversité. Plusieurs groupes fonctionnels jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement et les services des agroécosystèmes : fixateurs d'azote, bactéries associées à différentes étapes du cycle de l'azote, mycorhizes et autres champignons... Quantifier leur diversité reste encore un défi, comme l'est la mise en évidence de ses effets. Les données disponibles indiquent que leur diversité ou leur composition fonctionnelle peuvent jouer un rôle essentiel pour les services intrants de ressources, pour le contrôle des maladies, pour la stabilité de la production végétale, ou pour la régulation du climat par exemple, mais qu'il existe aussi une forte redondance fonctionnelle.

(9) L'hétérogénéité spatiale et la structuration des paysages contribuent à la stabilité du sol (lutte contre l'érosion), à la régulation des flux d'eau à l'échelle du bassin versant et au contrôle des bioagresseurs via les effets positifs sur leurs ennemis naturels. Les éléments boisés et les structures pérennes linéaires (haies...) favorisent le contrôle biologique des bioagresseurs. Ils contribuent à une diminution des réserves d'eau du sol au niveau des parcelles. L'hétérogénéité des paysages, leur structuration spatiale et la présence d'éléments boisés et linéaires ont des effets bénéfiques pour la plupart des services obtenus hors revenu agricole direct.

(10) Les composantes de la biodiversité pertinentes pour prédire les effets des changements de biodiversité sur les services écologiques ne sont donc que partiellement celles pour lesquelles les effets de l'agriculture ont été analysés. En particulier, les informations essentielles sur les changements de diversité fonctionnelle en réponse à différents facteurs de gestion ne commencent à être connues que pour les plantes et quelques groupes microbiens, et restent à découvrir pour les autres organismes. Enfin, la connaissance des réponses de la composition fonctionnelle à la gestion, par exemple au pâturage, est souvent décrite uniquement pour les traits de réponse. Si ceux-ci correspondent ou sont liés aux traits d'effets, il est possible de déduire les effets sur les services (Lavorel & Garnier, 2002). En revanche, souvent seuls quelques traits de réponse sont quantifiés, tels que la taille ou l'architecture des plantes pour la réponse au pâturage (Diaz et al., 2007), ce qui ne permet pas de déduire *a priori* les effets sur les différents services qui eux dépendent souvent de traits foliaires ou racinaires. Enfin, il apparaît essentiel de poursuivre les efforts d'analyse de la réponse de l'hétérogénéité des paysages à la gestion, et ses effets sur la biodiversité des organismes.

2.5.5. Synthèse et perspectives pour la gestion des services des agroécosystèmes au travers de la biodiversité

2.5.5.1. Limites méthodologiques des études expérimentales

La critique méthodologique conduite dans la section 2.4.1 a souligné que dans bien des cas le réalisme des expérimentations permettant d'analyser rigoureusement les relations entre biodiversité et services des agroécosystèmes, est très limité, que ce soit par rapport aux niveaux de diversité qui sont explorés, à une dynamique écologique réelle, ou à des situations agroécologiques. Les approches expérimentales utilisant des communautés assemblées, bien que peu réalistes, permettent néanmoins de mettre en évidence et d'approfondir les mécanismes responsables des services ou des dommages de la biodiversité. Au-delà de la valeur heuristique et théorique importante de ces études, il est maintenant impératif de prendre en compte la structure des communautés (identité des espèces et des groupes fonctionnels, densités, abondances relatives), les interactions avec les facteurs abiotiques comme la fertilisation et les perturbations, qui sont ceux qui sont manipulés par la gestion, et des durées plus longues pour fournir des connaissances scientifiques plus applicables aux situations agricoles. Les études disponibles portent dans leur plus grande majorité sur les effets de la diversité végétale sur la production végétale, alors que des travaux sont nécessaires pour aborder le rôle d'autres organismes et toute la gamme des services associés aux agroécosystèmes. Les expérimentations sur les organismes du sol restent trop limitées et ne testent souvent pas des niveaux de diversité pertinents, en particulier pour explorer l'hypothèse de redondance fonctionnelle. Les études mesurant l'impact de la diversité de communautés assemblées de pollinisateurs sur la pollinisation sont récentes et encore très limitées. En revanche les études expérimentales du contrôle biologique des ravageurs des cultures peuvent être jugées comme réalistes, mais doivent maintenant utiliser des niveaux de diversité spécifique et fonctionnelle plus élevés pour être représentatifs. Quels que soient le service ou les organismes, la dimension temporelle est encore faiblement abordée, et la valeur attendue de la biodiversité pour la stabilité des services intrants ou de la production agricole n'est nullement prouvée.

Enfin, la dimension spatio-temporelle de la biodiversité, qui apparaît essentielle pour son maintien tout comme pour toute une série de services, n'est pratiquement pas abordée dans la littérature. En particulier, la dynamique de recolonisation après extinction dans le contexte du paysage agricole est un point essentiel qui n'a pas été pris en compte. Les services fournis par la diversité des paysages n'étant généralement pas accessibles à l'expérimentation, seule la modélisation permettra de réellement progresser pour les quantifier.

Afin de rendre les résultats des études expérimentales applicables à la gestion agricole, il sera en outre nécessaire de progresser vers une quantification de l'amplitude des effets de la biodiversité en relation avec celle des intrants exogènes, et avec la valeur effectivement retirée en termes de produit et de revenu.

2.5.5.2. Effets attendus de la gestion sur les services écologiques via leurs effets sur la biodiversité

Malgré le hiatus entre les informations sur les effets de l'agriculture sur les composantes de la biodiversité et sur le rôle de ces différentes composantes sur les services écologiques, l'analyse conduite dans la section 2.4 a montré qu'il est possible d'établir des liens pour analyser les effets attendus des pratiques agricoles sur les services des agroécosystèmes (Figure 2.5-1). Ces liens sont soit déjà démontrés comme dans le cas des réponses et des effets des traits fonctionnels végétaux, soit ont été déduits par raisonnement logique et sont à considérer comme des hypothèses de travail pour les recherches futures.

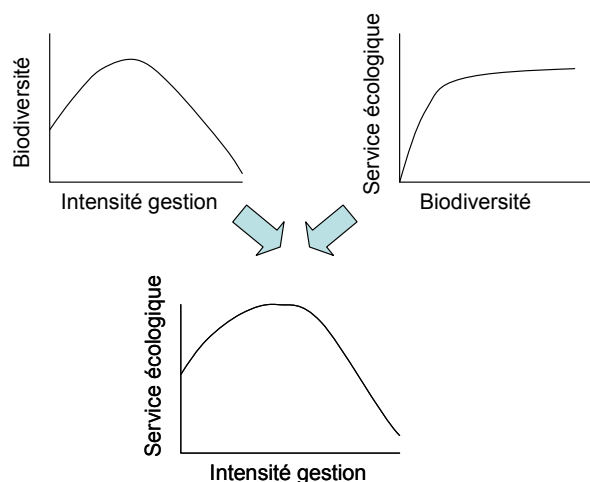


Figure 2.5-1. Effets attendus de l'intensité de la gestion sur la fourniture de services écologiques via ses effets sur les composantes pertinentes de la biodiversité. Ce modèle ne prend pas en compte les interactions éventuelles entre intensité de gestion et amplitude des effets de la biodiversité sur les services.

Effets de la fertilisation

La fertilisation à forte dose a des effets globalement négatifs sur la fourniture de services écologiques par la biodiversité, d'une part via ses effets négatifs directs sur la biodiversité, d'autre part en diminuant les bénéfices potentiels de la biodiversité pour les services. Il en résulte que la valeur des services fournis par la biodiversité sera maximisée pour des niveaux de fertilité faibles à intermédiaires (comme illustré sur la Figure 2.5-1).

Par exemple, chez les plantes la fertilisation peut surtout favoriser des espèces ou des génotypes productifs dont la présence dans des mélanges pluri-spécifiques (pluri-variétaux) peut au moins sur le court terme augmenter l'efficacité de la production. Mais la difficulté à maintenir des couverts riches en espèces sous fertilisation importante est un obstacle à l'utilisation des éventuels bénéfices de cette diversité pour les autres services des écosystèmes. Dans le cas des organismes du sol, les effets de la fertilisation dépendent de son intensité mais aussi de sa nature. Par exemple, la réduction des symbioses bactériennes ou mycorhiziennes par la fertilisation minérale conduit à une réduction des services écologiques de fourniture de ressources, alors que la fertilisation organique privilégie les composantes fonctionnelles de la diversité microbienne impliquées dans les cycles biogéochimiques, et donc les services de maintien de la fertilité, de stabilité des sols voire de régulation du climat via la séquestration du carbone.

Effets des perturbations de la végétation et du sol

Les perturbations du sol et de la végétation d'intensité intermédiaire peuvent favoriser les services écologiques de la biodiversité végétale via leurs effets sur la composition fonctionnelle. Elles n'ont en revanche souvent que peu d'impact sur les auxiliaires des cultures mais peuvent dans certains cas être utilisées comme outil de pilotage de leur diversité, et ainsi du service de contrôle biologique des ravageurs. Le labour réduit l'abondance, l'activité et modifie la diversité fonctionnelle de la faune du sol, ce qui peut conduire à une réduction de l'intensité des services telles que la stabilité des sols ou le maintien de la fertilité, du fait de la réduction de leur abondance surtout. Tout comme dans le cas de la fertilité, il restera cependant difficile de séparer les effets directs de la perturbation sur le fonctionnement de l'écosystème des effets de la diversité spécifique ou fonctionnelle.

Effets de la protection chimique des cultures

Réduire la protection chimique des cultures permet d'augmenter les bénéfices de la biodiversité pour les services écologiques, d'une part via les effets directs de cette réduction sur les organismes acteurs de ces services (auxiliaires des cultures, pollinisateurs, etc.), et d'autre part indirectement en renforçant les effets bénéfiques de la biodiversité végétale cultivée et des adventices.

Par exemple, les pressions de désherbage conduisent à des déséquilibres de la flore adventice qui augmentent potentiellement ses dommages. Inversement, la réduction du désherbage chimique et une

gestion adéquate y compris du paysage pourront permettre de rétablir les services écologiques tels que la stabilité du sol, la pollinisation, le contrôle des bioagresseurs, la conservation de la biodiversité ou la valeur esthétique. Les bénéfices des mélanges variétaux en termes de contrôle des ravageurs et des bioagresseurs fongiques sont quant à eux significatifs dans les situations de faible utilisation de pesticides. Les très nombreuses études des effets directs létaux et sub-létaux des insecticides et acaricides sur les auxiliaires zoophages et dans une moindre mesure sur les auxiliaires pollinisateurs, mais aussi des effets indirects des herbicides sur ces mêmes organismes, montrent qu'ils s'accompagnent généralement d'une baisse significative des services écologiques de contrôle des ravageurs dans les cultures et de pollinisation, respectivement.

Bénéfices de la restauration de la biodiversité

L'introduction d'espèces pour la gestion, la restauration de la biodiversité des prairies permanentes et la création d'infrastructures écologiques offrent des possibilités certaines d'augmentation des services écologiques fournis par la biodiversité, même si leur pilotage peut rester délicat.

Par exemple, la restauration de prairies permanentes via le semis de mélanges riches en espèces de la communauté cible, et incorporant une diversité génétique représentative de cette communauté dans la localité, augmente les chances de reconstituer les services de production agricole ainsi que la stabilité à moyen terme de la composition et de la production. La restauration de la diversité végétale peut aussi affecter la composition fonctionnelle des microorganismes du sol et ainsi les services tels que le maintien de la fertilité ou la régulation du climat via la séquestration du carbone. Par contre, il est actuellement difficile de prédire dans quelle mesure des opérations de restauration de la diversité végétale des jachères et des prairies pourront avoir des répercussions sur les services fournis par la faune du sol car leurs effets sur sa biodiversité ne sont pas systématiques.

Les possibilités de restauration des communautés d'auxiliaires zoophages des ravageurs sont nombreuses, et les pratiques les plus couramment mises en œuvre sont celles relatives à l'installation d'infrastructures écologiques permanentes servant de zones refuges aux auxiliaires pour diverses phases de leur cycle biologique. De la même manière, des projets de restauration des populations d'insectes pollinisateurs via la mise en place de communautés de plantes entomophiles et la conservation de milieux semi-naturels comme zones refuges et sites de nidification émergent, mais leur impact réel sur les insectes et *a fortiori* sur le service de pollinisation reste à étudier précisément. Ces projets doivent dans tous les cas s'accompagner d'une diminution d'emploi de pesticides, mesure favorable au maintien de la diversité des peuplements d'insectes auxiliaires et pollinisateurs.

On gardera cependant à l'esprit qu'au-delà des bénéfices importants de la restauration de la biodiversité, il existe des risques majeurs de favoriser des espèces exotiques ou indésirables, ou de détériorer les ressources génétiques locales. Les opérations de restauration devront donc être soutenues par des études écologiques solides et une analyse des risques.

Bénéfices de la gestion de la diversité spatiale, de la parcelle au paysage

L'analyse réalisée dans ce chapitre a suggéré que la gestion de la structure des paysages est un levier essentiel de gestion, car elle intervient directement (via les effets de la diversité et de la structure spatiale) et indirectement (via ses effets sur la biodiversité d'organismes clés) dans toute une série de services et offre ainsi un potentiel souvent considérable d'amélioration des services écologiques. Un enjeu clé pour les études futures sera de comparer et de combiner les bénéfices respectifs de la gestion de l'agrodiversité à l'échelle parcelle et de la gestion de la diversité écosystémique à l'échelle paysage.

Vers une gestion pour la multifonctionnalité des agroécosystèmes

L'analyse détaillée des relations entre composantes de la biodiversité et services écologiques a montré que différentes composantes de la biodiversité peuvent contribuer simultanément à plusieurs services. Par exemple, la richesse spécifique végétale est bénéfique pour l'efficacité de la production primaire et par là pour l'utilisation de l'azote et la qualité des eaux, ce qui permet d'optimiser simultanément des deux services au travers de la gestion de la fertilisation. De la même manière, la richesse

taxonomique / génétique des mycorhizes favorise la stabilité du sol, l'efficacité de la production primaire (via la nutrition minérale des plantes) et sa stabilité via ses effets sur l'état sanitaire des plantes, et la préserver doit donc permettre des gains de production importants. Inversement, une même composante de la biodiversité, par exemple les adventices, peut intervenir comme source de bénéfices pour certains services, mais de dommages pour d'autres services.

Alors que les objectifs politiques se tournent vers la multifonctionnalité, c'est-à-dire la conciliation de plusieurs services écologiques et de la conservation de la biodiversité dans les agroécosystèmes, une meilleure compréhension de ces effets multiples devient indispensable. S'il semble qu'au niveau spécifique la fourniture de services multiples implique une richesse supérieure à celle nécessaire pour soutenir des services considérés individuellement ; il apparaît que la diversité fonctionnelle, et en particulier les traits des espèces les plus abondantes, soit également un facteur déterminant dont les conséquences restent à explorer. Les interrelations et rétroactions entre la biodiversité de différents organismes, et avec différentes fonctions et services, demandent aussi à être considérées pour comprendre les bases écologiques de la multifonctionnalité. Les travaux les plus récents proposent d'utiliser de telles analyses pour gérer la multifonctionnalité du paysage à l'échelle régionale. C'est tout un nouveau champ de recherche qui s'ouvre ainsi.

Tableau 2.5-1. Synthèse des résultats de l'analyse des effets de différentes composantes de la biodiversité par service.

Services : effets positifs des composantes de la biodiversité. Dommages : effets négatifs des composantes de la biodiversité.

	Service	Services de la biodiversité	Dommages de la biodiversité	Absence d'effet	Commentaires
INTRANTS	Stabilité du sol	Végétaux : traits fonctionnels (architecture racinaire, phénologie, teneurs en azote des feuilles et des racines) ; groupes fonctionnels particuliers (graminées cespitueuses de grande taille). Pédofaune : diversité taxinomique de niveau supérieur ; diversité fonctionnelle. Microorganismes : présence d'hyphes fongiques. Ratio champignons : bactéries. Paysage : complexité liée aux structures linéaires ou interstitielles.	Végétaux : ligneux bas remplaçant les grandes graminées pérennes dans les prairies naturelles.		Pas de bibliographie sur les effets de la diversité spécifique des végétaux. Peu d'études sur la pédofaune. Résilience des structures biogéniques même en l'absence des organismes. Lacune de recherche : diversité des organismes du sol et stabilisation de la matière organique. Rôle prépondérant des actions mécaniques via la gestion.
	Disponibilité en eau	Végétaux : complémentarité fonctionnelle entre espèces (profondeur d'enracinement, architecture racinaire, phénologie) ; biomasse et traits fonctionnels moyens des couverts. Microorganismes : les champignons mycorhiziogènes facilitent l'alimentation hydrique des plantes. Paysage : diversité liée aux structures linéaires.	Végétaux : Adventices ou espèces envahissantes avec phénologie ou profil racinaire similaires aux cultures. Couvert forestier dans le bassin versant.		Hypothèse d'un effet positif de la richesse spécifique des végétaux par augmentation de la biomasse mais prouvé par une seule étude.
	Fertilité Décomposition	Végétaux : traits fonctionnels (teneur en azote) ; légumineuses Pédofaune : richesse fonctionnelle ; espèces ou groupes particuliers. Microorganismes : diversité fonctionnelle des groupes fongiques, puis des groupes bactériens.	Végétaux : traits fonctionnels (lignine et autres composés secondaires)	Végétaux : richesse spécifique ou fonctionnelle. Pédofaune : richesse spécifique, longueur de la chaîne trophique.	Forte redondance fonctionnelle au sein de groupes d'organismes du sol (pédo-faune et microorganismes).
	Minéralisation	Pédofaune : traits d'histoire de vie des espèces au sein des groupes fonctionnels. Microorganismes : diversité taxinomique et fonctionnelle. Fertilisation par les légumineuses et les hémiparasites (prairies), y compris adventices et exotiques.		Pédofaune : richesse spécifique, diversité fonctionnelle. Complexité trophique.	Redondance fonctionnelle au sein de groupes d'organismes du sol (pédofaune et particulièrement microorganismes) ; rôle des traits d'histoire de vie des espèces.

	Utilisation par les végétaux	<p>Végétaux : Richesse spécifique via l'augmentation de production de biomasse ; abondance des légumineuses ; traits fonctionnels des espèces dominantes (teneur en azote des feuilles, longueur de racines) ; complémentarité fonctionnelle (architecture racinaire, physiologie d'absorption de l'azote) ; complémentarité interannuelle (rotation culturale).</p> <p>Microorganismes fixateurs d'N atmosphérique : identité et diversité génétique</p> <p>Mycorhizes (nutrition P) : diversité taxinomique/génétique</p> <p>Faune : Boucles de rétroaction positives entre herbivorie par les insectes ou les mammifères (domestiques et sauvages) et recyclage des nutriments. Perturbations du sol par les mammifères.</p>		La richesse spécifique des plantes ne modifie pas la diversité de la pédofaune.	Pas de preuves d'une augmentation de la résilience de la fertilité sous l'effet d'une plus forte diversité végétale ou des organismes du sol. Boucles de rétroaction entre diversité végétale et diversités de la pédofaune et du sol via le recyclage des nutriments. Globalement trop peu d'études des effets de la biodiversité sur la fertilité.
	Régulation du micro-climat	Paysage : formations ligneuses linéaires, présence et diversité spécifique. Amélioration du rendement végétal et animal ; augmentation de la présence et de la survie des auxiliaires.	Richesse spécifique des adventices		

	Service	Services de la biodiversité	Dommages de la biodiversité	Absence d'effet	Commentaires
INTRANTS	Pollinisation	Arthropodes : Présence / abondance, richesse spécifique et identité des pollinisateurs pour les plantes entomophiles	Arthropodes : Facilitation de la pollinisation de plantes invasives Végétaux : Mobilisation par les plantes invasives des rares pollinisateurs de communautés peu diversifiées	Plantes à pollinisation anémophile	Nécessité de : manipulations de diversité pour mesurer l'intensité du service de pollinisation sur plantes cultivées ; manipulations de communautés plus riches plantes non cultivées ; mesures des effets de la restauration écologique.
	Contrôle biologique des bioagresseurs	<p>Arthropodes : Présence / abondance d'auxiliaires ; richesse des auxiliaires ; identité des auxiliaires</p> <p>Phytopathogènes : contrôle par la diversité taxinomique et fonctionnelle des microorganismes du sol.</p> <p>Adventices : richesse spécifique végétale (cultures et adventices)</p>	Arthropodes : Prédateurs polyphages si absence de proies/hôtes sur cultures ou alternatifs. Arthropodes zoophages de niveau trophique 4.	Plantes cultivées introduites n'ayant pas recruté de phytophages ou dont les ravageurs d'origine ne sont pas présents en Europe ou en France	Effets ascendants de la diversification végétale sur les ravageurs : forte divergence des expérimentations théoriques et agricoles. Lacunes : manipulations de diversité avec une plus grande diversité d'ennemis naturels. Effets des pratiques culturales sur les phytopathogènes via leurs effets sur la diversité microbienne. Utilisation de la diversité des nématodes phytoparasites pour réduire leurs dégâts : études encore à leurs débuts.

	Contrôle des invasions biologiques	Végétaux : richesse spécifique, composition fonctionnelle ; effets de la diversité fonctionnelle sur l'utilisation des ressources. Hétérogénéité spatiale des paysages : barrières à la dissémination du pollen et des graines d'invasives Diversité des arthropodes natifs comme réservoir d'agents de contrôle biologique des invasions végétales.	Végétaux : Abondance des légumineuses. Hétérogénéité spatiale des paysages : facilitation de la dissémination du pollen et des semences des espèces envahissantes Pollinisateurs natifs favorisant le succès d'espèces végétales invasives.	Végétaux : richesse fonctionnelle.	Effets prépondérants de la disponibilité en ressources et des perturbations.
	Résistance des animaux domestiques aux maladies et parasites	Richesse spécifique des prairies ; présence de légumineuses particulières ou de ligneux riches en tanins ; espèces riches en antioxydants. Diversité des paysages.			

	Service	Services de la biodiversité	Dommages de la biodiversité	Absence d'effet	Commentaires
	Production primaire - rendement	Végétaux en communautés prairiales assemblées : richesse spécifique, identité des espèces (ou des génotypes), traits fonctionnels des espèces dominantes, complémentarité fonctionnelle entre espèces ou groupes fonctionnels. Cultures annuelles et pérennes : intercultures si les espèces autres que la culture principale sont valorisées (fourrages, agroforesterie) Pédofaune : richesse spécifique si richesse totale faible (essentiellement macrofaune) ; présence d'espèces ou de groupes trophiques particuliers.		Cultures annuelles : pas de bénéfice systématique des inter-cultures ou mélanges d'espèces. Pédofaune : richesse spécifique de la mésofaune et microfaune si richesse totale élevée. Microorganismes : pas d'effet de la diversité quantitative mais plutôt de l'activité	Prévalence des effets observés en communautés assemblées à explorer pour les systèmes naturels et les cultures. Pédofaune : bilan mitigé de la combinaison d'effets positifs et négatifs de différentes espèces / groupes. Microorganismes : effets fonctionnels potentiellement bénéfiques mais peu explorés.
REVENU AGRICOLE DIRECT	Production primaire – stabilité face aux contrôles biotiques	Adventices : sources de fourrage. Rotations culturales : rotations plus diversifiées limitent les impacts des ravageurs, pathogènes, adventices. Arthropodes : cultures diversifiées diminuent les ravageurs et favorisent les auxiliaires ; identité fonctionnelle des plantes et des insectes. Phytopathogènes : cultures diversifiées diminuent la virulence, la résistance aux fongicides, et la propagation des pathogènes. Paysage : effets via les services intrants (contrôle biologique, microclimat).	Densité d' adventices . Toxicité des espèces envahissantes dans les parcours. Faune sauvage : perturbations du sol, consommation des récoltes.	Arthropodes : pas d'effet de la diversité spécifique végétale sur l'herbivorie.	Effet rotation variable selon les conditions de milieu et les pratiques. Effets prépondérants à faibles intrants. Effets non indépendants des effets des pratiques. Effets des espèces végétales exotiques peu quantifiés. Cas d'augmentation de la production quantitative mais baisse de qualité (incl. toxicité)

Production primaire – stabilité face aux changements abiotiques	Communautés prairiales assemblées : composition fonctionnelle Cultures annuelles : Diversification dans le temps (rotation, cultures de couverture, cultures intermédiaire) ou dans la parcelle (culture associée, mélange variétal). Prairies : Intercultures en prairie temporaire. Diversité fonctionnelle des prairies à l'échelle parcellaire et de l'exploitation.	Variabilité interannuelle : richesse spécifique – effet sur la production ou l'abondance d'espèces particulières.	Diversité spécifique, fonctionnelle ou génétique des végétaux – pas d'effet général.	Peu d'études expérimentales ; Peu de données sur les événements extrêmes. Hypothèse : Effet antagoniste de la productivité. A prouver. Changement global : compromis entre effets directs des facteurs sur la productivité et effets via la diversité.
Ressource alimentaire pour la production animale	Qualité des fourrages - Effet indirect de la diversité spécifique : présence d'espèces ou de groupes fonctionnels particuliers. Stabilité de la qualité - Traits fonctionnels: phénologie tardive, dicot. feuillues, tanins, teneur en matière sèche des graminées. Ingestion - Diversité spécifique et hétérogénéité intra-parcellaire.		Stabilité de la valeur nutritive de prairies permanentes diversifiées.	
Production animale quantitative	Mélanges graminées-légumineuses : augmentation de la production laitière et de viande		Richesse spécifique de prairies complexes : Pas d'effet systématique	Peu de données pour les prairies complexes. Richesse spécifique : favoriserait la stabilité des rendements.
Caractéristiques sensorielles des produits animaux	Qualité des fromages - Composition floristique des prairies ; abondance et diversité des dicotylédones ; espèces ou familles particulières ; traits fonctionnels : métabolites secondaires. Effet indirect de la diversité spécifique : présence d'espèces ou de groupes fonctionnels particuliers. Produits carnés : tanins (certaines légumineuses).	Produits carnés : espèces particulières (luzerne).	Qualité du lait : pas d'effet de la diversité des prairies.	Connaissances encore très partielles.

	Service	Services de la biodiversité	Domages de la biodiversité	Absence d'effet	Commentaires
REVENU AGRICOLE INDIRECT	Disponibilité en eau	Régulation des crues : Diversité spécifique et fonctionnelle végétale. Espèces ligneuses. Hétérogénéité du paysage.	Disponibilité à l'exutoire : Diversité spécifique et fonctionnelle végétale. Espèces ligneuses. Structure spatiale du paysage : présence de linéaires de végétation pérenne (herbe ou ligneux).		
	Qualité des eaux	Végétaux – nitrates : Richesse spécifique et fonctionnelle ; composition fonctionnelle, diversité fonctionnelle. Mélanges graminées-légumineuses. Paysage – nitrates : recouvrement des prairies permanentes et des formations ligneuses dans le paysage ; structure spatiale : présence de linéaires de végétation pérenne (herbe ou ligneux). Microorganismes – xénobiotiques : diversité taxonomique / génétique	Végétaux – nitrates : Abondance des légumineuses. Paysage – nitrates : recouvrement des cultures et des prairies fertilisées dans le paysage.	Microorganismes : forte redondance fonctionnelle des bactéries dénitrifiantes	Microorganismes – nitrates : pas d'étude sur les relations entre diversité des nitrifiants et quantités de nitrates dans les eaux
	Régulation du climat Cycle du carbone Propriétés de surface	Végétaux – Production de biomasse : richesse spécifique, légumineuses, complémentarités fonctionnelles. Traits fonctionnels des espèces dominantes. Pédofaune : Décomposition : richesse fonctionnelle ; espèces ou groupes particuliers. Microorganismes : ratio champignons : bactéries Traits fonctionnels végétaux : couleur et complexité de la structure de la canopée, phénologie, hauteur ; complexité des couverts Hétérogénéité du paysage .	Végétaux – Respiration du sol : richesse spécifique ; effet incertain Végétaux ligneux ; feuillage persistant.	Décomposition de la matière organique : richesse spécifique végétale ou de la pédofaune ; longueur de la chaîne trophique pour la pédofaune.	Très peu d'études. Effets nets incertains pour les végétaux : effets positifs sur la production de biomasse vs. effets négatifs à confirmer sur respiration du sol et pas d'effet général de la richesse spécifique sur la décomposition
	Mitigation des incendies	Végétaux - Composition fonctionnelle : teneur en eau des tissus. Hétérogénéité du paysage .	Végétaux : Effets de la diversité spécifique et fonctionnelle sur la biomasse. Composition fonctionnelle : architecture, composés inflammables Espèces exotiques inflammables.		
	Santé des humains	Végétaux - Acides gras : présence de certaines dicotylédones.	Espèces exotiques ou adventices toxiques (fourrages, semences). Espèces exotiques allergènes.	Acides gras : Richesse spécifique des prairies.	Teneurs en caroténoïdes des fourrages : composition botanique. Polyphénols : dicot.
	Conservation de la biodiversité	Espèces adventices ressources ou habitat pour des espèces patrimoniales ou des espèces peu abondantes.	Végétaux : Quelques espèces exotiques. Arthropodes : Ennemis de pollinisateurs ; espèces exotiques.	La plupart des espèces végétales exotiques.	Relations entre diversité intra- et interspécifique des végétaux mal connues.
	Valeur culturelle et esthétique	Végétaux – Valeur esthétique : richesse spécifique. Valeur culturelle : espèces particulières. Animaux – Valeur culturelle : espèces particulières. Paysages – diversité et hétérogénéité des milieux.		Organismes du sol.	

Annexes du Chapitre 2

Annexe 1

Méthodologie de recherche bibliographique : deux exemples

Annexe 2

Effets de la diversité par service – Conclusions de la section 2.2.

Annexe 3

Mécanismes et leviers d'action sur les services écologiques par la gestion de la biodiversité dans les agroécosystèmes - Conclusions de la section 2.4.

Annexe 1

Méthodologie de recherche bibliographique : deux exemples

Ce document détaille la méthodologie de recherche bibliographique utilisée dans le cas des auxiliaires entomophages et pollinisateurs (expert : J.P. Sarthou), et dans celui des microorganismes du sol sauf mycorhizes (expert : C. Steinberg).

- **Microorganismes du sol (sauf mycorhizes)**

La base de données sur laquelle a porté l'interrogation est "ISI Web of Knowledge (ISI WOK)", répertoriant les articles scientifiques et chapitres d'ouvrage depuis l'année 1997.

Pour effectuer la recherche bibliographique, a été établie une liste de 70 mots clés dont un certain nombre avaient été définis lors des réunions de travail par chapitre (1 et 2). Ces mots clés ont été regroupés en cinq thèmes, "organisms, functions, agriculture, service et diversity" utilisés pour la recherche. Pour chacun des thèmes, il suffisait qu'un des mots clés soit cité dans un article (titre, mots clés ou résumé) pour que l'article soit retenu, ceci afin de prospecter de la manière la plus large possible. Les thèmes et les mots étaient les suivants :

ORGANISMS: Actinomycetes OR Archeabacteria* OR Bacteria* OR Beneficial micro-organisms OR Decomposers OR Deleterious microorganisms OR Denitrifier or denitrifying OR Fungi OR Fungal Microb* OR Microfauna* OR Microorganism OR Moulds OR Mycoflora OR Mycorrhiza* OR Myxomycete OR Nitrifier or nitrifying OR Oxidizers OR Parasit* OR Pathogen OR Soil microbial ecology OR Trophic microbial group*

FUNCTIONS: Biocontrol OR Biodegradation OR Biological control OR Bioremediation OR Degradation OR Denitrification OR Function OR Immobilisation OR Microbial activity OR Mineralisation OR Nitrification OR Parasitism OR Pathogenesis OR pathol* OR Phytopathology OR Pollution OR Redundancy OR Soil process

AGRICULTURE: Agricultural practice* OR Agricultural management OR Agricultur* OR Conventional farm* OR Crop* OR Grassland OR Organic farm* OR Organic input OR Pesticide OR Soil disinfestation OR Solarisation OR Tilling or tillage OR inocul*

SERVICES: Biogeochemistry OR ecological service* OR C Cycle OR C storage OR diseases OR Groundwater OR N cycle OR Organic matter OR P cycle OR S cycle OR ground water OR soil structure OR Disease suppression OR Soil suppressiveness OR Suppressive soil OR Suppressiv*

DIVERSITY: Diversity OR Biodiversity OR Functional diversity OR Functional groups OR biosystematics OR Community OR Community structure OR Diversity index or diversity indices OR Evenness OR Evolution OR Gene flows OR Gene transfer OR Genetic diversity OR Inter specific diversity OR Intra specific diversity OR Microbial ecology OR Microbial evolution OR Population OR Population genetics OR population structure OR Richness OR Species OR Species complex OR Species evenness OR Species richness OR Taxa OR Taxon

La recherche a été effectuée pour chacun des thèmes et a fourni plus de 100 000 références pour chacun d'eux. Puis ces thèmes ont été combinés différemment selon que la recherche intéressait le chapitre 1 (organisms AND agriculture AND functions AND diversity), ou le chapitre 2 (organisms AND diversity AND functions AND services). Les interrogations ont fourni respectivement 3900 et 3300 références dont certaines étaient communes.

Il est apparu très vite que beaucoup des références devaient permettre d'alimenter les questions posées dans chacun des chapitres, c'est pourquoi une troisième interrogation croisée a été effectuée, utilisant les cinq thèmes en combinaison. Cette interrogation a fourni 1022 références.

Une première sélection de cette base de données bibliographique a été réalisée manuellement, après lecture des titres et des résumés. Ainsi, si l'information concernait par exemple les climats tropicaux ou extrêmes, les forêts ou les milieux marins, l'article a été éliminé. Un tiers des articles a été retenu. Néanmoins, à la lecture des synthèses récentes, et en recherchant dans la base constituée des articles dont on s'attendait à ce qu'ils soient présents, nous avons constaté qu'il y avait des manques. Par ailleurs, au cours de la rédaction, des questions précises sont apparues, nécessitant la recherche d'articles non retenus initialement. Dans ces conditions, des incréments de la base ont été régulièrement effectués, soit par échange d'articles entre experts, soit par interrogation précise sur le site ISI WOK, soit enfin, à partir de la base de données personnelle de l'expert. La base de données utilisée pour la réalisation de la synthèse concernant les microorganismes (hors mycorhizes) comptait 463 références.

- **Arthropodes épigés et hypergés**

Contexte thématique

Les arthropodes épigés et hypergés sont impliqués dans de nombreuses fonctions écosystémiques, et cette recherche bibliographique a eu comme double objectif de rassembler une bibliographie la plus complète possible sur les auxiliaires zoophages et les auxiliaires pollinisateurs, concernant :

- les impacts des activités agricoles et propriétés des agroécosystèmes sur des groupes fonctionnels et des espèces majeures,
- les services écologiques rendus par des groupes fonctionnels et des espèces majeures, à l'agriculture.

L'importance numérique (nombre d'espèces) et la diversité écologique et fonctionnelle des groupes considérés expliquent la structure complexe et la longueur de l'équation de recherche.

Procédure de recherche bibliographique

(a) Principe et description sommaire de l'équation de recherche

Partant du principe que la base bibliographique personnelle de l'expert, constituée d'environ 1800 articles possédés, était loin de renfermer tous les articles nécessaires au travail demandé (elle fut néanmoins utilisée), une équation de recherche se voulant exhaustive a été élaborée avec l'aide des documentalistes afin de la construire sous une forme se voulant être la plus efficace et la plus pertinente possible.

Sa construction rassemble, sous forme systémique (utilisation à tous les niveaux des règles d'assemblages de type "inter" (AND) et de type "union" (OR)), 292 mots-clés ou assemblages de mots-clés, en trois niveaux hiérarchisés emboîtés :

- construction du niveau 3 :

((GROUPS AND SYSTEMS AND FUNCTION) OR (GROUPS AND SYSTEMS AND PARAMETER))

- exemple de construction de niveau 2 :

GROUPS= [(gr. Taxonomiques AND (gr. Écologiques OR gr. Fonctionnels OR gr. Trophiques))]

- exemple de construction de niveau 1 :

→ **Groupes taxonomiques** (55 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

biocenosis OR communit* OR population* OR entomofauna AND (bacteria OR invertebrate* OR nematode* OR mollusc* OR arthropod* OR "arthropod communit*" OR insect* OR (acar* OR mite*) OR (arachnide* OR arane* OR spider*)) AND (anthocorid* OR aphelinid* OR aphid* OR (apoid* OR ((bumblebee* OR bombus) OR apid* OR bee* OR "wild bee*")) OR cantharid* OR beetle* OR ("ground beetle*" OR carabid*) OR cecidomyid* OR (coccinellid* OR ladybird*) OR elaterid* OR encyrtid* OR ichneumon* OR lycosid* OR lyniphiid* OR micro\$hymenopter* OR wasp* OR mirid* OR bug* OR phytoseiid OR pentatomid* OR pteromalid* OR reduviid* OR scarab\$eid* OR (syrphid* OR hoverfl* OR flowerfl*) OR theridiid* OR tipulid* OR (staphylinid* OR rove\$beetle) OR (slug* OR snail*)).

Equation aux niveaux 2 et 3 :

GROUPS= [(gr. Taxonomiques AND (gr. Écologiques OR gr. Fonctionnels OR gr. Trophiques))]

→ **Groupes taxonomiques** (55 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

biocenosis OR communit* OR population* OR entomofauna AND (bacteria OR invertebrate* OR nematode* OR mollusc* OR arthropod* OR "arthropod communit*" OR insect* OR (acar* OR mite*) OR (arachnide* OR arane* OR spider*)) AND (anthocorid* OR aphelinid* OR aphid* OR (apoid* OR ((bumblebee* OR bombus) OR apid* OR bee* OR "wild bee*")) OR cantharid* OR beetle* OR ("ground beetle*" OR carabid*) OR cecidomyid* OR (coccinellid* OR ladybird*) OR elaterid* OR encyrtid* OR ichneumon* OR lycosid* OR lyniphiid* OR micro\$hymenopter* OR wasp* OR mirid* OR bug* OR phytoseiid OR pentatomid* OR pteromalid* OR reduviid* OR scarab\$eid* OR (syrphid* OR hoverfl* OR flowerfl*) OR theridiid* OR tipulid* OR (staphylinid* OR rove\$beetle) OR (slug* OR snail*)).

AND

→ **Groupes écologiques** (8 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

"ecological group*" OR "biodiversity indicator*" OR bio\$indicator* OR "keystone species" OR "ground\$dwelling" OR (epige* OR aerial) OR below\$ground

OR

→ **Groupes fonctionnels** (14 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

"functional group*" OR "biological control agent*" OR (auxiliar* OR beneficial*) OR (beneficial AND (arthropod* OR fung* OR insect*)) OR (predaceous OR predator*) OR parasitoid* OR pollinator* OR entomopathogenic* OR "crop pest*" OR pest*

OR

→ **Groupes trophiques** (9 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

"trophic group*" OR entomophagous OR zoophagous OR aphidophagous OR acarophagous OR cocciphagous OR polyphagous OR monophagous OR phytophagous

SYSTEMS= [(Unité culturelle/paysagère OR Ensemble cultural/paysager OR Systèmes/mode de production OR Pratiques culturelles OR Programmes)]

→ **Unité culturelle/paysagère** (52 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

"annual crop*" OR "arable field*" OR grassland* OR ((cereal OR field OR cover\$ OR annual OR perennial) AND crop*) OR cereal* OR "corn field*" OR crop* OR field* OR ground\$cover OR orchard* OR "beetle bank*" OR boundar* OR "conservation headland*" OR "ecological infrastructure*" OR (field AND (border* OR margin*)) OR ((flower* OR grassy OR margin) AND strip*) OR "companion plant*" OR strip* OR "strip* of flower*" OR flower* OR wildflower* OR shelter OR habitat* OR "habitat island*" OR hedgerow* OR (over\$wintering AND (habitat* OR site*)) OR over\$wintering OR "semi\$natural habitat*" OR resource* OR "spring cereal*" OR (uncultivated AND (area* OR habitat* OR corridor*)) OR vegetable* OR "winter cereal*" OR patch OR diet* OR nectar OR pollen

OR

→ **Ensemble cultural/paysager** (8 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

landscape* OR "agrarian landscape*" OR agrosystem* OR "cultivated landscape*" OR agro\$ecosystem* OR "rural landscape*" OR ecosystem* OR watershed*

OR

→ **Systèmes/mode de production** (25 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

agroforestry OR biodynamic OR ((biological* OR organic) AND (agriculture OR crop* OR farm* OR management OR field* OR orchard)) OR (conventional AND (agriculture OR crop* OR farm* OR management OR field* OR orchard)) OR (integrated AND (agriculture OR crop* OR farm* OR management OR field* OR orchard)) OR "sustainable agriculture"

OR

→ **Pratiques culturelles** (10 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

"agrarian practi?e*" OR "conservation tillage" OR fertili?e* OR "intensively fertili?ed" OR inter\$cropping OR "low\$input*" OR "minimum tillage" OR "no\$tillage" OR pesticid* OR "reduced\$tillage" OR agronom*

OR

→ **Programmes** (5 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

((agri\$environmental OR agronom*) AND (scheme* OR programme*)) OR agronom*

FUNCTION= [Fonctions générales OR Fonctions particulières]

→ **Fonctions générales** (14 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

((ecosystem* OR ecological OR agro\$ecological OR agro\$ecosystem) AND (function* OR propert* OR service* OR process*)) OR complementation OR supplementation OR resilience OR resistance OR "associat* resistance" OR stability

OR

→ **Fonctions particulières** (19 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

pollination OR "plant protection" OR "biological control" OR "conservation biological control" OR "aphid suppression" OR parasitism OR predation OR (pest AND (control* OR limitation* OR regulation* OR suppression*)) OR "leaf\$herbivory" OR "leaf\$feeding" OR "root\$feeding" OR "root\$herbivory" OR ((enemy OR resource concentration) AND hypothesis))

PARAMETER = [(Param. agronomiques OR Param. habitats/paysages) AND (Param. populations OR Param. communautés)]

→ **Paramètres agronomiques** (12 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

(agricultural AND (intensification OR practice*)) OR (cultivation AND (intensit* OR impact*)) OR (land\$ AND (management OR "use intensity")) OR (management AND (regime* OR system*))

OR

→ **Paramètres habitats/paysages** (22 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

(landscape AND (ecology OR complexity OR context OR diversity OR dynamics OR feature* OR heterogeneity OR structure)) OR fragmentation OR (habitat AND (characteristic* OR complexity OR feature* OR fragmentation OR manipulation OR management)) OR permeability OR (spatial AND (heterogeneity OR interaction* OR pattern*))

AND

→ **Paramètres populations** (14 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

abundance* OR "activity densit*" OR "predator densit*" OR distribution OR "foraging activit*" OR "surface activity" OR "genetic diversit*" OR "quantifying the impact" OR "flower visit*" OR "food value" OR "host preference*" OR "prey preference*" OR reproduction OR redundancy

OR

→ **Paramètres communautés** (25 mots-clés ou assemblages de mots-clés)

(species AND (diversit* OR number* OR richness)) OR abundance* OR ((foraging OR surface) AND activit*) OR ((activity OR predator) AND densit*) OR assemblage* OR diversity OR biodiversity OR "biodiversity assessment*" OR communit* OR distribution OR (functional AND (complexity OR diversit* OR redundancy)) OR "genetic diversit*" OR efficacy OR "quantifying the impact" OR enhance*

Cette équation a été restreinte aux publications de type **Journal Article**, **Book** et **Book Section**, et, concernant la recherche sur la base bibliographique des CAB Abstracts, aux "**CABICODES**" (sortes de champs thématiques) suivants : AA000 Agriculture, EE200 Farming systems and management, FF005 Field crops, FF007 Forage and fodder crops, FF150 Plant cropping systems, FF600 Pests, pathogens and biogenic diseases of plants, HH000 Pathogen, pest and parasite and weed management, HH100 Biological control, HH200 Environmental pest management, HH300 Integrated pest management, HH500 Repellents and attractants, HH600 Host resistance and immunity, HH700 Other control measures, KK600 Agroforestry, PP700 Biological resources (general), PP710 Biological resources (animal), PP720 Biological resources (vegetal), ZZ320 General biology, ZZ331 Plant ecology, ZZ332 Animal ecology, ZZ400 Environmental sciences.

Enfin, les références contenant les mots-clés **cotton**, **coffee**, **cacao tree**, **cocoa**, **banana**, **cassava**, **manioc**, **coconut tree**, **coconut palm**, **Cocos nucifera**, **groundnut**, **peanut**, **Arachis hypogaea**, dans le titre ou les mots-clés auraient du être éliminées mais ne l'ont pas été, ce qui a d'ailleurs permis l'utilisation justifiée de certaines d'entre elles pour illustrer des fonctionnements pertinents pour nos agroécosystèmes mais davantage étudiés ou mieux mis en évidence dans les systèmes de production tropicaux.

(b) Principe de fouille et résultats

L'équation ci-dessus a fait l'objet de requêtes sur les bases bibliographiques des CAB Abstracts et du Web of Knowledge, cette combinaison offrant le meilleur rapport "coût-bénéfice" avec 95% de toutes les références existant sur un thème particulier.

Deux requêtes ont été réalisées :

- l'une en juin 2007 sur les périodes 1983-2007 pour la base des CAB Abstracts, et 1992-2007 pour celle du Web of Science,
- l'autre en décembre 2007 sur la période juillet-décembre 2007 pour les deux bases.

Enfin une veille permanente minimale, par système d'alertes via messages électroniques et par contacts avec de nombreux collègues, a été maintenue dans la mesure du possible par la suite.

La première requête a sélectionné 13 308 références bibliographiques, et la seconde 173, soit un total de 13 481 références.

Malgré la spécificité des mots-clés utilisés et de la construction de la requête sur les "arthropodes dans les agroécosystèmes", un certain nombre de références totalement hors-sujet ont été obtenues et un tri a été effectué sur la base de mots-clés de nom de source bibliographique (journal, actes de conférence, etc.) et de titre (d'article, de chapitre d'ouvrage, etc.) relatifs aux domaines totalement non pertinents (e.g. organismes marins, écologie des océans...), de même que des articles ayant échappé à ce tri ont été éliminés au fur et à mesure de l'exploitation du corpus bibliographique. Ainsi, en fin d'expertise, ce corpus bibliographique est-il constitué de 11 717 références (auxquelles s'ajoutent quelques-unes des quelque 1800 références personnelles traitant des sujets de l'expertise).

Le principe de fouille parmi ces nombreuses références s'est globalement décomposé en 3 étapes :

. Etape ① :

- lecture systématique des titres et si nécessaire des résumés des références des sources bibliographiques situées entre les lettres A et E (jusqu'à Ecological Entomology), soit 174 noms de source bibliographique différents et 1812 références ; ceci afin de voir si les revues internationales réputées sont les seules à véhiculer des informations pertinentes pour notre expertise et il s'est avéré que certaines petites revues nationales possédaient également des informations très utiles pour le thème des arthropodes dans les agroécosystèmes ;
- codage (dans le champ Research Notes du logiciel EndNote) de ces références selon leur caractère "hors sujet" (HS) ou "dans le sujet", et dans ce dernier cas, utilisation de 51 codes différents selon la nature du sujet, de type "paramètre agricole" pour le chapitre 1 (e.g. PBP pour "impact des pesticides", PTL pour "impact du labour", XPPB pour "effets des bords de champs/refuges"...), ou de type "service écologique" pour le chapitre 2 (e.g. : RBL pour "régulation biologique par lutte biologique", PO pour "pollinisation", CT pour "cascades trophiques"...)
- synthèse en phrases clés, dans le même champ Research Notes) des principales informations contenues dans le résumé de chaque article non "hors sujet".

. Etape ② :

- lors de la rédaction des différents textes, non seulement les références déjà codées selon le principe précédent ont été recherchées, mais les mots-clés repérés dans ces dernières ont été utilisés dans

l'ensemble du corpus afin de rechercher d'autres références traitant du sujet (e.g. "exclusion" et "manipulation" pour les études ayant porté sur l'intensité du service écologique de contrôle des ravageurs par des auxiliaires zoophages, service mesuré par l'exclusion ou la manipulation des communautés d'auxiliaires comparativement à des témoins) ;

- cette recherche plus ciblée a donné lieu à la seule exploitation des références provenant de revues scientifiques internationales réputées (autrement dit indexées au Journal Citation Report), et a abouti à la prise en compte d'environ 850 autres références ;

- mêmes codage et synthèse en phrases clés que précédemment.

. Etape ③ :

- effectuée en réalité en même temps que la précédente, elle a consisté à privilégier la recherche et l'utilisation de références de synthèse et de méta-analyses sur chaque sujet précis ;

- commande auprès des documentalistes et recherche personnelle (via des plateformes de revues électroniques en ligne : INRA, CNRS, INP-Toulouse) de certaines publications, soit importantes comme des synthèses et méta-analyses, soit utiles pour préciser certains points non parfaitement exposés dans les résumés.

Bilan

Cette méthode de recherche bibliographique relativement exhaustive, bien que relativement fastidieuse au début, s'est avérée très efficace lors de la recherche de références pour la rédaction de sujets particuliers tant du chapitre 2 que du chapitre 1, étant donnés la forte proximité thématique des deux et le nombre important de références utiles également aux deux. Il est apparu aisé de trier, parmi toutes les références trouvées sur un sujet particulier, à l'aide de divers moyens comme la date ou le nom de la source bibliographique, afin de ne retenir que les références a priori les plus intéressantes.

Il avait été procédé initialement à une requête bibliographique simple, à partir d'une dizaine de mots-clés parmi les principaux et les plus généraux (e.g. agroecosystem*, insect*, arthropod*, agricultural landscape*, entomofauna, zoophagous...) de la liste complète donnée ci-dessus. Cette requête avait donné un nombre étonnamment peu élevé, et donc tout à fait gérable, de références (environ 400). La rédaction des trois principaux textes du rapport d'expertise concernant les auxiliaires entomophages et pollinisateurs a fait appel à respectivement 184, 112 et 45 références ; la requête bibliographique simple n'a produit que respectivement 19, 6 et 3 de ces références utilisées ; la requête qualifiée d'exhaustive en a fourni respectivement 148, 91 et 33 de plus (celles issues de la requête simple étaient également récupérées par la requête complexe) - la différence correspondant à des références issues de la bibliographie personnelle de l'expert. L'intérêt d'une recherche bibliographique large apparaît donc assez nettement.

Sur un plan des thématiques couvertes par la recherche scientifique internationale en regard des besoins de l'expertise, il s'avère que même si tous les sujets sont couverts par des publications, certains ont fait l'objet de trop peu de recherches eu égard aux besoins actuels de connaissances dans ces domaines. C'est le cas pour les effets des niveaux de diversité des communautés d'auxiliaires en général sur le contrôle des ravageurs des cultures et particulièrement l'action des communautés de parasitoïdes, mais aussi pour les effets de divers paramètres agricoles (nature et intensité de diverses techniques de préparation du sol, de protection des cultures y compris plantes transgéniques et moyens microbiologiques, dates et modalités de récolte) et de diverses propriétés des agroécosystèmes (richesse en infrastructures écologiques et structure du paysage à diverses échelles), sur les niveaux de ce même service écologique de contrôle des ravageurs des cultures exprimé *in situ*.

Annexe 2

Effets de la diversité par service – Conclusions de la section 2.2.

Ce document reprend, pour une lecture synoptique, les conclusions des sous-sections de l'analyse exhaustive de la section 2.2.

2.2.1. Services intrants de l'agriculture

2.2.1.1. Stabilité structurale du sol : contrôle de l'érosion, résistance à la compaction

. Structuration des sols : porosité, agrégation

Pédofaune. Peu d'études abordent l'effet de la diversité de la faune du sol sur la structure du sol ; elles concernent la macrofaune et plus particulièrement les ingénieurs du sol, qui sont les organismes capables de transformer physiquement le milieu dans lequel ils vivent. C'est l'activité de différents types d'organismes, c'est-à-dire la diversité taxonomique de niveau supérieur et la diversité fonctionnelle associée, qui permet la création des agrégats stables et de la porosité favorable à la circulation de l'eau et à la croissance des racines. Toutefois, il est important de noter, en l'absence de déstructuration mécanique liée au passage d'engins agricoles par exemple, que la structure agrégée du sol d'origine biologique a une durée de vie plus longue que celle des organismes et qu'elle peut donc être encore présente bien que les organismes aient disparu depuis des mois.

Biodiversité microbienne. La structuration du sol en agrégats de taille et de structure variables est assurée en grande partie par le développement d'hyphes mycéliens et la production d'exopolysaccharides par ces champignons. Néanmoins, les aptitudes sont variables et complémentaires d'une espèce à l'autre, notamment chez les champignons mycorhizogènes à arbuscules (MA), ce qui nécessite que leur diversité soit grande pour que cette structuration (et ses conséquences pour la circulation des gaz, de l'eau, des éléments minéraux et la séquestration du C) puisse se réaliser de manière pérenne.

. Stabilisation du sol par les racines

Végétaux. Certains types de plantes ont des effets positifs ou négatifs en relation avec l'architecture de leur système racinaire et avec leur phénologie. Une plus forte complexité du paysage, avec des structures linéaires (haies ou bordures enherbées, par ex.), des parcelles de petite taille, et l'existence de couverts de piégeage des sédiments (prairies permanentes, formations boisées), permet de limiter la perte de sol à l'échelle du bassin versant. La stabilisation du sol par les racines des plantes dépend donc non de la diversité quantitative des espèces, mais de leur identité fonctionnelle, et en particulier de la structure de leur système racinaire et de leur phénologie. Ces caractéristiques peuvent être exploitées par la gestion, que ce soit pour les intercultures, les rotations culturales ou la structure du paysage.

. Stabilisation de la matière organique du sol

Végétation. Les traits fonctionnels des espèces sauvages ou cultivées, ou leur moyenne à l'échelle de la communauté, peuvent influencer la stabilisation de la matière organique du sol. Les bénéfices d'une complémentarité fonctionnelle entre espèces, concernant en particulier leur système racinaire, peuvent être exploités lors des rotations culturales, avec des répercussions positives de l'échelle de la parcelle à celle du paysage agricole.

Organismes du sol. La bibliographie ne permet pas de déterminer les effets sur la stabilisation de la matière organique du sol, de la diversité taxinomique et/ou fonctionnelle de la faune du sol et des microorganismes, au-delà des effets de groupes d'organismes particuliers tels les lombriciens et les champignons respectivement.

. Conclusion

La bibliographie disponible à ce jour ne permet pas de démontrer un effet direct de la biodiversité en termes quantitatifs sur la stabilité des sols, principalement parce que les études expérimentales sont

très peu nombreuses. Les effets connus concernent plutôt la présence de groupes fonctionnels, voire d'espèces, particuliers, que ce soit parmi la faune du sol (lombriciens par ex.), les microorganismes (champignons par ex.) ou chez les végétaux (graminées pérennes de grande taille par ex.). Chez les plantes, il est possible d'identifier les traits fonctionnels favorisant la stabilité du sol, mais un éventuel effet de la diversité fonctionnelle via la complémentarité resterait à démontrer pour les mélanges plurispécifiques. La complémentarité fonctionnelle dans le temps est exploitée dans les rotations culturales.

Du point de vue de l'agriculture, l'amplitude des effets directs des modalités de gestion sur la structure des sols semble généralement supérieure à ceux que pourrait avoir la biodiversité.

En revanche, une gestion incluant des apports de matières organiques peut indirectement participer à la stabilité des sols en favorisant la biodiversité des organismes du sol.

2.2.1.2. Régulation du cycle de l'eau : disponibilité à l'échelle de la parcelle et du paysage agricole

La diversité végétale peut être gérée pour améliorer la ressource en eau pour la production agricole, que ce soit en culture annuelle, pérenne ou en prairie permanente, ou encore en agroforesterie. La disponibilité en eau est contrôlée par la biomasse et les traits fonctionnels moyens des couverts (surface foliaire, longueur de racines). La complémentarité fonctionnelle entre espèces cultivées ou non, notamment en ce qui concerne les profondeurs d'enracinement et la phénologie, permet d'augmenter la ressource disponible. Inversement, il est nécessaire de contrôler les adventices ou les exotiques qui ont un cycle synchrone avec les cultures et/ou un même profil racinaire.

La présence et la diversité des organismes du sol et en particulier des ingénieurs de l'écosystème, par leur influence sur la structure du sol et sur l'infiltration de l'eau dans le sol, peuvent contribuer à limiter les phénomènes de ruissellement et à ainsi augmenter la rétention en eau.

Si l'eau apparaît comme un facteur affectant (collecte et dispersion) la diversité microbienne, par contre peu d'information concerne directement le rôle que la biodiversité microbienne peut avoir sur la disponibilité de l'eau, si ce n'est la qualité sanitaire.

Enfin, la diversité du paysage, et notamment de sa composante boisée (y compris les haies), est un élément important à gérer pour maîtriser la ressource en eau pour la production agricole. En effet, les ligneux ont à la fois des effets négatifs sur la disponibilité en eau au sein de parcelles et des effets positifs via la limitation de l'ETP (évapotranspiration potentielle). Le bilan de leur action est difficilement prévisible *a priori*.

2.2.1.3. Fertilité des sols

. Décomposition

Plantes. On dispose d'un corpus de connaissances relativement important démontrant que ce n'est pas la diversité spécifique (ou fonctionnelle) au sens purement quantitatif du terme qui augmente la décomposition des litières, mais la composition chimique des espèces, et les éventuelles interactions (positives ou négatives) biochimiques entre litières de différentes espèces qui déterminent la vitesse de décomposition. On peut néanmoins retenir que la présence de légumineuses, en prairie ou comme culture de couverture, peut favoriser la décomposition, alors que la présence d'espèces avec de fortes teneurs en composés complexes, dont en particulier la lignine, a un effet inhibiteur.

Pédofaune

La complexité des relations entre décomposition de la matière organique et organismes du sol est très importante du fait de la diversité des organismes potentiellement impliqués ; si une modification de la diversité n'a pas d'effet sur la fonction cela peut être pour un grand nombre de raisons qui ne peuvent pas toutes être testées expérimentalement.

On constate pour la macrofaune et pour la mésofaune, mais encore plus pour la microfaune (et en particulier les nématodes) que le nombre d'espèces ré-introduites dans les expérimentations est en général beaucoup plus faible que le nombre d'espèces présentes dans les agro- ou écosystèmes, ce qui limite la portée de ces études.

L'augmentation de la richesse spécifique des organismes du sol permet dans une majorité des cas d'augmenter la décomposition. Toutefois différentes études ont montré que quelques espèces sont suffisantes en laboratoire pour assurer une décomposition réalisée dans la nature par un très grand nombre d'espèces, ce qui indique une forte redondance fonctionnelle.

En effet, l'effet de la diminution de la richesse spécifique de la mésofaune du sol sur le fonctionnement de la communauté des détritivores est généralement faible et peut être prédit si l'on connaît la position dans la chaîne trophique des espèces perdues et le nombre d'espèces fonctionnellement similaires appartenant au même groupe trophique qui restent présentes. Ces résultats supportent l'hypothèse d'une forte redondance fonctionnelle au sein de chaque groupe trophique de la mésofaune des sols et de fortes différences fonctionnelles entre les organismes.

A contrario, il arrive qu'en l'absence de certains taxons, la décomposition soit bloquée. L'accumulation de matières organiques en surface du sol a été observée en l'absence de *Lumbricus terrestris* dans des polders des Pays-Bas ; les résidus végétaux ne se décomposent pas, bien qu'il y ait de nombreux autres décomposeurs. Il existe donc également des espèces clés indispensables qui dépendent des conditions climatiques, du substrat, de la nature des ressources organiques à décomposer.

En conclusion, de même que pour les plantes, les études concernant les effets de la diversité de la faune du sol sur la décomposition montrent que ce n'est pas le niveau de richesse spécifique de ces organismes qui conditionne le degré et la vitesse de décomposition, car il existe d'une part une redondance fonctionnelle qui peut être importante au sein de certains groupes (de la microfaune en particulier) mais également des espèces clés (mésofaune : certains enchytréides et macrofaune : certains lombriciens) qui peuvent s'avérer déterminantes.

Microorganismes du sol. La décomposition de la matière organique dans le sol repose sur un réseau biotique comprenant de multiples niveaux trophiques interdépendants. Chacun de ces niveaux est assuré par une grande diversité taxonomique de microorganismes représentant des groupes fonctionnels au sein desquels les champignons ont un rôle majeur. Ces groupes fonctionnels multi-composantes fournissent chacun une même fonction et permettent la réalisation du cycle de décomposition indépendamment d'une éventuelle érosion de la diversité taxonomique, jusqu'à un seuil minimal en dessous duquel le service écologique ne sera plus rendu.

. Minéralisation et transformations

Les effets des modifications de la biodiversité de la pédofaune sur la minéralisation de l'azote sont variables et dépendent plus des caractéristiques des espèces utilisées que de l'augmentation de la richesse spécifique ou de l'augmentation de la diversité fonctionnelle. Ces études mettent également en évidence l'importance des traits d'histoire de vie des espèces au sein d'un groupe fonctionnel. Les effets de différents organismes appartenant au même groupe taxonomique et/ou trophique mais présentant des traits d'histoire de vie et des écologies différents (comme par exemple au sein des nématodes bactérivores, des collemboles ou des vers de terre) ont des effets différents sur la minéralisation de l'azote. La redondance fonctionnelle sera donc fonction de la diversité ou non des traits d'histoire de vie au sein des groupes fonctionnels.

Microorganismes. La diversité taxonomique et fonctionnelle des microorganismes impliqués dans les étapes des cycles biogéochimiques détermine leur réalisation, assurant la mise à disposition du carbone, de l'azote, et d'une manière générale le recyclage des nutriments et leur minéralisation pour la croissance des plantes.

. Bénéfices de la diversité microbienne pour la nutrition minérale des plantes

(a) Diversité microbienne et fixation d'azote atmosphérique

La fixation d'azote par les bactéries du sol est une fonction distribuée dans plusieurs groupes taxonomiques, ce qui confère une certaine redondance à cette fonction. Néanmoins, cela ne signifie pas que cette diversité taxonomique soit inutile. Au contraire, elle assure la réalisation de la fixation symbiotique qui est dépendante d'une relation spécifique plante-bactérie. En effet, l'absence du partenaire bactérien adéquat dans le sol limite le développement de l'espèce végétale d'intérêt. De la même manière, une diversité importante de bactéries fixatrices libres d'azote constitue le pool de génotypes dans lequel se trouveront les bactéries les mieux adaptées à la rhizosphère de la plante bénéficiant de l'azote fixé.

(b) Intérêt de la biodiversité des champignons mycorrhizogènes à arbuscules pour l'alimentation minérale des plantes

Les champignons mycorrhizogènes à arbuscules (MA), qui forment une symbiose avec la majorité des plantes cultivées, améliorent l'alimentation hydrique et la nutrition minérale de celles-ci car ils leur fournissent l'eau et des oligo-éléments auxquels leur système racinaire (volume de sol exploré) et leur équipement enzymatique (solubilisation du P) ne donnent pas accès. Grâce au réseau mycélien, la zone de prélèvement des minéraux autour des racines est fortement augmentée et le champignon permet un transport des éléments peu mobiles jusqu'à la plante par l'intermédiaire des filaments fongiques. Les symbioses peuvent avoir en outre un caractère bioprotecteur pour la plante en limitant la probabilité d'infection par un microorganisme phytopathogène. Bien que la spécificité d'hôte de la relation symbiotique plante-champignon MA soit très large, des associations symbiotiques réalisables grâce à la diversité de champignons MA existant dans le sol et des molécules signaux échangées entre la plante et les champignons, sont plus efficaces que d'autres et leur diversité permet de répondre aux différences saisonnières auxquelles les plantes sont soumises. Elles déterminent ainsi la productivité primaire en affectant la croissance voire l'établissement de certaines espèces végétales.

. Effets de la diversité végétale sur le cycle de l'azote

(a) Fixation d'azote

La contribution de la fixation libre à la fourniture d'azote aux plantes est un processus qui, quantitativement, reste très faible. Il y a peu d'espoir que l'on puisse utiliser ce mécanisme pour mettre au point des modes alternatifs de fertilisation (par exemple en ensemençant le sol avec des souches bactériennes fixatrices). Il reste encore beaucoup à faire pour mieux comprendre l'effet de la conduite des systèmes de culture sur la fixation libre, *a fortiori* pour valoriser cet effet en accroissant la diversité au sein de la parcelle cultivée.

Globalement, l'effet de la fixation symbiotique sur la fourniture d'azote à la culture suivante par l'utilisation de légumineuses en rotation et cultures intermédiaires est positif, quoique très variable. La fourniture à la culture suivante, une fois la récolte effectuée, se situe, en moyenne pour un climat tempéré, dans une fourchette de 40 à 160 kg/ha. Associer dans le temps ou dans l'espace une légumineuse à une ou plusieurs cultures permet indéniablement de limiter les apports d'azote, mais ce type d'association est difficile à piloter lorsqu'on se fixe des objectifs précis en matière de rendement ou de qualité des grains. Il comporte également des risques pour la qualité des eaux dont il faut tenir compte dans la conduite du système de culture. En définitive, pour tirer pleinement parti des avantages pour la production et l'environnement de la présence de légumineuses dans les associations de cultures, il faut être particulièrement vigilant sur la conduite du système, qui s'avère plus compliquée que pour la conduite de systèmes mono-spécifiques.

(b) Utilisation de l'azote. Une augmentation de richesse spécifique des couverts prairiaux conduit à une augmentation du prélèvement d'azote sous l'effet de l'augmentation de production de biomasse plutôt que d'une augmentation de la teneur en azote des couverts. Cet effet est initialement proportionnel à l'abondance des légumineuses et peut ensuite être augmenté par une complémentarité fonctionnelle entre espèces (architecture racinaire, physiologie d'absorption de l'azote). Les mélanges de légumineuses avec des graminées et des dicotylédones pourraient permettre d'optimiser la gestion de la fertilité, en couplant fertilisation par la fixation d'azote atmosphérique et prélèvement augmenté par la diversité des traits fonctionnels des non-légumineuses. Les effets potentiels de la diversité fonctionnelle au-delà des effets des traits moyens des couverts (teneur en azote, longueur de racines) restent à tester. De la même manière, les rotations culturales ou l'introduction de cultures intermédiaires permettent d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'azote par rapport à des monocultures en jouant sur la complémentarité temporelle (au sein de l'année ou entre années) et fonctionnelle (différences de systèmes d'enracinement par ex.) entre cultures pour leurs prélèvements d'azote.

(c) Interactions trophiques avec les herbivores. Les relations entre la diversité fonctionnelle végétale des prairies et les processus du cycle de l'azote peuvent être profondément modifiées par les effets de la faune domestique ou sauvage, vertébrée ou invertébrée. Ses activités qui peuvent dépendre de la composition fonctionnelle de la végétation, et qui la modifient significativement, peuvent conduire soit à une accélération soit à un retardement du cycle de l'azote. Ces boucles de rétroactions peuvent être modifiées par la fertilité et le climat, ainsi que par l'identité des herbivores.

. Conclusion générale

Comme remarqué par des synthèses publiées précédemment, le maintien de la fertilité apparaît comme un service écologique pour lequel les effets de la biodiversité sont particulièrement complexes, d'une part parce qu'il est contrôlé par les activités d'un très grand nombre d'organismes (plantes, pédofaune, microorganismes du sol, herbivores domestiques et sauvages) et leurs interactions, et d'autre part parce que pour chacun de ces groupes les effets ne sont pas triviaux. On retiendra les points suivants :

Pour les plantes, ce sont les traits fonctionnels des espèces dominantes, et en particulier leur taille (effet de masse), leur composition chimique (azote, lignine, tanins et autres composés secondaires), leurs traits racinaires (architecture, profondeur d'enracinement, composition chimique), leur phénologie, et leurs associations aux microorganismes du sol (fixateurs d'azote, mycorhizes) qui déterminent leurs effets sur la fertilité. Il n'y a pas d'effet direct général de la richesse spécifique ou fonctionnelle.

Pour la pédofaune la diversité quantitative des détritivores ou des autres groupes fonctionnels n'a pas d'effet général sur la dynamique de la matière organique et le recyclage des éléments nutritifs. Dans certains cas, on démontre un effet du nombre de groupes fonctionnels, mais aussi une forte redondance fonctionnelle, et dans d'autres cas le rôle fondamental d'espèces clés. Les effets de la biodiversité apparaissent plutôt qualitatifs et liés aux traits d'histoire de vie d'espèces ou de groupes fonctionnels particuliers dont la présence influe de manière critique sur les processus de maintien de la fertilité.

D'une manière générale, tous les processus liés aux cycles biogéochimiques, à la décomposition de la matière organique et à sa minéralisation, à la dissolution et la translocation des éléments minéraux difficilement accessibles aux racines, à la fixation libre ou symbiotique d'azote sont fortement dépendants de la diversité fonctionnelle des microorganismes bactériens et fongiques présents dans le sol et contribuent à la croissance des plantes et donc à la production primaire des écosystèmes. Les microorganismes symbiotiques et plus particulièrement les champignons mycorhizogènes par leur réseau d'exploitation du sol peuvent solubiliser et fournir aux plantes auxquelles ils sont associés, outre de l'eau, des éléments minéraux (le phosphore en particulier) auxquels elles n'auraient pas accès.

Les interactions trophiques, entre plantes et organismes du sol y compris les symbiotes, entre plantes et herbivores, ou au sein du sol, jouent un rôle considérable dans le maintien de la fertilité. Néanmoins, une complexité trophique plus élevée ne garantit pas forcément une fertilité plus élevée. Des boucles de rétroaction positives ou négatives sont décrites, sans que l'on soit capable aujourd'hui de formuler de règle générale sur le rôle de la diversité quantitative ou qualitative des plantes ou des autres organismes dans leur fonctionnement.

Certains auteurs spéculent que la biodiversité puisse jouer un rôle important dans la résilience des différentes fonctions impliquées dans le maintien de la fertilité, du fait notamment de la forte redondance fonctionnelle de certains groupes, mais ceci reste à démontrer.

Force est d'admettre qu'au-delà de cette complexité qui est sans doute un état de fait, trop peu d'études expérimentales ont encore été conduites sur les dimensions fonctionnelles des effets de la biodiversité sur la fertilité, si bien qu'il est dans l'état actuel des connaissances difficile de tirer des conclusions opérationnelles.

2.2.1.4. Régulation du climat local

. Effets sur le vent et le rayonnement

La diversité structurale des formations ligneuses linéaires améliore leur effet brise-vent (baisse de 25 à 50% de la vitesse du vent) sur 10 à 20 fois leur hauteur au sein des parcelles "sous le vent", et, multipliées sur tout un paysage, elles confèrent une "rugosité" permettant un ralentissement général des masses d'air. La conséquence est une augmentation de l'hygrométrie générale (parfois de la pluviométrie au niveau régional) et donc de l'activité photosynthétique des plantes. Ces formations ligneuses interceptent les rayonnements solaires directs et indirects (créant de l'ombre du côté opposé au soleil et restituant la nuit de l'énergie de part et d'autre des deux faces), limitant certains excès thermiques tout en augmentant la quantité totale d'énergie captée par les végétaux cultivés d'un paysage.

. Effets de la diversité paysagère sur les performances des productions végétales et des animaux au pâturage

Les structures bocagères, en plus de protéger les cultures contre les effets mécaniques du vent, améliorent dans la grande majorité des cas les conditions hygrométriques et thermiques des cultures et prairies. Il s'en suit une amélioration de la pousse des végétaux, une augmentation du rendement des cultures et des performances des animaux au pâturage.

. Effets sur la dispersion du pollen de plantes génétiquement modifiées

Bien qu'il ne s'agisse pas d'un problème nouveau, le risque de dispersion de transgènes à plus ou moins longue distance par du pollen des cultures génétiquement modifiées a très fortement contribué à l'avis négatif rendu, sur la variété de maïs génétiquement modifiée MON 810, par la commission consultée suite au Grenelle de l'Environnement. Les études actuelles de dissémination du pollen reposent en partie sur des travaux de modélisation qui ne permettent pas de prévoir la pollinisation croisée effective.

. Effets sur la dissémination des semences d'adventices

Souvent évoquée comme un facteur important de dispersion des espèces adventices comme le pissenlit (espèces du groupe *Taraxacum*), la dispersion des adventices par le vent ne semble pas dépasser la centaine de mètres dans les parcelles cultivées. Les effets du paysage sur la dissémination des adventices sont actuellement en cours de développement dans le cadre de travaux sur la structuration de la biodiversité des populations de mauvaises herbes.

. Effets sur les auxiliaires

Les structures végétales vivantes ou mortes permettant d'améliorer le microclimat (atténuation des écarts extrêmes de température et d'humidité) sont favorables aux auxiliaires et augmentent leur présence et leur survie dans les agroécosystèmes.

2.2.1.5. Pollinisation

La pollinisation est le résultat d'un mutualisme entre plantes et pollinisateurs. Dans les milieux naturels, il semble que le fonctionnement des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs repose principalement sur la présence et l'activité de quelques espèces généralistes. Théoriquement, ceci conférerait donc beaucoup de résilience à ce réseau : l'extinction de pollinisateurs spécialisés affecterait peu le fonctionnement des communautés végétales qui serait maintenu par des espèces généralistes. Des travaux indiquent que plus les communautés végétales sont diverses, plus elles seraient sensibles à une diminution de la biodiversité de la faune pollinisatrice : ce serait notamment le cas au niveau des "hotspots" de biodiversité répertoriés à l'échelle mondiale. Dans la pratique, il existe peu d'études sur les communautés de plantes sauvages ou sur les cultures. Une étude a clairement montré que la diversité fonctionnelle des communautés de pollinisateurs a un effet sur la diversité et la pérennité des communautés de plantes sauvages. Quelques résultats indiquent un effet de la diversité des pollinisateurs sur la performance agronomique des angiospermes cultivées. D'autres recherches établissent de simples corrélations positives entre diversité de pollinisateurs et performances agronomiques, sans apporter d'éclairage sur les mécanismes.

2.2.1.6. Contrôle biologique des bioagresseurs

Arthropodes phytophages des cultures. Les cultures s'avèrent être les écosystèmes les plus sensibles aux effets des cascades trophiques : après allègement ou disparition de la prédation exercée par les zoophages sur les phytophages, les dommages aux plantes sont significativement et nettement plus élevés, d'environ 60%, dans les cultures qu'au sein des communautés de "non cultures". De plus, l'évaluation, mesurée en simples termes de présence ou d'absence, du rôle des auxiliaires zoophages dans la limitation des populations de ravageurs des cultures montre une efficacité réelle des premiers dans la quasi-totalité des cas. Dans la majorité des cas, la corrélation entre le niveau de diversité de la communauté d'auxiliaires zoophages et l'intensité de la régulation exercée sur la population du ravageur, est positive. Les diverses composantes de la diversité, i.e. richesse spécifique, abondance des espèces, identité des espèces, sont importantes pour expliquer cette relation, mais l'identité même des espèces joue un rôle prépondérant. De ces résultats, on retiendra que : les auxiliaires

limitent presque toujours les populations de ravageurs ; le niveau de diversité des auxiliaires *per se* détermine généralement l'intensité du service de contrôle biologique ; l'identité fonctionnelle des auxiliaires est le paramètre de diversité le plus important.

Microorganismes phytopathogènes : intérêt de la biodiversité microbienne pour la qualité sanitaire des plantes. Une importante diversité microbienne (taxonomique et fonctionnelle) assure l'exploitation de toutes les niches disponibles à la surface des organes végétaux aériens et souterrains, réduisant de ce fait i) la probabilité de rencontre entre la plante hôte et les agents phytopathogènes, ii) la disponibilité en nutriments pour le développement des agents phytopathogènes et iii) augmentant la probabilité d'occurrence de microorganismes naturellement antagonistes des agents pathogènes. Cette diversité au niveau du sol peut être favorisée par des amendements organiques, une gestion des résidus de culture, l'utilisation de cultures intermédiaires (engrais verts), le type de travail du sol, le choix des rotations. De la même manière, une forte diversité végétale, liée à des mélanges variétaux, à l'échelle de la parcelle, ou à la culture conjointe d'espèces végétales différentes, à l'échelle de l'exploitation, du paysage, de la région perturbe de manière significative le développement des agents phytopathogènes, notamment les agents aériens. L'augmentation de la diversité végétale réduit significativement l'extension de l'épidémie et parallèlement conduit à une augmentation de la diversité des populations d'agents phytopathogènes, ce qui, paradoxalement, est bénéfique à la culture. En effet, la présence d'espèces végétales diverses (prairies), de variétés ou de cultivars différents dans une ou des parcelles adjacentes se traduit au sein de la population d'agents phytopathogènes par une compétition entre les différents pathotypes présents au sein de cette population. Ainsi les différents pathotypes coexistent mais s'autorégulent, et aucun ne prédomine. Cette autorégulation est complétée par une régulation assurée par des antagonistes présents aussi bien à la surface des organes aériens que dans le sol. Il apparaît que le choix des pratiques culturales est déterminant pour assurer le maintien ou au contraire favoriser l'érosion de la diversité microbienne et par conséquent affecter le développement des agents phytopathogènes.

Contrôle biologique des nématodes phytoparasites. Afin de réduire les dégâts causés par les nématodes phytoparasites, de nouvelles approches se développent visant à mieux comprendre et exploiter les interactions entre les espèces de macrofaune, de mésofaune et de microorganismes, afin de gérer la pathogénicité des communautés de nématodes phytoparasites sans forcément réduire leur densité et leur diversité. Si elles sont encore au stade expérimental, elles n'en sont pas moins prometteuses.

Mauvaises herbes ou plantes adventices des cultures. Le développement du contrôle biologique des mauvaises herbes demeure un objectif important de la recherche dans le cadre d'une agriculture respectueuse de l'environnement et qui intégrerait ses différentes composantes biologiques. Quelles que soient les pratiques utilisées (bioherbicides, herbivores...), ces méthodes de régulation biologiques doivent s'intégrer dans une gestion globale de la flore qui n'exclue pas forcément l'utilisation d'herbicides de synthèse. Des problèmes de sélectivité, d'efficacité restent à résoudre, mais un meilleur équilibre biologique basé sur une plus grande richesse spécifique ne peut que contribuer à des équilibres plus stables et limiter le développement d'espèces adventices trop agressives.

2.2.1.7. Contrôle des invasions biologiques

Plantes. Il existe une diversité de mécanismes au travers desquels la diversité quantitative et la composition fonctionnelle des communautés végétales peuvent contrôler l'invasibilité d'une parcelle. De manière générale, ces mécanismes ont trait aux effets des communautés résidentes sur la disponibilité en ressources, donc pourraient *a priori* être reliés à la diversité fonctionnelle (*sensu lato*) des communautés. On notera aussi que les impacts des changements globaux sur les invasions passeront probablement par leurs effets sur la disponibilité des ressources et les régimes de perturbations dans les communautés.

Arthropodes. Certains arthropodes jouent un rôle significatif dans la dynamique d'espèces végétales introduites : par déplacement écologique bénéfique lorsqu'il touche des mutualistes, par herbivorie exercée sur le stade plantule ou adulte. Ce dernier potentiel de contrôle peut être volontairement mis en place par lâcher d'espèces d'arthropodes phytophages de plantes invasives, et souligne la nécessité de préserver la fonction réservoir de biodiversité potentiellement auxiliaire des écosystèmes.

La situation présentée par les arthropodes ravageurs introduits directement ou indirectement par l'Homme sur certains continents ou parties de continents, renseigne sur les processus écologiques

facilitant ou au contraire freinant leur expansion. L'analyse des cas existants fait apparaître que cette dernière est directement dépendante de la diversité fonctionnelle des arthropodes zoophages indigènes : si des représentants phylogénétiquement proches des ravageurs allochtones existent déjà naturellement sur leur nouveau territoire, ces derniers sont plus facilement contrôlés, et inversement.

A la lumière des cas d'invasion et de non invasion d'insectes phytophages ou zoophages introduits volontairement ou non, il apparaît que les écosystèmes qui offrent une certaine résistance écosystémique à l'installation d'espèces allochtones possèdent des communautés diversifiées d'ennemis naturels, souvent des prédateurs généralistes (dans certains cas, ces derniers peuvent être allochtones et avoir été eux-mêmes invasifs). Dans la perspective des changements globaux, il pourrait être intéressant de renforcer la résistance écologique des agroécosystèmes à l'arrivée de nouveaux ravageurs.

2.2.1.8. Résistance aux maladies et parasites pour les animaux domestiques

Tanins et propriétés antiparasitaires. De nombreux points sur les modes d'actions des tanins sur les vers restent à élucider, mais les résultats obtenus avec certaines légumineuses illustrent des propriétés anthelminthiques longtemps ignorées et sont encourageants. Ils engagent à étendre cette approche à d'autres espèces végétales présentes dans les prairies permanentes. Par ailleurs, des travaux récents mettent en évidence des propriétés similaires sur des espèces ligneuses. Ainsi, l'accès des animaux à des végétations diversifiées riches en tanins, comme les végétations des parcours (présence importante de ligneux et de fruits d'arbres riches en tanins comme les glands) s'est révélée bénéfique pour la santé des animaux.

Antioxydants végétaux et prévention des processus de peroxydation. Il existe un enjeu de recherche important dans le domaine de la prévention des stress oxydants via l'alimentation chez les animaux d'élevage. Il apparaît que de très nombreuses familles de composés présents dans les végétaux et donc dans les fourrages ont un pouvoir antioxydant. Leurs effets bénéfiques pourraient s'exercer non seulement au niveau de l'animal mais aussi au niveau de ses produits. Les propriétés antioxydantes de ces différentes familles de molécules s'exercent à différents niveaux de la chaîne de peroxydation. Cette complémentarité d'action justifierait l'intérêt de fournir aux animaux des sources d'alimentation les plus diversifiées possibles, mais nous ne disposons pas actuellement d'études permettant d'étayer cet argumentaire. Dans ce cadre, nous ne pouvons aujourd'hui que poser l'hypothèse selon laquelle la prairie permanente diversifiée riche en composés secondaires constituerait une source de composés antioxydants de natures très diverses, qui pourrait augmenter la capacité antioxydante globale des animaux via les complémentarités d'actions mises en jeu.

Effets sur la santé des animaux de la diversité végétale, de la parcelle au paysage. Bien que les connaissances ne soient qu'au début de leur développement, les éléments disponibles laissent entrevoir les bénéfices de la diversité végétale pour la santé des animaux d'élevage : les prairies permanentes diversifiées ou les parcours abritent des espèces ou des groupes d'espèces dont la composition chimique, notamment en composés secondaires, a des effets favorables pour les animaux qui les consomment. Les structures bocagères, en plus de protéger les cultures contre les effets mécaniques du vent, améliorent dans la grande majorité des cas les conditions hygrométriques et thermiques des prairies. Il s'en suit une amélioration de la santé des animaux grâce à une atténuation des excès climatiques améliorant leur bien être, et permettant une meilleure gestion prophylactique (grâce au bocage) au niveau des prairies.

2.2.2. Services produits contribuant au revenu agricole direct

2.2.2.1. Production végétale

. Efficience de la production primaire, rendement des cultures¹

Etudes expérimentales des mécanismes responsables de l'augmentation de la productivité primaire dans des communautés végétales riches en espèces. En général, la productivité primaire de

¹ Les termes d'efficience et de rendement s'appliquent préférentiellement et respectivement aux végétaux non cultivés et cultivés (ou d'intérêt agricole), mais traduisent le même phénomène de production nette de biomasse autotrophe.

communautés de prairie augmente de manière log-linéaire avec le nombre d'espèces semées. Cette relation peut être due à l'effet d'espèces (de génotypes, de phénotypes) ou de groupes fonctionnels dominants, via leur traits fonctionnels, et/ou à une complémentarité entre espèces ou groupes fonctionnels dans leur exploitation des ressources telles que la lumière ou les nutriments, dans l'espace et/ou dans le temps. Bien que les effets les plus fréquemment mis en évidence par les expérimentations publiées soient ceux de la fixation d'azote par les légumineuses, un nombre croissant d'études démontre la possibilité de complémentarité fonctionnelle. Leur prévalence dans les systèmes naturels et dans les agroécosystèmes reste à explorer.

Effets de la diversité végétale dans les systèmes de culture. La productivité des cultures annuelles associées ou en mélange, de même que celle des cultures fourragères, est variable et semble augmenter en situation de ressources limitantes, i.e. lorsque l'association d'espèces complémentaires permet une meilleure utilisation d'une ou de plusieurs ressources du milieu, lumière et azote notamment. Néanmoins, il n'est pas encore possible d'établir des conclusions générales sur la question des cultures en mélange et le sujet doit faire l'objet de recherches plus larges afin d'inclure la variabilité des conditions environnementales possibles de même que celle des groupes fonctionnels d'espèces cultivées. La productivité primaire des cultures annuelles ou fourragères semble augmenter avec la diversité génétique lorsque celle-ci concerne des traits sélectionnés, donc en particulier pour des cultivars différents. Les données publiées restent néanmoins trop peu nombreuses pour conclure formellement sur cette relation.

Les systèmes de culture avec couverture vivante du sol, systèmes innovants encore rares dans les agricultures tempérées, font preuve de niveaux de performance très variables selon les contextes d'environnement et de technicité. Si un certain nombre de résultats montre qu'il est possible d'obtenir des rendements proches de ceux obtenus en culture simple, il s'avère qu'en moyenne, ces systèmes aboutissent à des rendements inférieurs voire très inférieurs en cas de compétitions interspécifiques non maîtrisées ou de problèmes techniques, notamment à l'implantation. Comme dans le cas des rotations ou des cultures en mélange, les associations qui fonctionnent le mieux sont celles faisant intervenir des légumineuses, qui améliorent la disponibilité de l'azote pour la culture, notamment en situation d'azote limitant. Dans tous les cas, la réussite de la conduite des systèmes de culture avec couverture vivante du sol (et donc l'obtention du bénéfice des services environnementaux des associations : érosion, qualité des eaux et biodiversité) passe par un contrôle de la croissance et du développement de la plante de couverture, qui doit être dominée par la culture pendant son cycle, et par la maîtrise de la germination-levée de la culture d'intérêt. Il en résulte que sans pâtir d'une perte de rendement trop importante, il est nécessaire de contrôler la biomasse de la culture du mulch et des adventices qu'elle héberge.

La présence de linéaires d'arbres dans les cultures pose la question du niveau de productivité totale de la parcelle agroforestière : biomasse de la culture et des arbres. De nombreuses études ont aujourd'hui démontré que l'association arbre-culture produit davantage de facilitations que de compétitions aux deux parties : la culture bénéficie d'une moindre ETP grâce aux arbres (facteur important en climat méditerranéen notamment) et les arbres récupèrent les nitrates lixiviés sous les racines de la culture et améliorent l'activité biologique du sol. Même si la culture souffre de la compétition imposée par les arbres vers la fin de leur développement, la productivité totale de la parcelle est ainsi améliorée de 10 à 60%.

Relations entre diversité de la pédofaune et efficacité de la productivité primaire. Du corpus bibliographique disponible, il ressort que l'augmentation de la richesse spécifique ou fonctionnelle des organismes du sol a soit un effet positif soit un effet nul sur la biomasse végétale produite. Les principaux mécanismes sont liés à l'augmentation de la disponibilité des éléments nutritifs pour les plantes, à l'amélioration de la structure du sol et donc de l'efficacité de l'eau mais également à la production de molécules telles que des hormones de croissance végétales. L'effet positif de l'augmentation de la richesse spécifique ou fonctionnelle des organismes du sol est d'autant plus important que le nombre d'espèces initial testé est faible. De plus, tout comme pour le processus de décomposition, la présence de certaines espèces clés induit à elle seule un effet positif sur la production végétale.

Effets de la diversité microbienne du sol pour l'efficacité de la productivité primaire. Bien que ce domaine ne soit qu'au début d'une nouvelle phase d'exploration, grâce notamment à l'avènement de nouvelles méthodes d'investigation (métagénomique et protéomique), il révèle déjà des pistes montrant que la diversité microbienne des sols, et en particulier la diversité fonctionnelle, peut avoir des effets bénéfiques sur la croissance et la santé des plantes et les récompenses florales offertes

aux pollinisateurs. Ces effets seront bien entendu à combiner aux autres effets positifs (nutrition, contrôle biologique) ou négatifs (phytopathogènes par ex.).

Conclusion générale. Les données expérimentales utilisant des assemblages artificiels de communautés végétales laissent à penser que la productivité primaire augmente de manière logarithmique avec le nombre d'espèces semées. Cet effet est dû aux propriétés fonctionnelles des espèces ou groupes fonctionnels dominants et/ou à la complémentarité entre espèces, groupes fonctionnels ou génotypes, dans leur manière d'exploiter les ressources (lumière, nutriments, eau). Pourtant cet effet ne se retrouve pas en conditions agricoles, sauf lorsque les légumineuses fertilisent les cultures ou les mélanges fourragers, ou que les espèces autres que la culture principale peuvent être valorisées, ce qui est en particulier le cas pour les cultures fourragères ou l'agroforesterie. La richesse spécifique ou fonctionnelle de la mésofaune du sol n'a quant à elle que peu d'impact sur la productivité, alors qu'importe la présence d'espèces ou de groupes trophiques particuliers. Concernant les microorganismes, le peu de données disponibles laisse penser que certaines dimensions de leur biodiversité, en particulier fonctionnelle, pourraient être bénéfiques.

. Stabilité de l'efficience de la production primaire ou de rendement des cultures

(a) Stabilité face aux sources biotiques de variabilité de la production primaire

Effets des adventices sur la productivité des cultures. Les mauvaises herbes restent aujourd'hui considérées comme le principal facteur limitant la réduction des intrants et la mise en place des systèmes de culture innovants. La capacité d'adaptation de ces espèces et les possibilités de changements de flore (adaptation aux nouvelles contraintes du milieu, arrivée de nouvelles espèces) font des mauvaises herbes une composante biologique dont la gestion reste problématique.

Effets de la diversité des cultures sur les communautés de pollinisateurs et la pollinisation. Peu d'études ont été menées en agriculture concernant l'impact de la diversité des cultures sur les communautés de pollinisateurs et le niveau du service de pollinisation au sein de la même parcelle ou vis-à-vis de parcelles voisines. Certaines cultures entomophiles pourraient mettre à disposition des ressources florales favorables au développement de l'ensemble de la faune pollinisatrice. Les cultures entomophiles présentent des caractéristiques biologiques de plantes à fleurs : morphologie florale particulière et offre de ressources en nectar et pollen. Ces caractéristiques vont déterminer la structure des communautés de pollinisateurs. De plus, la mise en culture de ces espèces florales est particulière puisque l'on met à disposition de larges aires de fleurs exotiques fleurissant au même moment.

Effets d'espèces invasives sur la productivité des prairies et parcours. Les connaissances sur les impacts des espèces invasives des prairies et parcours sont très limitées pour l'Europe. Elles peuvent augmenter la production de biomasse mais en réduire la qualité (toxicité), mais on ne peut pas tirer de conclusion générale.

Effets de la diversité végétale spécifique sur l'herbivorie par les invertébrés. Les recherches qui ont abordé de façon fondamentale la question de la relation théoriquement négative entre gradient de diversité végétale spécifique et niveau de phytophagie par les invertébrés, sont rares. Une très faible minorité d'entre elles seulement confirme la théorie. La plupart des résultats convergent toutefois sur le fait que la richesse spécifique des communautés végétales joue un rôle beaucoup moins important que supposé précédemment, et qu'au contraire l'identité spécifique des plantes et à travers elle leur identité fonctionnelle, jouent un rôle essentiel. Les synthèses bibliographiques et méta-analyses sur les nombreux travaux comparant des situations opposées de diversité végétale dans les cultures, montrent toutes la même tendance : dans une majorité faible à moyenne des cas, les ravageurs et leurs ennemis naturels sont respectivement moins nombreux et plus nombreux dans des systèmes culturels diversifiés que dans des monocultures, et l'identité fonctionnelle des arthropodes semble être ici aussi le facteur prépondérant du sens des réponses.

De ces résultats, on retiendra que : les cultures diversifiées tendent à défavoriser les ravageurs et à favoriser les auxiliaires par rapport aux monocultures ; le niveau de richesse spécifique végétale *per se* joue un rôle mineur dans la répression des ravageurs ; l'identité fonctionnelle des plantes et des insectes est le paramètre de diversité le plus important.

Effets de la diversité végétale intraspécifique sur les phytopathogènes. La diversité végétale intraspécifique constitue un frein à la propagation des agents phytopathogènes en offrant des obstacles à l'expression de leur virulence, en évitant la constitution d'inoculum primaires trop importants, facteur

de risque d'occurrence de mutants contournant les résistances variétales ou résistants aux fongicides. Elle stimule les interactions microbiennes au sein des agents pathogènes maintenant chacune des populations à des niveaux épidémiques faibles et paradoxalement favorisant ainsi leur diversité, ce qui aboutit à un équilibre favorable à la qualité phytosanitaire des plantes.

Effets de la diversité végétale interspécifique sur les phytopathogènes. La diversité végétale interspécifique réduit significativement la progression des épidémies et l'incidence des maladies. Plusieurs recherches ont montré que des cultures mélangées, à base de céréales et de légumineuses à graines, permettent de diminuer l'ampleur et la progression des maladies par rapport aux cultures des mêmes espèces seules. Au-delà de la diversité interspécifique cultivée, la diversité des végétaux non cultivés au sein même des parcelles apporte dans certaines conditions les mêmes avantages phytosanitaires. Il n'est pas démontré que cette diversité végétale, lorsqu'elle constitue la trame des infrastructures écologiques, apporte les mêmes avantages aux échelles supérieures (paysage, région), même si cela semble possible.

Bénéfices de la rotation culturale

L'effet rotation existe, et passe par de nombreux mécanismes agissant sur l'ensemble des caractéristiques du champ cultivé. L'analyse bibliographique conduit à conclure sur les points suivants :

- Introduire de la diversité dans la succession des cultures permet d'atteindre des rendements au moins aussi élevés que, toutes choses égales par ailleurs, la conduite en monoculture. C'est l'effet rotation. Les situations dans lesquelles on n'observe pas de différence de rendement correspondent à des systèmes de culture très intensifs, pour lesquels les effets positifs de la rotation sont remplacés par l'emploi de fertilisants et de produits pesticides. Certaines cultures se prêtent mieux à la monoculture que d'autres (maïs, blé d'hiver).
- Cet effet, extrêmement variable suivant les conditions de milieu, les conditions de culture, les climats, ne peut être quantifié. Il est cependant d'autant plus important que le milieu est pauvre et/ou que le niveau d'apport d'intrants est faible. De même il dépend beaucoup du mode de travail du sol pratiqué. Actuellement, on note un regain d'intérêt pour les travaux sur l'effet de la rotation, qui revisitent des résultats établis dans un contexte d'agriculture conventionnelle avec labour en les reconduisant dans un contexte de non labour.
- En revanche, on ne peut conclure nettement sur une plus grande stabilité des rendements sur le long terme, ou sur une meilleure résistance face aux impacts du changement climatique lorsque la rotation est plus diversifiée. Cependant, l'analyse des effets de la rotation sur les états du milieu (voir ci-dessous) laisse à penser que ceux-ci conduisent à créer un état du milieu cultivé qui lui permette de mieux faire face à des stress biotiques ou abiotiques.
- Même en conditions d'agriculture conventionnelle, on observe, dans un grand nombre de situations, un effet rotation. Celui-ci peut être attribué à l'impact positif de la diversification des cultures de la succession sur les différentes composantes de l'état des sols cultivés. Suivant le type de succession pratiquée, on relève un accroissement des réserves en éléments minéraux et une meilleure efficacité de leur utilisation, une meilleure préservation et utilisation de la ressource en eau, un accroissement de l'activité biologique et de la biodiversité, de meilleures conditions de maîtrise des bioagresseurs, une amélioration de la structure du sol.
- Sur un plan scientifique, il est extrêmement difficile d'étudier l'effet strict de la rotation indépendamment des autres techniques ; en pratique la plupart des études abordent l'effet de la rotation en interaction avec d'autres techniques (en général fertilisation et/ou travail du sol).

Effets de la faune sauvage utilisant l'agrosystème. Certaines espèces utilisant les agroécosystèmes comme habitat peuvent causer des pertes de production plus ou moins acceptables pour les agriculteurs.

Diversité du paysage. La diversité du paysage, et notamment son hétérogénéité spatiale et sa composante boisée (y compris les haies), jouent un rôle important pour la stabilité de la production, directement via ses effets sur les différents services intrants et indirectement via ses effets sur les organismes impliqués dans les services intrants ou la stabilité de la production primaire.

Conclusion. Les activités de tout un ensemble d'organismes contribuant (au moins de manière quantitative) à l'agrobiodiversité (adventices, ravageurs, phytopathogènes, faune sauvage) causent des dommages à la production agricole sur le court terme. Ces dommages ne peuvent être qu'indirectement chiffrés (achat de pesticides, nombre de journées travaillées, remboursement des dégâts de gibier). L'objectif de l'agriculture conventionnelle est de les réduire par les pratiques de travail du sol et

par l'utilisation de pesticides. Néanmoins, le maintien au sein des cultures de la diversité végétale, intra- ou inter-spécifique, à plusieurs échelles spatio-temporelles, peut réduire ces dommages.

(b) Stabilité face aux facteurs abiotiques de variation de la production primaire

Diversité végétale et stabilité interannuelle de la production des prairies. Bien que théoriquement on attende que la diversité spécifique, fonctionnelle et génétique des communautés végétales garantisse une meilleure stabilité des rendements, les études empiriques et en particulier expérimentales sont étonnamment pauvres sur le sujet, et les résultats ne sont ni uniformes ni ne font l'unanimité dans leur interprétation. Si dans un certain nombre d'études on observe bien une plus grande stabilité interannuelle de la production grâce au fait que la productivité de différentes espèces fluctue de manière asynchrone, ce n'est pas toujours le cas, et en particulier lorsqu'on analyse la réponse à des événements climatiques particuliers, comme une sécheresse. La composition fonctionnelle pourrait jouer un rôle plus important que la diversité quantitative dans la stabilité de la production.

Diversité végétale et stabilité de la production face aux changements globaux. Les données existantes ne permettent pas de prédire si une diversité plus élevée des communautés végétales devrait permettre une meilleure stabilité, voire une augmentation (pour la fertilisation en CO₂ et en azote) de la production en réponse aux changements globaux. Les effets nets des facteurs de changement global seront un compromis entre leurs effets directs sur la productivité (par ex. fertilisation par le CO₂ ou l'azote, diminution par la sécheresse), en interaction avec la gestion, et leurs effets indirects via les modifications de diversité des communautés, en particulier les changements de composition spécifique et fonctionnelle.

Diversité végétale et stabilité de la production des cultures. Dans le cadre des cultures annuelles ou des prairies temporaires, la diversification spécifique ou génétique dans le temps (rotation, cultures de couverture, cultures intermédiaires) ou au sein d'une même parcelle (culture associée, mélange variétal diversifié) permet d'augmenter la stabilité de la production primaire au cours du temps sous l'effet de la diversification des traits fonctionnels, en particulier l'architecture racinaire, la phénologie et la capacité de fixation d'azote (légumineuses).

Intérêt de la diversification au niveau de l'exploitation pour la production fourragère. Que ce soit au niveau du système fourrager ou au niveau de la parcelle, des travaux montrent qu'une diversité de types de prairies est susceptible de constituer un atout pour la robustesse du système fourrager face aux fluctuations climatiques mais également pour accroître la flexibilité de la gestion des ressources fourragères. Ces deux propriétés résultent à la fois d'adaptations dans la conduite de l'ensemble des ressources composant le système fourrager (règles de dimensionnement et d'ordonnement en fonction des caractéristiques des prairies) mais également des caractéristiques intrinsèques du couvert prairial résultant des stratégies de capture et d'utilisation des ressources par les plantes. Des couverts complexes et par nature hétérogènes (dans leur composition comme dans leur structure) peuvent être un atout pour diversifier les modes de conduite et sécuriser des systèmes d'alimentation des troupeaux exposés aux variations climatiques.

(c) Conclusion générale

Une partie non négligeable du discours sur la valeur de la biodiversité pour l'agriculture s'appuie sur sa valeur d'assurance face aux variations du milieu à long terme, en particulier climatiques. A l'échelle de la parcelle, on sait pourtant relativement peu de choses sur les effets de la biodiversité sur la stabilité de la production primaire sur le long terme, que ce soit face à la variabilité climatique, face à des événements extrêmes (sécheresse par ex.), ou en réponse aux facteurs du changement global. Si théoriquement on pourrait attendre une augmentation de la stabilité du rendement pour des cultures plus diverses (malgré de plus fortes fluctuations de l'abondance des espèces individuelles), pour les prairies permanentes les preuves empiriques sont trop peu nombreuses, parfois contradictoires, et leur interprétation est controversée. Leur composition fonctionnelle pourrait jouer un rôle plus important que leur diversité quantitative dans la stabilité de la production. On ne peut pas prédire le bilan entre les effets directs des changements environnementaux et leurs effets indirects via les changements de diversité végétale, quantitative et qualitative.

En revanche, pour les cultures annuelles et les prairies temporaires, la diversification spécifique ou génétique dans le temps (rotation, cultures de couverture, cultures intermédiaires) ou au sein d'une même parcelle (culture associée, mélange variétal diversifié) permet d'augmenter la stabilité de la

production primaire au cours du temps sous l'effet de la diversification des traits fonctionnels, en particulier l'architecture racinaire, la phénologie et la capacité de fixation d'azote (légumineuses).

Au niveau du système fourrager, une diversité de types de prairies est susceptible de constituer un atout pour la robustesse face aux fluctuations climatiques, mais également pour accroître la flexibilité de la gestion des ressources fourragères. Des couverts complexes et par nature hétérogènes (dans leur composition comme dans leur structure) peuvent être un atout pour diversifier les modes de conduite et sécuriser des systèmes d'alimentation des troupeaux exposés aux variations climatiques

2.2.2.2. Production animale

. Diversité végétale et ressource alimentaire

(a) Qualité des fourrages

L'hypothèse que les prairies permanentes diversifiées présentent une valeur nutritive moins élevée mais plus stable dans le temps que les prairies peu diversifiées n'est validée que partiellement par la bibliographie. C'est en effet davantage la présence d'espèces à phénologie tardive plus fréquentes dans les prairies diversifiées des milieux peu fertiles ainsi que la présence des dicotylédones feuillues qui expliquent cette plus grande stabilité plutôt que la richesse floristique elle-même. Par ailleurs, la diversité floristique via la présence de certaines plantes comme les plantes riches en tanins peut avoir un impact positif sur la valeur azotée des fourrages. Les lois de variations de la valeur nutritive des prairies permanentes ainsi que les outils de prévision de cette valeur sont cependant encore largement à élaborer. L'approche fonctionnelle développée sur les graminées constitue un premier pas dans cette direction. Le rôle des dicotylédones dans l'élaboration et la stabilité de la valeur nutritive ainsi que leur rôle sur la valeur nutritive suite à des interactions digestives restent à clarifier.

La diversité végétale des prairies temporaires est moins importante que celle des prairies permanentes, et les associations de deux espèces sont les plus courantes. Les espèces en mélange sont choisies en fonction de l'utilisation du fourrage (foin, pâture, ensilage), dont la qualité dépend essentiellement de l'équilibre entre elles, ainsi que de la date et du rythme d'exploitation. Particulièrement dans les prairies temporaires plus complexes comprenant plus de deux espèces, et presque toujours des graminées associées à des légumineuses, la conduite de la qualité du fourrage est difficile du fait de la différence des rythmes de croissance et de développement des différentes espèces.

(b) Diversité alimentaire et ingestion par les animaux

Plusieurs études menées aussi bien chez les éleveurs qu'à partir d'expérimentations à l'auge et au pâturage ont mis en évidence que lorsque les herbivores domestiques ont le choix, ils choisissent un régime alimentaire diversifié. Cette diversité constitue un stimulus qui accroît leur motivation à ingérer et conduit à une augmentation de l'herbe ingérée via une augmentation de leur temps de pâturage. Sur des végétations très hétérogènes composées de ligneux et de plantes herbacées, la diversité peut également contribuer à stabiliser l'ingestion des animaux dans le temps quantitativement et qualitativement.

. Effets de la diversité des prairies sur la production animale

L'absence d'effet ou encore les effets divergents en termes de performance de croissance ou de production laitière obtenus sur associations complexes suggèrent que ceux issus des associations simples ne sont pas généralisables. Des approfondissements semblent nécessaires pour comprendre en quoi les caractéristiques d'une large gamme d'espèces végétales en mélange affectent le comportement au pâturage des herbivores domestiques et leurs performances. Les effets positifs de la diversité floristique sur le rendement des prairies sont d'autant plus marqués que les conditions climatiques sont défavorables. Au-delà du nombre d'espèces, il apparaît que leur nature et leur abondance jouent un rôle déterminant sur la production fourragère. Bien que le nombre d'études soit très limité dans ce domaine, il semble intéressant de souligner que les rendements fourragers supérieurs obtenus à partir d'associations complexes permettent d'atteindre une production laitière par hectare nettement supérieure à celle des associations simples, et ce pour différents contextes climatiques.

. Diversité floristique et caractéristiques sensorielles des produits animaux

(a) Produits laitiers

Les résultats expérimentaux ont clairement mis en évidence des liens entre la composition botanique des prairies et les caractéristiques sensorielles des fromages, même si les mécanismes sous-jacents ne sont que partiellement élucidés et semblent particulièrement complexes. L'influence de la composition botanique sur les caractéristiques sensorielles des laits crus n'a cependant pas été observée mais plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer cette absence d'effet. Dans l'ensemble des études examinées, la diversité floristique n'a fait l'objet que de très peu de travaux spécifiques. Néanmoins, il apparaît que le pourcentage et la diversité des dicotylédones joueraient un rôle important dans l'élaboration des caractéristiques sensorielles des fromages en faisant intervenir les métabolites secondaires de ces familles de plantes. Il faut enfin souligner qu'indépendamment du niveau de diversité floristique, la seule présence d'une espèce ou d'une famille d'espèces dans une prairie pourrait intervenir dans les processus d'élaboration des caractéristiques sensorielles des fromages.

(b) Produits carnés

Les études sont encore peu nombreuses dans ce domaine. Elles ont surtout pointé le rôle de l'identité spécifique en mettant en évidence l'apparition d'effets indésirables sur la flaveur de la viande due à la présence d'une espèce végétale, comme par exemple le trèfle blanc et la luzerne, ou l'influence des tanins sur la réduction de la biosynthèse ruminale de composés responsables de saveurs désagréables ou de la couleur. Le rôle de la diversité floristique bien qu'exploré dans une étude n'a pu être explicitement démontré.

2.2.3. Services produits hors revenu agricole direct

2.2.3.1. Disponibilité en eau (potable, irrigation, hydro-électricité, industrie...)

En conditions moyennes, la diversité végétale dans les parcelles et le paysage agricoles joue probablement un rôle négatif sur la ressource en eau à l'échelle régionale. Cet effet peut potentiellement devenir un service en conditions extrêmes.

2.2.3.2. Qualité des eaux

. Effets de la diversité végétale sur la qualité des eaux

A l'échelle de la parcelle, la diversité végétale utilisée de manière contemporaine (prairies et cultures diversifiées) ou au cours du temps (cultures de couverture, cultures intermédiaires, rotation culturale) permet de contrôler le lessivage de nitrates via ses effets positifs sur le recouvrement et la biomasse, et dans certains cas via l'utilisation complémentaire de la ressource azotée entre espèces et entre groupes fonctionnels. La composition fonctionnelle joue un rôle primordial, en particulier la présence de légumineuses. L'utilisation de couverts mélangeant légumineuses et graminées permet d'optimiser les gains sur le rendement tout en minimisant le lessivage des nitrates.

A l'échelle du paysage, la perte de nitrate dans les cours d'eau et les nappes phréatiques croît avec la proportion de cultures et décroît avec la proportion de couvert forestier, de prairies naturelles et de zones de piégeage (bandes enherbées, haies, ripisylves) qui s'avèrent efficaces pour réduire significativement la pollution azotée. Les haies remobilisent certains éléments lixiviés et lessivés, essentiellement l'azote, qu'elles redistribuent sur les parcelles agricoles avec la chute des feuilles.

. Intérêt de la biodiversité microbienne pour la rétention des nitrates dans les sols

Il n'y a pas de lien établi entre la diversité des communautés bactériennes impliquée dans la nitrification et la présence de nitrates dans les eaux souterraines. En revanche, une grande diversité est observée en ce qui concerne la distribution des gènes *narG* au sein de la communauté bactérienne incluant, comme dans le cas de la production de nitrates, une contribution importante des archaebactéries. Cette distribution assure une redondance fonctionnelle importante, notamment vis-à-vis des variations de concentration en nitrate et une stabilité de la fonction.

. Intérêt de la biodiversité microbienne pour la biodégradation de xénobiotiques agricoles (et autres)

Le réservoir de gènes que constitue la biodiversité des microorganismes, l'aptitude à transférer horizontalement des gènes indépendamment des barrières spécifiques et leur relativement faible temps de génération aboutissent à une vitesse évolutive particulièrement importante leur permettant de répondre et de s'adapter rapidement aux variations des conditions environnementales. Dans le même temps, une grande diversité constitue un mécanisme d'autorégulation, sorte de pouvoir tampon interne, contre l'émergence et l'absence de contrôle d'une population (d'un génotype) invasive. Elle fournit l'assurance de services attendus aussi bien dans le domaine de la biodégradation de xénobiotiques délétères à terme, que pour l'ensemble des domaines dans lesquels les microorganismes sont des éléments clés.

. Conclusion générale

La biodiversité végétale utilisée de manière contemporaine (prairies et cultures diversifiées) ou dans le temps (cultures de couverture, cultures intermédiaires, rotation culturale) joue un rôle primordial dans le contrôle de la qualité des eaux, en particulier via la diversité fonctionnelle *sensu lato*. A l'échelle du paysage, la pollution par les nitrates est sous le contrôle du recouvrement en prairies permanentes et en éléments boisés. Il n'y a pas de lien établi entre la diversité des communautés bactériennes impliquée dans la nitrification et la présence de nitrates dans les eaux souterraines. Ceci est la conséquence de la forte redondance fonctionnelle des communautés bactériennes, et ce malgré une forte diversité génétique au sein des communautés bactériennes. Inversement, la forte diversité génétique des microorganismes s'avère être une ressource importante pour la dégradation des xénobiotiques.

2.2.3.3. Régulation du climat global et régional

. Séquestration du carbone

(a) Diversité végétale et cycle du carbone

La séquestration du carbone est un enjeu important pour l'agriculture et en particulier pour la gestion des prairies permanentes dans le cadre du changement global. Au-delà des effets directs de la gestion, la diversité végétale pourrait favoriser le stockage du carbone via les effets positifs de la richesse spécifique, de la présence de légumineuses, et éventuellement de complémentarités fonctionnelles entre espèces ou groupes fonctionnels sur la production de biomasse (voir 2.3.2.1). La composition fonctionnelle influe aussi sur la décomposition et la stabilisation de la matière organique. Cependant, les effets nets de la richesse spécifique sur le stockage du carbone ne sont pas prévisibles, car on observe aussi un effet positif sur la respiration du sol, et que la diversité végétale n'a pas d'effet systématique sur la décomposition des litières (voir 2.3.1.3). Il n'y a de plus que très peu d'études pour appréhender ce bilan. Comme pour les différents processus impliqués dans le cycle du carbone, on peut néanmoins attendre un effet important des traits fonctionnels des espèces dominantes. Quoiqu'il en soit, les effets de la biodiversité végétale et microbienne seront toujours négligeables en regard de ceux des pratiques.

(b) Diversité de la pédofaune et cycle du carbone

Les effets de la diversité de la pédofaune sur l'émission de gaz à effet de serre ne sont quant à eux pas documentés.

(c) Diversité microbienne du sol et cycle du carbone

Séquestration du carbone dans les sols. Le stockage du C est assuré par les microorganismes du sol. La composante de la diversité microbienne du sol qui importe, toutes choses égales par ailleurs, pour la séquestration du carbone dans les sols est l'importance relative des champignons par rapport aux bactéries. Les actions de gestion ou les changements globaux (CO₂, climat) influenceront aussi sur la séquestration du C via leurs effets sur le ratio champignons / bactéries. Ainsi l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique devrait stimuler les activités microbiennes et se traduire par une plus grande séquestration de C organique dans les sols, modulée par une activité minéralisatrice accrue.

Emissions de gaz à effet de serre. Contrairement à une idée reçue, les émissions de légumineuses sont plutôt inférieures à celles d'autres cultures et, parmi les légumineuses, les émissions mesurées lors de la culture de pois et pendant l'interculture qui suit semblent plutôt faibles. Cependant, il y a trop peu de références à ce jour pour conclure avec certitude, mais les tendances sont assez stables. Il reste cependant à évaluer les émissions liées à la dénitrification de l'azote issue de la décomposition des résidus, ce qui renvoie à la question de la quantité et à la nature de ces résidus de culture, en particulier au niveau de la rhizodéposition. Dans le cas des protéagineux comme le pois sec, la quantité d'azote des résidus laissés au champ est peu différente de celle des autres grandes cultures.

(d) Conclusion

La séquestration du carbone est un enjeu important pour l'agriculture dans le cadre du changement global. La gestion influe directement sur ce stockage, mais aussi via ses effets sur la diversité végétale et microbienne. Les effets de la richesse spécifique végétale ne peuvent pas être prédits de manière globale. Ceci est d'une part lié à la multiplicité des processus impliqués. D'autre part, ses effets peuvent être antagonistes entre processus, et sont pour plusieurs d'entre eux encore mal connus, de même que leur bilan. On peut néanmoins attendre un effet important des traits fonctionnels des espèces dominantes. De la même manière, pour les microorganismes du sol le ratio champignons / bactéries semble un indicateur important de la séquestration du carbone organique.

. Diversité végétale et propriétés de surface

La biodiversité végétale influe sur la dynamique régionale du climat via ses effets sur la structure physique des couverts, de l'échelle de la parcelle à l'échelle régionale. Ces effets sont encore mal connus mais de manière générale ce sont d'une part les propriétés des espèces dominantes qui importent, et d'autre part l'hétérogénéité spatiale de l'échelle inter-parcellaire à l'échelle régionale.

2.2.3.4. Mitigation des incendies

La mitigation des incendies est le fait de deux facteurs liés à la biodiversité végétale. D'une part l'inflammabilité dépend directement de la composition fonctionnelle de la végétation et de sa biomasse (qui elle-même est influencée par la biodiversité). D'autre part la propagation des incendies dépend de l'hétérogénéité spatiale du paysage. Enfin, ces deux facteurs interagissent directement dans la mesure où la connectivité du paysage est fonction de l'inflammabilité relative de ses différentes composantes. En pratique, l'enrichissement des paysages agricoles diminue leur résistance aux incendies via ces deux facteurs conjugués. Il en va de même pour l'invasion par des espèces exotiques très inflammables.

2.2.3.5. Santé des humains

. Diversité floristique et caractéristiques nutritionnelles des produits laitiers et carnés

(a) Acides gras. La teneur en acide linoléique, principal oméga-3 des fourrages, n'apparaît pas plus élevée dans les prairies diversifiées que dans les prairies peu diversifiées ou monospécifiques. Les graminées, et notamment le ray grass anglais, présentant des teneurs plus importantes en oméga 3 que les dicotylédones, il est cohérent de constater que les prairies diversifiées, plus riches globalement en dicotylédones que les prairies peu diversifiées, présentent parfois les teneurs moins élevées. Ces prairies très diversifiées pourraient toutefois être une source d'acides gras rares. Par ailleurs, l'ingestion de fourrages issus de prairies diversifiées n'accroît pas ou augmente modérément la richesse du lait et de la viande en oméga 3 par rapport à des prairies monospécifiques ou des prairies peu diversifiées. En revanche, la composition botanique et en particulier la présence de dicotylédones ou tout du moins de certaines dicotylédones comme le trèfle violet, semble avoir des conséquences sur le déroulement de la biosynthèse ruminale des acides gras sans doute par le biais de métabolites secondaires ou d'enzymes. Ainsi, plusieurs études soulignent l'effet de la diversité floristique sur l'augmentation de la teneur en acides gras intermédiaires de la biohydrogénation (CLA, acide gras trans) pour les produits laitiers comme pour les produits carnés. Les effets cliniques d'une augmentation de ces acides gras et en particulier du CLA restent cependant à préciser.

(b) *Caroténoïdes et vitamine A*. Chez l'homme, la vitamine A, qui est impliquée dans de nombreuses fonctions biologiques, peut être fournie directement par les produits animaux et en particulier par les produits laitiers. Cette vitamine provient principalement de la conversion des carotènes des fourrages. Les caroténoïdes pourraient par ailleurs présenter d'autres propriétés bénéfiques pour la santé humaine. Les données disponibles sont aujourd'hui trop partielles pour conclure quant à l'influence de la composition botanique sur les teneurs en caroténoïdes des fourrages.

(c) *Polyphénols*. Les polyphénols contenus dans les produits animaux pourraient constituer une source d'antioxydants d'intérêt pour l'Homme. Comme pour les caroténoïdes, les travaux concernant les polyphénols sont très fragmentaires. Le peu d'études engagées ne permettent pas d'émettre des conclusions quant à leurs concentrations dans les produits animaux en fonction des types de prairies pâturées ou récoltées à destination des animaux. Des recherches complémentaires seraient nécessaires dans ces domaines. Le rôle probable important des dicotylédones, plus riches en polyphénols que les graminées, reste à mettre en évidence.

2.2.3.6. Conservation de la biodiversité patrimoniale et ordinaire

. Rôle des adventices pour la conservation de la biodiversité

Les espèces adventices des milieux cultivés sont reconnues à la fois comme un facteur limitant à l'innovation en agriculture et comme une base indispensable à la biodiversité dans les agroécosystèmes. Les ressources trophiques issues des mauvaises herbes semblent indispensables à l'alimentation de nombreuses espèces animales. La préservation de cette biodiversité végétale et la limitation de ses effets négatifs constituent un enjeu scientifique important pour ces prochaines années.

. Effets des espèces exotiques invasives sur la biodiversité et les espèces patrimoniales

(a) *Plantes*. En Europe, le nombre d'espèces végétales exotiques invasives ayant un impact significatif sur la biodiversité reste limité dans les prairies et dans les cultures, à l'exception de zones sensibles comme certaines prairies humides ou très fertiles, les sols perturbés et les friches, ou les îles méditerranéennes. Ces espèces peuvent conjuguer à leur nuisibilité pour la biodiversité et pour les humains (production agricole, pollen allergisant) un certain nombre d'autres services (valeur esthétique, production de miel, hôte d'auxiliaires des cultures).

(b) *Pédofaune*. En Europe, où aucun problème d'espèce invasive pour la pédofaune n'est important, les bénéfices de la présence des vers de terre résultent d'un équilibre établi entre les différentes espèces ou groupes fonctionnels. En revanche, l'introduction d'organismes ingénieurs exotiques en écosystèmes tropicaux a provoqué certains déséquilibres importants au niveau des communautés indigènes souvent plus diversifiées et complexes que les communautés européennes.

(c) *Ennemis d'arthropodes pollinisateurs*. Les deux principales espèces de pollinisateurs utilisés pour la pollinisation des cultures sont l'abeille domestique et le bourdon terrestre. La première connaît plusieurs ennemis allochtones (*varroa*, *Nosema*, frelon asiatique), responsables pour certains de baisses très importantes du cheptel français. La seconde n'en connaît pas directement, mais une espèce proche, élevée elle aussi en masse aux USA, a subi un effondrement du cheptel ces dernières années à cause d'un *Nosema*. Ces exemples montrent la grande vulnérabilité de la stratégie actuelle de pollinisation des cultures face aux risques d'introduction d'organismes exotiques, et la nécessité de la sécuriser en recourant à des espèces pollinisatrices sauvages moins sensibles et parfois plus efficaces que l'abeille domestique sur certaines cultures.

(d) *Arthropodes zoophages*. Des traits de vie comme la taille, la prolificité, la valence écologique pour l'habitat et l'alimentation, rendent certaines espèces d'arthropodes invasives dans une nouvelle contrée, d'autant plus facilement que peu ou pas d'ennemis naturels ne les limitent. De nombreux exemples démontrent ainsi que des insectes zoophages introduits pour contrôler des ravageurs eux-mêmes invasifs, se sont détournés au moins partiellement de ces derniers pour s'attaquer à d'autres cibles, ressources d'espèces natives, voire directement à ces dernières. Ces perturbations écologiques aboutissent souvent à des statuts démographiques critiques chez certaines espèces natives d'arthropodes, dont certaines patrimoniales.

. Maintien de la diversité génétique

Le maintien d'une diversité génétique plus élevée dans les cultures permettrait un maintien de plantes messicoles plus diversifiées. Les mécanismes sous-jacents à la réalisation de ce service sont encore très mal connus, mais ces effets offrent un potentiel en termes de gestion des ressources naturelles et de maintien de la biodiversité végétale dans les agroécosystèmes extensifs.

2.2.3.7. Valeur esthétique et culturelle

. Les paysages ruraux : décors et cadres de vie

(a) *Plantes et champignons*. La biodiversité végétale contribue directement à la valeur esthétique des milieux et des paysages, par la variété des formes et des couleurs, que ce soit dans les champs cultivés (par exemple l'abondance de coquelicots) ou dans les milieux semi-naturels (floraisons dans les prairies naturelles). La flore et la fonge contribuent également à l'importance culturelle des paysages ruraux quand elle est associée à des pratiques populaires telles que le ramassage des champignons (et de certaines plantes médicinales également).

(b) *Animaux*. Si le rôle esthétique de la biodiversité animale est moindre (mais on retiendra l'animation du champ visuel par les papillons), son rôle culturel est important. Certaines espèces phares comme les grands ongulés (cerfs, chevreuils, bouquetins) ou les grands prédateurs (ours, loups, lynx) symbolisent des positionnements souvent contradictoires sur l'aménagement des territoires ruraux. La perception d'autres espèces, notamment les auxiliaires des cultures au sens large (coccinelles, abeilles, vers de terre...), est plus unanimement favorable.

(c) *Milieux*. Même si la majorité urbaine voit plus favorablement la forêt que les ruraux, la diversité des milieux est une composante importante du paysage rural de référence (alternance de forêts, champs et prairies). L'identité de certaines régions s'appuie fortement sur des spécificités paysagères dans lesquelles la biodiversité est importante (par exemple la diversité des milieux dans le bocage breton et ses haies ou la diversité animale dans les marais camarguais et leurs oiseaux d'eau).

(d) *Conclusion*. Le grand public et le monde agricole peuvent se retrouver sur un certain nombre de points : les plantations de haies qui font l'objet de soutien de la part des conseils régionaux et généraux et les actions pour lutter contre la fermeture du paysage sont autant d'actions partagées. Mais l'exigence sociétale vis-à-vis de l'agroécosystème est de plus en plus importante au point de provoquer l'incompréhension du monde agricole. La valeur esthétique et sociétale de la biodiversité peut donc diverger entre les différents acteurs impliqués (agriculteurs, chasseurs, touristes, gestionnaires d'espaces, collectivités...). Au niveau du paysage, si l'esthétisme d'une parcelle de trèfle incarnat, d'un champ de tournesol ou de phacélie n'est pas contestable, le développement de parcelles de peupliers est beaucoup plus discuté. Les bords des champs cultivés intéressent aussi bien le chercheur que le naturaliste ou le chasseur, mais la valeur écologique des sols, pourtant fondamentale, est sans doute plus difficile à vulgariser et à valoriser que la sauvegarde d'une jolie fleur ou d'un oiseau coloré. Au regard de ce qui a déjà été fait en Suisse et en Allemagne, cette valorisation écologique sera d'autant plus efficace qu'elle sera réalisée localement et sera d'autant plus soutenue par la population et plus particulièrement par les agriculteurs.

2.2.4. Boucles de rétroaction

. Boucles de rétroactions entre diversité végétale, diversité des organismes du sol, et services intrants et de production des agroécosystèmes

Effets de la diversité végétale sur la faune du sol et ses activités. Bien que la composition spécifique du couvert végétal influence la pédofaune, la diversité végétale ne semble pas avoir un effet direct sur la diversité de la pédofaune. On ne peut donc pas conclure à des effets directs de la diversité végétale sur les activités de la faune du sol. Les recherches futures devront s'orienter vers l'analyse plus ciblée des traits fonctionnels des végétaux sur les communautés du sol.

Effet de la diversité végétale sur la diversité microbienne du sol et ses activités. La diversité végétale sélectionne dans sa rhizosphère, mais pas au-delà, une communauté microbienne susceptible d'utiliser les ressources nutritives et physicochimiques que fournissent son métabolisme et son

développement racinaire. De la même manière, la nature des résidus et déchets végétaux (litière) peut orienter la diversité fonctionnelle des microorganismes.

Intérêt de la biodiversité microbienne pour l'installation d'espèces végétales et la diversité de ces espèces. Combinés aux résultats de la section 3.3., ces résultats montrent que la diversité microbienne peut favoriser l'installation des plantes, leur alimentation minérale et hydrique, favorise le contrôle des microorganismes phytopathogènes d'origine tellurique et aérienne.

Synthèse des rétroactions plantes-sol. Il existe tout un réseau d'interrelations entre diversité végétale et diversité des organismes du sol, qui interagissent avec la fourniture de services intrants de l'agriculture et avec la production végétale. Si les études de plus en plus nombreuses au cours des cinq dernières années ont pu mettre en évidence l'existence de telles interactions, leurs mécanismes restent fort mal connus, et en particulier ceux qui sous-tendent leur dépendance au type de sol, aux espèces ou groupes fonctionnels végétaux concernés. Selon le bilan de toute la série d'interactions en jeux, des boucles de relations positives ou négatives peuvent se mettre en place et contribuer à augmenter ou réduire la production végétale.

Annexe 3

Mécanismes et leviers d'action sur les services écologiques par la gestion de la biodiversité dans les agroécosystèmes – Conclusions de la section 2.4.

Ce document reprend, pour une lecture synoptique, les conclusions des sous-sections de l'analyse exhaustive de la section 2.4.

2.4.1. Applicabilité des résultats issus d'études théoriques des effets de la biodiversité sur les fonctions écologiques

2.4.1.1. Les expérimentations en communautés assemblées sont-elles réalistes ?

Scénarios d'extinction et de recolonisation dans les prairies. Les études théoriques et expérimentales utilisant des scénarios d'extinction aléatoire sont peu plausibles et ne permettent pas d'analyser des situations réalistes. Ces approches ignorent aussi les effets sur la structure des communautés des facteurs abiotiques comme la fertilisation et la dynamique de recolonisation après extinction. Des analyses utilisant des dispositifs plus réalistes n'en sont qu'à leur début.

Contrastes entre situations expérimentales en communautés végétales assemblées et situations agricoles. Les communautés expérimentales utilisées pour analyser les effets de la diversité végétale sur le fonctionnement des écosystèmes ne représentent pas des assemblages d'espèces réalistes, tant par leur composition que par leur recouvrement et la densité relative des espèces. Leur valeur heuristique ne peut donc se situer qu'au niveau des mécanismes mis en évidence, et la recherche d'approches expérimentales plus réalistes par rapport aux situations rencontrées dans les agro-écosystèmes doit être une priorité.

Patrons d'extinction et de recolonisation pour les organismes du sol

(a) Faune du sol

Tester les effets de la biodiversité de la faune du sol sur les services écologiques demande de manipuler non seulement la présence de différents groupes taxonomiques ou fonctionnels, mais leur diversité. Le peu de travaux expérimentaux pertinents souffrent d'un certain nombre de limitations. Premièrement ils ont concerné essentiellement les décomposeurs mais très peu les ingénieurs du sol. Deuxièmement les gradients de diversité testés sont de faible ampleur et les expérimentations de courte durée. En outre les expérimentations ne testent pas l'effet d'assurance, qui est une hypothèse essentielle pour la faune du sol et expliquerait la redondance observée dans les études qui ont été réalisées. Enfin, les processus de recolonisation dans un agro-écosystème diversifié à l'échelle du paysage ne sont pas pris en compte.

(b) Microorganismes du sol

Malgré l'abondante littérature relative à la diversité des microorganismes, les connaissances dans ce domaine sont encore très faibles et éparses. Les études conduites à ce jour ont mis en évidence le rôle essentiel qu'ont les microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes mais elles ont également révélé les obstacles méthodologiques et conceptuels qui empêchent, pour l'instant, d'avoir une évaluation complète de la biodiversité microbienne impliquée dans les agro-écosystèmes. La densité et la vitesse de génération des microorganismes rendent légitimes les études en microcosmes qui soulignent le rôle et permettent d'accéder à des mécanismes, voire de définir des indicateurs de la qualité biologique du sol. Ainsi, par exemple, même si une importante redondance fonctionnelle a pu être mise en évidence, notamment dans le cas du cycle du C, des seuils sont apparus au dessous desquels l'érosion de la diversité taxonomique ne pouvait descendre sous peine de perdre les fonctions concernées. Des approches comme celles proposées dans le RMQS devraient permettre de valider les observations réalisées en conditions contrôlées.

Analyses expérimentales du service de pollinisation. Les questions théoriques et appliquées de pollinisation ont reçu peu d'attention ces dernières décennies car l'idée d'une limitation par les autres facteurs prévalait. Les premières recherches ont concerné l'impact de l'introduction de l'abeille domestique, puis avec son déclin ces dernières années, elles se sont tournées vers le rôle joué par les abeilles sauvages. Les études mesurant l'impact de la diversité de communautés assemblées de pollinisateurs sur la pollinisation sont récentes et encore très limitées. Il serait nécessaire de mener des recherches en augmentant le nombre d'espèces des communautés assemblées, qui seules permettent d'appréhender un lien de causalité entre les variables. Les recherches ayant mis en évidence une simple corrélation entre diversité de communautés naturelles de pollinisateurs et niveaux de performances agronomiques, sont plus nombreuses.

Mesure du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures. La grande majorité des études ayant mesuré l'intensité du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures ont été réalisées dans des conditions tout à fait réalistes puisque faisant intervenir l'ensemble des espèces et des individus des communautés naturelles (en comparaison de situations sans auxiliaire ou avec un sous-groupe des communautés), révélant par là tant l'action de leur diversité spécifique que de leur diversité fonctionnelle. Les efforts devraient porter sur l'amélioration du réalisme des études manipulant des gradients de diversité dans les communautés artificielles, en faisant intervenir des diversités spécifiques et fonctionnelles plus importantes se rapprochant des communautés naturelles.

Mesure du service écologique de stabilité d'origine biotique de l'efficacité de la production primaire par répression des réseaux biotrophiques. Les très rares études ayant mesuré l'intensité du service écologique de stabilité d'origine biotique de l'efficacité de la production primaire par répression des réseaux biotrophiques, ont été effectuées en contexte de prairies (semi-)naturelles et expérimentales de type pérenne, qui sont des formations supportant de hauts niveaux de phytophagie comparativement aux cultures agricoles. De plus, la forte variabilité des résultats de ces rares études théoriques nécessiterait de nombreuses répétitions sur des surfaces et avec des durées plus importantes, pour qu'elles puissent revêtir une certaine valeur heuristique pour l'agriculture en général.

2.4.1.2. Convergences et divergences entre les relations biodiversité-services pour des communautés assemblées expérimentalement et des situations agricoles

Effets de la diversité végétale. Les approches expérimentales utilisant des communautés assemblées, bien que peu réalistes, permettent de mettre en évidence et d'approfondir les mécanismes responsables des effets bénéfiques de la diversité végétale, et en particulier de l'inclusion de légumineuses, sur les services intrants (maintien de la fertilité et de la stabilité des sols, conservation de la ressource en eau, résistance aux invasions), l'efficacité de la production ou la qualité des eaux (contrôle des pertes de nitrates). En revanche, leurs résultats concernant l'efficacité de la productivité ne sont globalement pas applicables aux cultures. Les bénéfices les plus importants de la diversité végétale, qui concernent la stabilité de la production, ont été insuffisamment abordés par ces approches théoriques.

Analyses expérimentales du service de pollinisation. Concernant les concepts mobilisés dans l'étude de la pollinisation, des hiatus existent entre écologie pratique et écologie théorique, et entre écologie et agronomie. Néanmoins, l'examen des relations entre diversité des pollinisateurs et niveau de pollinisation ou performance agronomique qui en découle, que ce soit au travers d'études en écologie fondamentale ou en agroécologie au champ, fait apparaître une convergence des résultats : une diversité d'insectes pollinisateurs est corrélée à de meilleurs résultats de production de la culture. Au niveau paysager, cela est corrélé à une plus forte proportion de milieux semi-naturels autour des parcelles.

Mesure du service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures. Le contrôle biologique des bioagresseurs des cultures mesuré en communautés assemblées artificiellement ne montre une relation positive entre niveau de diversité et intensité de service que dans moins d'un cas sur deux, alors que la relation est positive dans presque 100% des cas lorsqu'il est mesuré dans des communautés spontanées des agroécosystèmes. Les communautés assemblées se caractérisent en

effet par rapport aux précédentes par des compositions spécifiques et fonctionnelles de faible niveau, ne permettant généralement pas de complémentarité et synergie entre espèces.

Mesure du service écologique de stabilité de l'efficience de la production primaire par répression des réseaux bitrophiques. La stabilité d'origine biotique de l'efficience de la production primaire par répression des réseaux bitrophiques, mesurée dans des cultures agricoles, montre une relation positive entre niveau de diversité et intensité du service dans une majorité faible à moyenne des cas, alors que mesurée dans des communautés végétales artificiellement assemblées (contexte prairial), elle ne montre une relation positive que dans une très faible minorité des cas théoriques. Le trop faible nombre de ces derniers, réalisés sur des durées très courtes et des surfaces très réduites par rapport aux études en agroécosystèmes, qui plus est sur des formations végétales prairiales, laissent à penser que les divergences sont avant tout d'ordre spatio-temporel et liées à la faible représentativité numérique et agroécologique des études théoriques.

2.4.2. Mécanismes pertinents et conséquences pour la gestion des services via la biodiversité

2.4.2.1. Diversité végétale

Effets des espèces dominantes et de leurs traits fonctionnels. Il est possible de prédire le niveau de fourniture de services comme le maintien de la stabilité et de la fertilité des sols, l'efficience de la production primaire et sa qualité fourragère, la qualité des eaux, voire la régulation du climat via la séquestration du carbone, en connaissant l'identité des espèces végétales (ou génotypes) dominantes des prairies permanentes, leur abondance, et leurs traits fonctionnels, en particulier les traits décrivant la structure (teneur en matière sèche par ex.) et la composition (teneur en azote et en lignine par ex.) de leurs tissus (feuilles et racines). Ceci implique qu'il sera aussi possible de manipuler ces services via la gestion et ses effets sur l'identité et l'abondance des espèces dominantes, et ainsi sur les traits moyens des couverts.

Effets de la divergence fonctionnelle des communautés. Même si les bénéfices de la complémentarité fonctionnelle entre espèces pour les services écologiques ne sont que partiellement connus, et s'ils sont probablement souvent moins marqués que les effets des traits fonctionnels des espèces dominantes, l'implantation ou le maintien de cultures ou de prairies fonctionnellement diverses a le potentiel d'augmenter certains services intrants (disponibilité en eau et fertilité, contrôle des bioagresseurs), la production primaire et certains services produits hors revenu agricole (qualité des eaux, régulation du climat). S'agissant des prairies permanentes, les pratiques de gestion permettant d'augmenter la divergence fonctionnelle restent à déterminer.

Effets de la structure des communautés

(a) *Densité totale des couverts.* L'obtention d'un rendement maximal pour des mélanges prairiaux pluri-spécifiques ne semble pas dépendre de la densité de semis, du moment qu'un recouvrement suffisant est atteint. La fourniture de services par des mélanges pluri-spécifiques ne sera donc pas modifiable par la densité de semis ; cependant plus la densité est forte plus le rendement sera dépendant du choix des espèces (ou variétés).

(b) *Abondances relatives des espèces.* Si dans des expérimentations et par la modélisation il est possible de mettre en évidence des effets bénéfiques d'une composition plus équitable des prairies sur l'efficience de la productivité des prairies ou différents aspects de sa stabilité face aux facteurs de variation biotique, ainsi que sur la qualité des eaux (rétention de nitrates), ces effets ne sont ni systématiques, ni faciles à mettre en œuvre par la gestion au-delà des pratiques qui favorisent la diversité spécifique de manière générale, qui elle tend de toute manière à avoir des effets plus importants. Dans les cultures annuelles, la densité des adventices relativement à celle de la plante cultivée ne semble pas non plus un prédicteur fiable de leur nuisibilité.

(c) *Hétérogénéité spatiale des couverts.* Les pratiques de gestion ou les opérations de restauration favorisant l'hétérogénéité du sol pourraient être bénéfiques à la production primaire.

(d) *Effets de la structure des paysages.* La structure et la diversité des paysages interviennent de deux manières sur la fourniture de services écologiques. D'une part, ces facteurs ont des effets

directs sur la fourniture des services via leurs effets sur les flux d'énergie, d'eau, de particules et de nutriments. D'autre part, la diversité des paysages a des effets positifs sur les organismes dont la biodiversité est impliquée dans la fourniture de services écologiques via ses effets sur la dispersion des organismes eux-mêmes, du pollen et de leurs propagules. Les connaissances sur ces processus eux-mêmes et sur leurs conséquences pour les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes sont encore embryonnaires.

2.4.2.2. Bioagresseurs

Arthropodes ravageurs

(a) Contrôle biologique des ravageurs

Echelle du paysage. Les parcelles de paysages complexes hébergent davantage d'espèces et d'individus d'arthropodes auxiliaires, et sont de ce fait le siège de régulations biologiques plus intenses des ravageurs, que les parcelles de paysages simples.

Echelle de la parcelle et de ses abords

Les bords de champs, source d'auxiliaires. Les bords de champ sont les milieux de vie de très nombreuses espèces d'arthropodes et sont le point de départ de la colonisation plus ou moins importante des parcelles agricoles par de nombreuses espèces neutres, auxiliaires ou nuisibles (par ordre décroissant d'importance moyenne) vis-à-vis des cultures. Ces infrastructures écologiques fournissent des aliments complémentaires, proies et hôtes alternatifs, aux auxiliaires en période d'absence de ces derniers dans les cultures, mais aussi des aliments supplémentaires que les cultures ne peuvent généralement fournir. Du fait de ces liens trophiques importants entre bords de champ et auxiliaires maintenant la majorité de ces derniers à des distances faibles ou moyennes des milieux semi-naturels, l'intensité du service écologique décroît généralement avec l'éloignement dans la parcelle. Néanmoins, cette contrainte spatiale prise en compte, une grande majorité des aménagements en faveur des auxiliaires est effectivement suivie d'une amélioration significative du contrôle des ravageurs des cultures.

Les zones non cultivées et leurs ressources trophiques et physiques. Les divers types d'infrastructures écologiques favorisent les auxiliaires zoophages, notamment les prédateurs relativement généralistes, en leur permettant d'une part d'accéder à des ressources trophiques supplémentaires et complémentaires qui réduisent les interactions intraguildes négatives (prédation intra-guilde et cannibalisme) et qui permettent une pleine expression du potentiel biotique des auxiliaires. Dans certains cas, ces relations fonctionnelles intersites peuvent être obtenues entre cultures elles-mêmes. Les milieux semi-naturels fournissent d'autre part aux auxiliaires une complexité structurale importante du milieu, qui permet elle aussi de diminuer leurs interactions intraguildes négatives, ce qui aboutit à une plus grande diversité spécifique en auxiliaires à proximité et dans les cultures. Ainsi, les phénomènes importants de complémentarité (spatiale et temporelle) et de synergie entre espèces de zoophages gagnent en intensité et offrent un meilleur contrôle des ravageurs.

Echelle intra-parcellaire

Des principes de gestion des parcelles pour la promotion des mécanismes. L'installation d'une complexité de composition et de structure sur toute la surface de la parcelle cultivée, favorable à l'activité des auxiliaires, peut s'envisager par le biais des espèces cultivées, du développement spontané d'adventices mineures, de plantes de couverture sous ou en intercalaire de la culture principale, ou de mulch vivant ou mort. Ces possibilités de favoriser certains arthropodes aux dépens d'autres, tiennent à la relative précision et à la constance des liens entre arthropodes et entités végétales vivantes et mortes. Les infrastructures écologiques comme l'intérieur même des parcelles peuvent donc servir d'habitats à des végétaux délivrant le service écologique d'approvisionnement en insectes ennemis naturels des ravageurs des cultures, base de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats.

Synthèse. La prise en compte des divers niveaux d'organisation des paramètres influençant la dynamique et l'efficacité des auxiliaires zoophages permettrait potentiellement de concevoir des agroécosystèmes dans lesquels le service écologique de contrôle biologique des ravageurs des cultures serait optimisé afin de réduire le recours aux insecticides, ce qui est l'objectif même de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats.

(b) Répression des ravageurs par la diversification végétale

Les ravageurs ont moins d'incidence sur les cultures plurispécifiques que sur les monospécifiques, grâce à l'interférence avec plusieurs stimuli et paramètres culturels (hypothèse de la Concentration des ressources) : (i) les stimuli olfactifs des plantes hôtes sont masqués par les autres espèces cultivées, rendant leur localisation difficile, mais ils sont exacerbés en cas d'attaque de ravageurs et utilisés par certains auxiliaires pour se diriger vers les foyers d'attaque ; (ii) les stimuli visuels sont eux aussi moins efficaces puisque le sol étant moins visible, les insectes ne peuvent simplement éviter sa couleur pour tomber sur la plante hôte et ont du mal à distinguer les divers tons de vert pour trouver cette dernière ; (iii) la qualité de la plante hôte, notamment une meilleure alimentation azotée mais aussi une sénescence ralentie, permet aux plantes de mieux repousser les broyeurs que les suceurs de sève puisque ces derniers contrairement aux premiers peuvent éviter les vacuoles contenant des inhibiteurs d'appétibilité ou de digestion ; (iv) la biomasse non hôte dilue les ravageurs incapables de la distinguer de la biomasse hôte et fait fuir ceux capables d'effectuer cette distinction ; (v) Les polycultures offrent également un microclimat en général tamponné concernant les températures et la vitesse du vent, ce que recherchent nombre d'auxiliaires au contraire de nombre de ravageurs.

L'analyse de ces mécanismes, dont l'hypothèse de la Concentration des ressources est le principal cadre conceptuel, (i) démontre que cette dernière est parfois intimement mêlée à l'hypothèse des Ennemis naturels, (ii) que de nombreux phénomènes idiosyncratiques expliquent qu'aucune hypothèse relative aux effets ascendants directs (effets du végétal sur le ravageur lui-même) n'ait été totalement éprouvée et reconnue comme déterminante, et (iii) explique que la dynamique des ravageurs sous influence de la diversification culturelle ait des prolongements en dehors du domaine de l'entomologie : la diversification culturelle, entraînant une baisse du taux d'atterrissage des insectes ravageurs et donc une diminution de l'importance des débuts de colonisation des parcelles par des ravageurs, entraîne parfois également une baisse d'intensité des maladies dans les cultures.

Au plan intraspécifique, une diversité de génotypes à l'origine d'une diversité de phénotypes, permet en milieux semi-naturels la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces d'insectes de divers groupes fonctionnels. En cultures agricoles, cette diversité génotypique par rapport à la sensibilité aux ravageurs semble permettre une réduction de l'incidence des ravageurs lorsque des variétés de sensibilités opposées sont mélangées, ce qui réduit en outre le taux d'apparition de génotypes résistants chez les ravageurs.

Maladies cryptogamiques

Les maladies d'origine tellurique sont en augmentation du fait de la baisse de la diversité végétale au sein des cultures (en effet les mécanismes notamment de diminution de la probabilité de rencontre, de diminution de transmission par contact direct et de diminution du nombre des plantes hôtes, s'expriment alors moins) et probablement aussi du fait de l'intensification des pratiques agricoles.

2.4.2.3. Pollinisateurs

Importance de la diversité des communautés végétales à diverses échelles spatiales, pour le maintien du service de pollinisation. La diversité des communautés végétales, entraînant une augmentation de la diversité des structures florales, de la qualité et de la quantité des ressources trophiques (pollen, nectar) et des microhabitats pour la reproduction et l'hivernation, augmente la diversité des ressources disponibles et *in fine* élargit le spectre des pollinisateurs, ce qui améliore le service de pollinisation. Mais plusieurs facteurs affectent les communautés de plantes et donc le fonctionnement du réseau, comme la dégradation des habitats, les changements climatiques, les espèces invasives, les feux, les pratiques agricoles (disparition des milieux semi-naturels interstitiels, traitements phytosanitaires, embroussaillage) et des niveaux d'herbivorie intenses. A court terme, l'introduction de colonies d'abeilles domestiques est une solution palliant cette dégradation du fonctionnement du réseau d'interactions plantes-pollinisateurs, mais à moyen et long termes, la restauration des milieux agricoles dégradés via la manipulation des communautés de plantes dans le paysage et la remise en place de pratiques de gestion traditionnelles, permettent de reconstituer des réseaux efficaces de pollinisation à large échelle.

Importance de la diversité des communautés de pollinisateurs sur le service de pollinisation des cultures. Au-delà de l'inégalité des performances pollinisatrices des diverses espèces d'insectes pollinisateurs, c'est la complémentarité entre espèces qui est importante, notamment entre l'abeille

domestique et les abeilles sauvages. Du fait de la compétition, tous les individus en présence sont plus mobiles et dispersent mieux le pollen, et diminueraient la geitonogamie. Une plus forte richesse spécifique de pollinisateurs garantirait de plus un plus grand étalement des périodes d'activité et donc une pollinisation plus homogène dans le temps. De plus, de nombreuses abeilles sauvages ont une efficacité pollinisatrice individuelle plus élevée que celle de l'abeille domestique pour une large gamme de cultures. Enfin, les méthodes modernes de sélection végétale ainsi que la production de semences hybrides d'un nombre croissant d'espèces, requièrent de plus en plus d'avoir accès à un large éventail d'espèces d'insectes pollinisateurs et il est impossible *a priori* de savoir lesquelles seront nécessaires à l'industrie semencière de demain.

2.4.2.4. Pédofaune

Favoriser les services écologiques rendus par la faune du sol demande de piloter l'abondance et la diversité spécifique et fonctionnelle des différents groupes taxinomiques ou fonctionnels impliqués dans différents services. A l'échelle de la parcelle, le travail du sol, sa couverture et l'apport de matière organique sont essentiels, ainsi que la réduction de l'emploi des pesticides. A l'échelle du paysage, il est nécessaire d'éviter l'homogénéité des systèmes de culture dans le temps et dans l'espace.

2.4.3. Modifications des relations entre biodiversité et fonctionnement - services des écosystèmes par la gestion et autres effets anthropiques

2.4.3.1. Effets de la fertilisation

Diversité végétale. La fertilisation peut surtout favoriser des espèces ou des génotypes productifs dont la présence dans des mélanges pluri-spécifiques (pluri-variétaux) peut au moins sur le court terme augmenter l'efficacité de la production. La difficulté à maintenir des couverts riches en espèces sous fertilisation importante est également un obstacle à l'utilisation des éventuels bénéfices de cette diversité pour les services des écosystèmes.

Diversité de la faune du sol. Les activités de la faune du sol et les bénéfices de sa biodiversité pour les services intrants sont fortement dépendants de l'apport de matière organique, et inversement sont fortement pénalisées par une fertilisation minérale intensive.

Diversité des microorganismes du sol. Comme pour la faune du sol, les effets de la fertilisation dépendent de sa nature. La réduction des symbioses bactériennes ou mycorhiziennes par la fertilisation minérale conduit à une réduction des services écologiques de fourniture de ressources, alors que la fertilisation organique privilégie les composantes fonctionnelles de la diversité microbienne impliquées dans les cycles biogéochimiques, et donc les services de maintien de la fertilité, de stabilité des sols, ainsi que la régulation du climat via la séquestration du carbone.

Diversité des arthropodes auxiliaires et contrôle des ravageurs. Bien que rares, des études montrent des effets globalement négatifs de la fertilisation (essentiellement azotée) des cultures sur la diversité des communautés d'auxiliaires zoophages, mais des effets positifs sur quelques espèces anthropophiles sont également observés, effets différés dans le temps et dans l'espace (ce sont d'autres parcelles qui bénéficient du service écologique ainsi promu). Les effets à long terme sur le service de contrôle biologique de cette baisse de richesse spécifique des communautés d'auxiliaires par disparition des espèces les plus spécialistes, et d'augmentation d'abondance de quelques espèces plus généralistes, ne sont toutefois pas connus.

2.4.3.2. Effets des perturbations de la végétation et du sol

Diversité végétale. Les perturbations de la végétation et du sol permettent d'augmenter la diversité des espèces présentes dans une prairie, en particulier lorsqu'elles sont d'intensité modérée. Par conséquent, ces perturbations devraient bénéficier aux services écologiques dépendant de la richesse spécifique. Tout comme dans le cas de la fertilité, il restera cependant difficile de séparer les effets

directs de la perturbation des effets de la diversité spécifique. L'intensité et la taille des perturbations doivent aussi influencer le choix de la diversité génétique à utiliser pour des opérations de restauration.

Effets sur les services impliquant la diversité de la faune du sol. De manière générale, les pratiques maintenant une couverture du sol vivante ou à défaut la remplaçant par de la matière organique morte, ainsi qu'un travail du sol superficiel et moins fréquent, favorisent la biodiversité et l'activité de la pédofaune favorables pour les services intrants.

Effets sur les services impliquant la diversité des arthropodes. Toute action (un entretien de bord de champ comme une récolte de culture) qui supprime temporairement ou définitivement les ressources trophiques ou les simples supports physiques fournis par une formation végétale renfermant des auxiliaires zoophages, et dont ils profitent, nuit à ces derniers et à leur fonction de régulation des ravageurs, mais permet également parfois un "pilotage" de leurs déplacements vers les cultures lorsqu'il s'agit d'actions particulières de gestion d'infrastructures écologiques. Les perturbations apportées au niveau du sol sont moins susceptibles de nuire aux arthropodes auxiliaires zoophages en général, excepté le groupe des prédateurs épigés et certains auxiliaires hypergés effectuant une partie de leur cycle dans le sol.

2.4.3.3. Interactions avec la protection chimique des cultures

Diversité végétale. Les pressions de désherbages conduisent à des déséquilibres de la flore adventice qui augmentent ses dommages. Inversement, la réduction du désherbage chimique et une gestion adéquate y compris du paysage pourront permettre de rétablir les services écologiques tels que la stabilité du sol, la pollinisation, le contrôle des bioagresseurs, la conservation de la biodiversité ou la valeur esthétique. Les bénéfices des mélanges variétaux en termes de contrôle des ravageurs et des bioagresseurs fongiques sont quant à eux significatifs dans les situations de faible utilisation de pesticides.

Diversité de la pédofaune. L'utilisation des pesticides implique une mortalité directe et indirecte le long de la chaîne trophique du sol. La réduction de l'utilisation des pesticides est donc nécessaire afin de bénéficier des services intrants fournis par cette biodiversité.

Diversité des microorganismes du sol. L'utilisation de pesticides pour contrôler les phytopathogènes altère souvent la biodiversité de l'ensemble des microorganismes du sol, que ce soit les phytopathogènes visés, ou l'ensemble des autres microorganismes impliqués dans les fonctions écologiques nécessaires pour la fourniture de services. Dans certains cas, seule la diversité taxinomique est affectée, alors que la diversité fonctionnelle reste intègre, ce qui permet de ne pas perturber significativement le maintien de la fertilité, la stabilité du sol, ou la séquestration du carbone. Dans d'autres cas, certains services tels que la nitrification peuvent être temporairement réduits voire stoppés par l'utilisation de certains fongicides, le cuivre ayant des effets délétères nettement plus durables. La perte de biodiversité de la microflore saprophyte, qui comprend des microorganismes antagonistes des agents pathogènes, conduit à une probabilité plus forte d'utilisation croissante de pesticides, notamment à cause de l'apparition de souches résistantes. Les solutions de gestion passent par la diversification des pesticides, mais aussi par la gestion de la structure des communautés microbiennes visant à promouvoir les populations auxiliaires indigènes. L'utilisation de mélanges variétaux au sein d'une parcelle cultivée et d'espèces différentes à l'échelle de l'exploitation voire du paysage est également favorable au maintien du service de contrôle biologique des pathogènes.

Diversité des pollinisateurs. De nombreuses substances actives homologuées, d'insecticides mais aussi de fongicides, présentent des toxicités élevées à très élevées pour les pollinisateurs, toutes étant susceptibles d'entraîner chez eux des taux de mortalité variables. De nombreux effets sublétaux, non pris en compte dans les processus d'homologation des produits phytosanitaires, affectent la physiologie et le comportement des pollinisateurs, diminuant ainsi leurs capacités adaptatives, particulièrement chez les nombreuses espèces à reines butineuses. Ainsi, la diminution de l'emploi des pesticides est suivie d'une augmentation de la densité et de la diversité des pollinisateurs. Enfin, des effets indirects, notamment des herbicides, tels la diminution de la richesse floristique d'un paysage, diminuent eux aussi la diversité des communautés de pollinisateurs.

Diversité des arthropodes auxiliaires et contrôle des ravageurs. Les très nombreuses études des effets directs létaux et sublétaux des insecticides et acaricides sur les auxiliaires, mais aussi des effets indirects des herbicides sur ces mêmes organismes, montrent qu'ils s'accompagnent généralement d'une baisse significative du service écologique de contrôle des ravageurs dans les cultures, baisse aggravée par les effets répulsifs des traitements fongicides (odorants) vis-à-vis de très nombreux auxiliaires mais aussi par la disparition des champignons entomophthorales ennemis de ravageurs. Dans de nombreuses régions du monde et dans le cadre de l'adoption de la protection intégrée, l'arrêt de leur utilisation sur tout ou partie des parcelles agricoles voire des exploitations, montre qu'il s'en suit une augmentation de la présence d'insectes auxiliaires au sein des cultures et par conséquent une réduction très nette du besoin de pesticides sur ces dernières.

2.4.3.4. Effets de l'introduction d'espèces pour la gestion

Effets sur les services écologiques suite à la restauration de la biodiversité dans les agroécosystèmes

(a) *Semis de plantes et restauration de la diversité des prairies permanentes.* Le fonctionnement des écosystèmes peut être fortement limité par les capacités de dispersion et de recrutement des espèces, puisque celles-ci limitent la diversité de communautés. La restauration de prairies permanentes diversifiées permet de lever cette barrière, et dans certains cas de promouvoir des services écologiques. Cependant, la restauration de communautés de composition maîtrisée reste délicate, que ce soit pour obtenir l'implantation des espèces souhaitées, ou pour éviter les contaminations génétiques ou l'introduction de populations invasives.

(b) *Productivité des prairies permanentes.* La restauration de prairies permanentes via le semis de mélanges riches en espèces de la communauté visée, et incorporant une diversité génétique représentative de cette communauté dans la localité, augmente les chances de reconstituer les services de production agricole ainsi que la stabilité à moyen terme de la composition et de la production.

(c) *Pollinisation.* Des projets de restauration des populations d'insectes pollinisateurs *via* la mise en place de communautés de plantes entomophiles et la conservation au niveau paysager de milieux semi-naturels comme zones refuge et sites de nidification, émergent, mais leur impact réel sur les insectes et *a fortiori* sur le service de pollinisation reste à étudier précisément. Ces projets doivent s'accompagner d'une diminution d'emploi de pesticides, mesure favorable au maintien de la diversité des peuplements d'insectes pollinisateurs.

(d) *Contrôle biologique des ravageurs des cultures.* Les possibilités de restauration des communautés d'auxiliaires zoophages des ravageurs sont nombreuses, et les pratiques les plus couramment mises en œuvre sont l'installation d'infrastructures écologiques permanentes servant de zones refuges aux auxiliaires pour diverses phases de leur cycle biologique : "Conservation headlands", "Beetle banks", bandes fleuries, banquettes herbeuses, haies... Même si des cas d'échec existent, notamment par aggravation du problème de ravageur(s), près de 80% des publications font état de succès vis-à-vis des auxiliaires et plus de 60% à l'encontre des ravageurs.

(e) *Effets de la restauration de la diversité végétale sur la biodiversité des organismes du sol impliquée dans la fourniture de services écologiques.* Les différentes études conduites tendent à montrer que l'augmentation de la diversité végétale (diversité spécifique mais également fonctionnelle) n'a pas pour conséquence indiscutable l'augmentation de la diversité de la pédofaune. Il est donc actuellement difficile de prédire dans quelle mesure des opérations de restauration de la diversité végétale des jachères et des prairies pourraient avoir des répercussions sur les services fournis par la pédofaune. La restauration de la diversité végétale peut affecter la composition fonctionnelle des microorganismes du sol et ainsi les services tels que le maintien de la fertilité ou la séquestration du carbone.

Inoculations d'organismes du sol

(a) *Pédofaune.* Les décomposeurs ainsi que les ingénieurs du sol nécessitent des ressources organiques pour se développer. C'est pourquoi les inoculations avec apports simultanés de matières organiques sont celles qui donnent les meilleurs résultats. Si elles sont réussies, ces inoculations de décomposeurs ou d'ingénieurs du sol peuvent contribuer directement à la restauration de services de stabilité du sol et de maintien de la fertilité.

(b) *Microorganismes du sol*. L'introduction de microorganismes sélectionnés pour des fonctions particulières, de même que les diverses pratiques culturales, permettent respectivement de lutter contre des agents phytopathogènes par lutte biologique, et de modifier les équilibres microbiens au profit de la santé et de la croissance des plantes, participant ainsi à la stabilisation des rendements sur le long terme.

Introduction d'arthropodes auxiliaires pour lutte biologique

Les cas connus de modification des relations biodiversité - service écologique suite aux lâchers d'auxiliaires dans le cadre d'une gestion courante des populations de ravageurs par lutte biologique par augmentation, sont relatifs aux coccinelles : ils concernent en Europe la coccinelle chinoise *Harmonia axyridis*, et en Amérique du Nord cette même espèce plus la coccinelle européenne à 7 points *Coccinella septempunctata*. Toutefois, plusieurs études signalent que leur action régulatrice à l'encontre des pucerons parvient à compenser le déficit de ce service écologique suite à la diminution des auxiliaires aphidiphages natifs du fait de l'arrivée de ces compétitrices importantes, voire ennemies directes pour eux. Certains lâchers annuels importants (ceux des trichogrammes contre la pyrale du maïs) ne sont quant à eux suivis d'aucun effet significatif sur des populations de lépidoptères non cibles.

2.4.3.5. Interactions avec les changements globaux

Diversité végétale. Les interactions des relations diversité végétale-services écologiques avec les facteurs de changement global sont essentiellement inconnues car complexes. On n'est aujourd'hui pas capable de prédire si la biodiversité permettra de tamponner les effets directs des changements globaux sur les agroécosystèmes, ou si les facteurs de changement global moduleront les effets de la biodiversité sur les services écologiques.

Microorganismes du sol. Le stockage du C est assuré par les microorganismes du sol. La composante de la diversité microbienne du sol qui importe, toutes choses égales par ailleurs, pour la séquestration du carbone dans les sols est l'importance relative des champignons par rapport aux bactéries. Les actions de gestion ou les changements globaux (CO₂, climat) influenceront aussi sur la séquestration du C via leurs effets sur le ratio champignons / bactéries. Ainsi l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique devrait stimuler les activités microbiennes et se traduire par une plus grande séquestration de C organique dans les sols.

Arthropodes ravageurs et auxiliaires. Les recherches sur les conséquences des changements globaux sur les communautés d'arthropodes phytophages sont peu avancées, et celles concernant les niveaux trophiques supérieurs (auxiliaires zoophages notamment) et le service associé de contrôle des ravageurs, sont presque inexistantes. Si l'évolution probable des paysages agricoles vers davantage d'uniformisation ne laisse que peu de doutes sur la baisse de ce service écologique, les effets des changements de température et de concentration en CO₂ sur les mêmes organismes et service relèvent encore du domaine de la prospective en de nombreux points.

2.4.4. Biodiversité et multi-fonctionnalité

2.4.4.1. Relations entre biodiversité et fourniture de services multiples

Différentes composantes de la biodiversité peuvent contribuer simultanément à plusieurs services. Inversement, une même composante de la biodiversité peut intervenir comme source de bénéfices pour certains services, mais de dommages pour d'autres. Alors que les objectifs politiques se tournent vers la multi-fonctionnalité, c'est-à-dire la conciliation de plusieurs services écologiques et de la conservation de la biodiversité dans les agroécosystèmes, une meilleure compréhension de ces effets multiples devient indispensable. S'il semble qu'au niveau spécifique la fourniture de services multiples implique une richesse supérieure à celle nécessaire pour soutenir des services considérés individuellement, il apparaît que la diversité fonctionnelle, et en particulier les traits des espèces les plus abondantes, soit également un facteur déterminant dont les conséquences restent à explorer.

Les travaux les plus récents proposent d'utiliser de telles analyses pour gérer la multi-fonctionnalité du paysage à l'échelle régionale.

2.4.4.2. Interactions et boucles de rétroaction entre diversité végétale, diversité des arthropodes et services de régulation biologique (pollinisation et contrôle biologique des ravageurs)

La diversité végétale des agroécosystèmes (adventices, infrastructures écologiques) détermine la diversité des communautés d'arthropodes impliqués dans les services de régulation biologique (pollinisation, contrôle biologique des ravageurs). Une baisse raisonnée (en termes de doses et d'objectifs écologiques) de la pression en herbicides sur les adventices et le maintien de milieux semi-naturels autour des parcelles, peuvent favoriser la diversité des auxiliaires qui par rétroaction permettent de diminuer la pression en insecticides sur les ravageurs (grâce aux ennemis naturels) et assurent une meilleure reproduction des plantes (grâce aux pollinisateurs). D'autres interactions viennent renforcer ces effets, telle l'amélioration par des infrastructures écologiques (haies) du service de régulation du microclimat. Des interactions négatives entre composantes biologiques (arthropodes, adventices, cultures) existent mais la gestion appliquée par l'agriculteur doit maximiser les relations positives afin d'obtenir un effet globalement bénéfique à la culture du système d'interactions, la condition initiale étant une diversité végétale à fonctionnalité positive suffisante dans les agroécosystèmes.

Références bibliographiques citées dans le chapitre 2

- Abawi G.S., Widmer T.L. (2000). Impact of soil health management practices on soilborne pathogens, nematodes and root diseases of vegetable crops. *Applied Soil Ecology* 15: 37-47.
- Abrams P.A. (1993). Effect of increased productivity on the abundances of trophic levels. *American Naturalist* 141(3): 351-371.
- ACTA (2008). Index Phytosanitaire 44, ACTA, Paris, 844 p.
- Adnoy T., Haug A., Sorheim O., Thomassen M.S., Varszegi Z., Eik L.O. (2005). Grazing on mountain pastures - does it affect meat quality in lambs? *Livestock Production Science* 94: 25-31.
- Aebi A., Schonrogge K., Melika G., Quacchia A., Alma A., Stone G.N. (2007). Native and introduced parasitoids attacking the invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 37(1): 166-171.
- Afun J.V.K., Johnson D.E., Russell-Smith A. (1999). Weeds and natural enemy regulation of insect pests in upland rice; a case study from West Africa. *Bulletin of Entomological Research* 89(5): 391-402.
- Agrama H.A. (2005). Application of molecular markers in breeding for nitrogen use efficiency. *Journal of Crop Improvement* 15(2): 175-211.
- Agreil C., Fritz H., Meuret M. (2005). Maintenance of daily intake through bite mass diversity adjustment in sheep grazing on heterogeneous and variable vegetation. *Applied Animal Behaviour Science* 91(1/2): 35-56.
- Agrios G.N. (1997). Plant Pathology, Fourth Edition ed., Academic Press, San Diego, 635 p.
- Aguhlon R. (1996). Les nouvelles techniques d'entretien du sol - Intérêt pour la viticulture, l'œnologie et l'environnement. *La Défense des Végétaux* 488: 41-46.
- Ahmed M.T., Ismail S.M.M., Mabrouk S.S. (1998). Residues of some chlorinated hydrocarbon pesticides in rain water, soil and ground water, and their influence on some soil microorganisms. *Environment International* 24(5-6): 665-670.
- Aitchinson J. (1995). Cultural landscapes in Europe: a geographical perspective. In Cultural landscapes of universal value, (von Droste B. P.H.R.M., ed.), Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany: 272-288.
- Akbar K.F., Hale W.H.G., Headley A.D. (2003). Assessment of scenic beauty of the roadside vegetation in northern England. *Landscape and Urban Planning* 63: 139-144.
- Al Haj Khaled R., Duru M., Theau J.P., Plantureux S., Cruz P. (2005). Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science* 16(4): 391-398.
- Alabouvette C., Backhouse D., Steinberg C., Donovan N.J., Edel-Hermann V., Burgess L.W. (2004). Microbial diversity in soil - Effects on crop health. In Managing Soil Quality: Challenges in Modern Agriculture, (Emholt S., Christensen B.T., eds.), CABI Publishing, New York: 121-138.
- Alabouvette C., Olivain C., Steinberg C. (2006). Biological control of plant diseases: the European situation. *European Journal of Plant Pathology* 114(3): 329-341.
- Alabouvette C., Raaijmakers J., De Boer W., Notz R., Défago G., Steinberg C., Lemanceau P. (2006). Concepts and Methods to Assess the Phytosanitary Quality of Soils. In Plant-microbe interactions and soil quality handbook, (Bloem J. et al., eds.), CABI Publishing, Wallingford, UK: 257-270.
- Alard V., Béranger C., Journet M. (2002). A la recherche d'une agriculture durable. Etude de systèmes herbagers économes en Bretagne, Collection Espace Ruraux, INRA, Paris, 340 p.
- Albrecht M., Duelli P., Muller C., Kleijn D., Schmid B. (2007). The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *Journal of Applied Ecology* 44(4): 813-822.
- Albrecht M., Duelli P., Schmid B., Muller C.B. (2007). Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* 76(5): 1015-1025.
- Alix A., Cortesero A.M., Nenon J.P., Anger J.P. (2001). Selectivity assessment of chlorfenvinphos reevaluated by including physiological and behavioral effects on an important beneficial insect. *Environmental Toxicology and Chemistry* 20(11): 2530-2536.
- Allen M.F. (2007). Mycorrhizal fungi: Highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal* 6(2): 291-297.
- Allen S.C., Jose S., Nair P.K.R., Brecke B.J., Nkedi-Kizza P., Ramsey C.L. (2004). Safety-net role of tree roots: evidence from a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch)-cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Forest Ecology and Management* 192(2-3): 395-407.
- 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., Medellín R., Medellín-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(1): 8-17.
- Al-Mufti M.M., Sydes C.L., Furness S.B., Grime J.P., Band S.R. (1977). A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65: 759-791.
- Alpert P., Bone E., Holzapfel C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3(1): 52-66.
- Alpehi J., Bonkowski M., Scheu S. (1996). Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae): Faunal interactions, response of microorganisms and effects on plant growth. *Oecologia* 106(1): 111-126.
- Alston D.G. (1994). Effect of apple orchard floor vegetation on density and dispersal of phytophagous and predaceous mites in Utah. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 50(1): 73-84.
- Altieri M.A. (1986). L'Agroécologie - Bases scientifiques d'une agriculture alternative, Debard, 237 p.
- Altieri M.A., Letourneau D.K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection* 1: 405-430.
- Altieri M.A., Nicholls C.I. (2004). Effects of agroforestry systems on the ecology and management of insect pest populations. In Ecological engineering for pest management - Advances in habitat manipulation for Arthropods, (Gurr G.M. et al., eds.), CSIRO CABI, Collingwood Australia Oxon UK: 143-154.
- Altieri M.A., Nicholls C.I. (2004). Plant diversity and insect stability in agroecosystems. In Biodiversity and pest management in agroecosystems, (Altieri M.A., Nicholls C.I., eds.), Food Products Press, New-York: 29-45.

- Altieri M.A., Nicholss C.I. (2003). Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil & Tillage Research* 72: 203-211.
- Altieri M.A., Schmidt L.L. (1986). The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned, organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 16(1): 29-43.
- Altieri M.A., Schmidt L.L. (1986). Population trends and feeding preferences of flea beetles (*Phyllotreta cruciferae* Goeze) in collard-wild mustard mixtures. *Crop Protection* 5(3): 170-175.
- Altieri M.A., Schmidt L.L. (1987). Mixing cultivars of broccoli reduces cabbage aphid populations. *California Agriculture* 41(11-12): 24-26.
- Altieri M.A., Wilson R.C., Schmidt L.L. (1985). The effects of living mulches and weed cover on the dynamics of foliage- and soil-arthropod communities in three crop systems. *Crop Protection* 4(2): 201-213.
- Ambrosoli R., Petruzzelli L., Minati J.L., Marsan F.A. (2005). Anaerobic PAH degradation in soil by a mixed bacterial consortium under denitrifying conditions. *Chemosphere* 60(9): 1231-1236.
- Amiaud B., Touzard B. (2004). The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora* 199(1): 25-35.
- Anasiewicz A., Warakomska Z., Kozłowska A. (1989). Pollen of Umbelliferae family vegetables as a food of source for Syrphidae, Diptera. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska Lublin-Polinia* sectio C, XLIV(18): 297-312.
- Ançay A., Delabays N., Mermillod G., De Joffrey J.P., Bohren C. (2006). Quel enherbement pour les cultures de framboisiers ? . *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et d'Horticulture* 38(6): 363-369.
- Andow D.A. (1986). Plant diversification and insect population control in agroecosystems. In *Some aspects of Integrated Pest Management*, (Pimentel D.E., ed.), Cornell University Press, Ithaca, NY: 277-368.
- Andow D.A. (1988). Management of weeds for insect manipulation in agroecosystems. In *Weed management in agroecosystems: ecological approaches*, (Altieri M.A., Liebman M., eds.), CRC Press: 265-301.
- Andow D.A. (1990). Population dynamics of an insect herbivore in simple and diverse habitats. *Ecology* 72(3): 1006-1017.
- Andow D.A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561-586.
- Andow D.A., Risch S.J. (1985). Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator *Coleomegilla maculata* and its food. *Journal of Applied Ecology* 22(2): 357-372.
- Andrade D.D., Colozzi A., Balota E.L., Hungria M. (2003). Long-term effects of agricultural practices on microbial community. In *Conservation Agriculture: Environment, Farmers Experiences, Innovations, Socio-Economy, Policy*, KLUWER ACADEMIC PUBL, Dordrecht: 301-306.
- Andrade G., Mihara K.L., Linderman R.G., Bethlenfalvay G.J. (1997). Bacteria from the rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 192: 71-79.
- Andreasen C., Stryhn H. (2008). Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research* 48: 1-9.
- Andrieu N., Coleno F.C., Duru M. (2008). L'organisation du système fourrager source de flexibilité face aux variations climatiques. In *Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires*, (Dedieu B. et al., eds.), Editions Quae, Paris: 95-110.
- Andrieu N., Josien E., Duru M. (2007). Relationships between diversity of grassland vegetation, field characteristics and land use management practices assessed at the farm level. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120(2-4): 359-369.
- Andrieu N., Poix C., Josien E., Duru M. (2007). Simulation of forage management strategies considering farm-level land diversity: Example of dairy farms in the Auvergne. *Computers and Electronics in Agriculture* 55(1): 36-48.
- Anil L., Park J., Phipps R.H., Miller F.A. (1998). Temperate intercropping of cereals for forage: a review of the potential for growth and utilization with particular reference to the UK. *Grass & Forage Science* 53(4): 301-317.
- Ansquer P. (2006). Caractérisation agroécologique des végétations prairiales naturelles en réponse aux pratiques agricoles. Apports pour la construction d'outils de diagnostic. Thèse, Institut National Polytechnique de Toulouse, 272 p.
- Ansquer P., Theau J.P., Cruz P., Viegas J., Al Haj Khaled R., Duru M. (2004). Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. *Fourrages* 179: 353-368.
- Antrop M. (2002). Rural-urban conflicts and opportunities, *The New Dimensions of the European Landscape*, Wageningen, NL, R. J., ed., Frontis workshop on the future of the European cultural landscape: 83-91.
- Apáti P., Kristó T.Z., Szóke E., Kéry A., Szentmihályi K., Vinkler P. (2003). Comprehensive evaluation of different *Solidaginis herba* extracts, 597, ISHS: 69-73.
- Aquilino K.M., Cardinale B.J., Ives A.R. (2005). Reciprocal effects of host plant and natural enemy diversity on herbivore suppression: an empirical study of a model tritrophic system. *Oikos* 108(2): 275-282.
- Asbakk K., Hrabok J.T., Oksanen A., Nieminen M., Waller P.J. (2006). Prolonged persistence of fecally excreted ivermectin from reindeer in a sub-arctic environment. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54(24): 9112-9118.
- Ashman T.-L., Knight T.M., Steets J.A., Amarasekare P., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Mazer S.J., Johnston M., Mitchell R.J., Morgan M.T., Wilson W.G. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85(9): 2408-2421.
- Asner G.P., Elmore A.J., Olander L.P., Martin R.E., Harris A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29(1): 261-299.
- Astier C., Rock E., Chardigny J.M., Borel P., Coulon J.B. (2004). Effet de l'origine géographique et du traitement thermique du lait de vache sur sa qualité nutritionnelle, 11. *Rencontres Recherches Ruminants*: 75.
- Athanasiadou S., Kyriazakis I., Jackson F., Coop R.L. (2000). Consequences of long-term feeding with condensed tannins on sheep parasitised with *Trichostrongylus colubriformis*. *International journal for parasitology* 30(9): 1025-1033.
- Atkinson P.W., Fuller R.J., Vickery J.A., Conway G.J., Tallwin J.R.B., Smith R.E.N., Haysom K.A., Ings T.C., Asteraki E.J., Brown V.K. (2005). Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *Journal of Applied Ecology* 42(5): 932-942.
- Aubert M., Hedde M., Decaëns T., Bureau F., Margerie P., Alard D. (2003). Effects of tree canopy composition on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France): The 7th international symposium on earthworm ecology · Cardiff · Wales · 2002. *Pedobiologia* 47(5-6): 904-912.

- Aubert M., Hedde M., Decaëns T., Margerie P., Alard D., Bureau F. (2005). Facteurs contrôlant la variabilité spatiale de la macrofaune du sol dans une hêtraie pure et une hêtraie-charmaie. *Compte Rendus - Biologies* 328(1): 57-74.
- Aufrère J., Carrère P., Dudilieu M., Baumont R. (2008). Estimation of nutritive value of grasses from semi-natural grasslands, by biological, chemical and enzymatic methods, 22. *General Meeting of the European Grassland Federation*, Uppsala, Suède.
- Aufrère J., Dudilieu M., Poncet C., Baumont R. (2005). Effect of condensed tannins in sainfoin on *in vitro* protein solubility of lucerne, 20. *International Grassland Congress* Dublin, Ireland, Wageningen Academic Publishers: 248.
- Auge R.M. (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science* 84(4): 373-381.
- Aurousseau B. (2002). Les radicaux libres dans l'organisme des animaux d'élevage : conséquences sur la reproduction, la physiologie et la qualité de leurs produits. *INRA Productions animales* 15(1): 67-82.
- Avio L., Pellegrino E., Bonari E., Giovannetti M. (2006). Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks. *New Phytologist* 172: 347-357.
- Axelrod D.I. (1960). The evolution of flowering plants. In *Evolution after Darwin*, (Tax S., ed.), 1, University of Chicago Press, Chicago: 227-305.
- Ayal Y. (2007). Trophic structure and the role of predation in shaping hot desert communities. *Journal of Arid Environments* 68(2): 171-187.
- Babendreier D., Schoch D., Kuske S., Dorn S., Bigler F. (2003). Non-target habitat exploitation by *Trichogramma brassicae*: what are the risks for endemic butterflies? . *Agricultural and Forest Entomology* 5(3): 199-208.
- Bachthaler G. (1968). Die Entwicklung der Ackerunkrautflora in Abhängigkeit von veränderten Feldbaumethoden. *Zeitschrift fuer Acker- und Pflanzenbau* 127: 327-358.
- Bachthaler G. (1968). Die Entwicklung der Ackerunkrautflora in Abhängigkeit von veränderten Feldbaumethoden. 1-Der Einfluss einer veränderten Feldbaumethoden. *Zeitschrift für Acker- und Pflanzenbau* 127(2): 149-170.
- Bahuaud D., Martínez-Ortiz de Montellano C., Chauveau S., Prevot F., Torres-Acosta F., Forraste I., Hoste H. (2006). Effects of four tanniferous plant extracts on the *in vitro* exsheathment of third-stage larvae of parasitic nematodes. *Parasitology* 132: 545-554.
- Bailey K.L., Lazarovits G. (2003). Suppressing soil-borne diseases with residue management and organic amendments. *Soil & Tillage Research* 72(2): 169-180.
- Bailey V.L., Smith J.L., Bolton H. (2002). Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. *Soil Biology & Biochemistry* 34(7): 997-1007.
- Bakker E.S., Olff H., Boekhoff M., Gleichman J.M., Berendse F. (2004). Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138(1): 91-101.
- Baldrige C.D., Moran M.D. (2001). Behavioral means of coexisting in old fields by heterospecific arthropod predators (Araneae: Lycosidae, Salticidae; Insecta: Coleoptera, Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103(1): 81-88.
- Balesdent J., Chenu C., Balabane M. (2000). Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and Tillage Research* 53(3/4): 215-230.
- Ballabeni P., Conconi D., Gateff S., Rahier M. (2001). Spatial proximity between two host plant species influences oviposition and larval distribution in a leaf beetle. *Oikos* 92(2): 225-234.
- Balvanera P., Daily G.C., Ehrlich P.R., Ricketts T.H., Bailey S.-A., Kark S., Kremen C., Pereira H. (2001). Conserving Biodiversity and Ecosystem Services. *Science* 291(5511): 2047.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.-S., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9(10): 1146-1156.
- Banaszak J. (1995). Changes in fauna of wild bees in Europe, Pedagogical Univeristy, Bydgoszcz, Poland, 220 p.
- Banks J.E. (2000). Effects of weedy field margins on *Myzus persicae* (Hemiptera : Aphididae) in a broccoli agroecosystem. *Pan-Pacific Entomologist* 76(2): 95-101.
- Barbault R. (2006). Un éléphant dans un jeu de quille: l'homme dans la biodiversité, Science ouverte, Le Seuil, Paris France, 265 p.
- Barberi P., Lo Cascio B. (2001). Long-term tillage and crop rotation effects on weed seedbank size and composition. *Weed Research* 41: 325-340.
- Bardgett R.D., Bowman W.D., Kaufmann R., Schmidt S.K. (2005). A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 20(11): 634-641.
- Bardgett R.D., Chan K.F. (1999). Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 31(7): 1007-1014.
- Bardgett R.D., Cook R. (1998). Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology* 10(3): 263-276.
- Bardgett R.D., Jones A.C., Jones D.L., Kemmitt S.J., Cook R., Hobbs P.J. (2001). Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 33(12-13): 1653-1664.
- Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S., Peacock S., Simkin J.M., Quirk H., Hobbs P.J. (2006). Parasitic plants indirectly regulate belowground properties in grassland ecosystems. *Nature* 439: 969-972.
- Bardgett R.D., Wardle D.A. (2003). Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268.
- Barker G.M. (1991). Biology of slugs (Agriolimacidae and Arionidae: Mollusca) in New Zealand hill country pastures. *Oecologia* 85(4): 581-595.
- Barros E., Curmi P., Hallaire V., Chauvel A., Lavelle P. (2001). The role of macrofauna in the transformation and reversibility of soil structure of an oxisol in the process of forest to pasture conversion. *Geoderma* 100: 193-213.
- Bartelt-Ryser J., Joshi J., Schmid B., Brandl H., Balser T. (2005). Soil feedbacks of plant diversity on soil microbial communities and subsequent plant growth. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 27-49.
- Barth D., Karrer M., Heinzelmutz E.M., Elster N. (1994). Colonization and Degradation of Cattle Dung - Aspects of Sampling, Fecal Composition, and Artificially Formed Pats. *Environmental Entomology* 23(3): 571-578.
- Barthell J.F., Randall J.M., Thorp R.W., Wenner A.M. (2001). Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: Evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications* 11(6): 1870-1883.

- Bascompte J., Jordano P., Melián C.J., Olesen J.M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *PNAS* 100(16): 9383-9387.
- Basset Y., Burckhardt D. (1992). Abundance, species richness, host utilization and host specificity of insect folivores from a woodland site, with particular reference to host architecture. *Revue suisse de Zoologie* 99(4): 771–791.
- Bateman A.J. (1948). Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-369.
- Bateman I.J., Brouwer R., Davies H., Day B.H., Deflandre A., Di Falco S., Georgiou S., Hadley D., Hutchins M., Jones A.P., Kay D., Leeks G., Lewis M., Lovett A.A., Neal C., Posen P., Rigby D., Turner R.K. (2006). Analysing the agricultural costs and non-market benefits of implementing the Water Framework Directive. *Journal of Agricultural Economics* 57(2): 221-237.
- Batra S.W.T. (1993). Male-fertile potato flowers are selectively buzz-pollinated only by *Bombus terrestris* in upstate New York. *Journal of Kansas Entomological Society* 66: 252–254.
- Bauchart D., Roy A., Lorenz S., Ferlay A., Gruffat D., Chardigny J.M., Sébédio J.L., Chilliard Y., Durand D. (2007). Dietary supply of butter rich in trans 18:1 isomers or in 9cis, 11trans conjugated linoleic acid affects plasma lipoproteins in hypercholesterolemic rabbits. *Lipids* 42: 123-133.
- Bauman D.E., Corl B.A., Baumgard L.H., Griinari J.M. (2001). Conjugated linoleic acid (CLA) and the dairy cows. In *Recent advances in animal nutrition*, Nottingham University Press, Nottingham, UK: 221-250.
- Baumgarte S., Tebbe C.C. (2005). Field studies on the environmental fate of the Cry1Ab Bt-toxin produced by transgenic maize (MON810) and its effect on bacterial communities in the maize rhizosphere. *Molecular Ecology* 14(8): 2539-2551.
- Baumont R., Pomiès D. (2004). Feed preferences and voluntary intake of dairy heifers fed grass silage and hays offered singly or as a matter of choice, 20. *General Meeting of the European Grassland Federation*, 2004/06/21-24, Luzern, Switzerland: 1089-1091.
- Bazin G. (2003). La PAC contre la multifonctionnalité ? *Economie rurale* 2003: 236-242.
- Beane K.A., Bugg R.L. (1998). Natural and artificial shelter to enhance arthropod biological control agents. In *Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*, (Bugg C.H.P.R.L., ed.), University of California Press, Berkeley - Los Angeles - London: 239-253.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1996). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Blackwell Science, London, 1068 p.
- Beintema A.J., Thissen J.B., Tensen D., Visser G.H. (1991). Feeding ecology of charadriiform chicks in agricultural grasslands. *Ardea* 79: 31-44.
- Bellon S., Guerin G. (1992). Old Holm Oak Coppices ... New Sylvopastoral Practices. *Vegetatio* 100: 307-316.
- Belnap J., Phillips S.L. (2001). Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*, L.) invasion. *Ecological Applications* 11: 1261-1275.
- Belovsky G.E., Slade J.B. (2000). Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 14412-14417.
- Bengtsson J., Angelstam P., Elmqvist T., Emanuelsson U., Folke C., Ihse M., Moberg F., Nyström M. (2003). Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes. *Ambio* 32(6): 389-396.
- Bennett A.E., Bever J.D. (2007). Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology* 88(1): 210-218.
- Bennett E.M., Balvanera P. (2007). The future of production systems in a globalized world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 191-198.
- 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(4): 673-687.
- Berkelmans R., Ferris H., Tenuta M., van Bruggen A.H.C. (2003). Effects of long-term crop management on nematode trophic levels other than plant feeders disappear after 1 year of disruptive soil management. *Applied Soil Ecology* 23(3): 223-235.
- Berlinger M.J., Dahan R., Mordechi S. (1988). Integrated pest management of organically grown greenhouse tomatoes in Israel. *Applied Agricultural Research* 3(5): 233-238.
- Bernard J.L., Granval P., Pasquet G. (1998). Les bords de champs cultivés pour une approche cohérente des attentes cynégétiques, agronomiques et environnementales. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 34: 21-32.
- Bernard J.-L., Havet P., Fort M. (2007). *Productions végétales, pratiques agricoles et faune sauvage*, UIPP, ACTA, ONCFS, Paris, 251 p.
- Bernhard-Reversat F., Loumeto J.J., Laclau J.P. (2001). Litterfall, litter quality and decomposition changes with eucalypt hybrids and plantation age. In *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo savanna: a reference to eucalypts*, (Bernhard-Reversat F., ed.), CIFOR, Bogor: 23-29.
- Bertiller M.B., Mazzarino M.J., Carrera A.L., Diehl P., Satti P., Gobbi M., Sain C.L. (2006). Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia* 148: 612-624.
- Bertrand M., Lumaret J.-P. (1984). Réaction des populations de Microarthropodes du sol à l'enfouissement des fèces de mouton par des insectes Scarabaeidae en milieux à fortes contraintes climatiques. *Pedobiologia* 27: 51-66.
- Besle J.M., Lamaison J.L., Pradel P., Fraisse D., Viala D., Martin B. (2004). Les flavonoïdes, des fourrages au lait, 11. *Rencotres Recherches Ruminants*: 67.
- Bever J.D., Schultz M., Pringle A., Morton J.B. (2001). Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience* 51(11): 923-931.
- Bezemer T.M., Lawson C.S., Hedlund K., Edwards A.R., Brook A.J., Igual J.M., Mortimer S.R., van der Putten W.H. (2006). Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology* 94: 893-904.
- Bhuiyan M.S.I., Wratten S.D. (1994). Grain aphid populations and their fall-off rate on different cultivars of wheat. *Bulletin OILB/SROP* 17(4): 27-35.
- Bianchi F., Booij C.J.H., Tscharntke T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273(1595): 1715-1727.
- Bianchi F., Honek A., van der Werf W. (2007). Changes in agricultural land use can explain population decline in a ladybeetle species in the Czech Republic: evidence from a process-based spatially explicit model. *Landscape Ecology* 22(10): 1541-1554.

- Biesmeijer J.C., Roberts S.P.M., Reemer M., Ohlemüller R., Edwards M., Peeters T., Schaffers A.P., Potts S.G., Kleukers R., Thomas C.D., Settele J., Kunin W.E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313(5785): 351-354.
- Bigler F., Babendreier D., Kuske S. (2002). Ökologische Risiken bei der biologischen Bekämpfung des Maiszünslers mit *Trichogramma* Wespen. *AGRARforschung*: 316-321.
- Birkett M.A., Campbell C.A.M., Chamberlain K., Guerrieri E., Hick A.J., Martin J.L., Matthes M., Napier J.A., Pettersson J., Pickett J.A., Poppy G.M., Pow E.M., Pye B.J., Smart L.E., Wadhams G.H., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (2000). New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(16): 9329-9334.
- Biro B., Villanyi I., Fuzy A., Naar Z. (2005). Bacterial and fungal colonization in the rhizosphere of genetically modified (Bt) and isogenic control maize. *Agrokémia és Talajtan* 54(1/2): 189-202.
- Bischoff A., Cremieux L., Smilauerova M., Lawson C.S., Mortimer S.R., Dolezal J., Lanta V., Edwards A.R., Brook A.J., Macel M., Leps J.A.N., Steinger T., Müller-Scharer H. (2006). Detecting local adaptation in widespread grassland species - the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology* 94(6): 1130-1142.
- Björkman M. (2007). Effects of Intercropping on the Life Cycle of the Turnip Root Fly (*Delia floralis*) - Behaviour, Natural Enemies and Host Plant Quality. Doctoral thesis, Department of Crop Production Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences, Uppsala, 42 p.
- Blackwood C.B., Buyer J.S. (2004). Soil microbial communities associated with Bt and non-Bt corn in three soils. *Journal of Environmental Quality* 33(3): 832-836.
- Blanchart E., Albrecht A., Brown G., Decaens T., Duboiset A., Lavelle P., Mariani L., Roose E. (2004). Effects of tropical endogeic earthworms on soil erosion. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104(2): 303-315.
- Blanchart E., Brown G.G., Chernyanskii S.S., Deleporte P., Feller C., Goulet (2005). Perception et popularité des vers de terre avant et après Darwin. *Étude et Gestion des Sols* 12(2): 145-152.
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., LeBissonnais Y., Valentin C. (1997). Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology & Biochemistry* 29(3-4): 431-439.
- Blossey B., Hunt-Joshi T.R. (2003). Belowground herbivory by insects: Influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48: 521-547.
- Blot J., Mollet T., Dela Torre C. (2007). *Vespa velutina* - frelon asiatique. *Bull. Tech. Apic.* 34: 205-210.
- Blouin M., Zuily-Fodil Y., Pham-Thi A.-T., Laffray D., Reversat G., Pando A., Tondoh J., Lavelle P. (2005). Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecology Letters* 8(2): 202-208.
- Boag B., Palmer L.F., Neilson R., Legg R., Chambers S.J. (1997). Distribution, prevalence and intensity of earthworm populations in arable land and grassland in Scotland. *Annals of Applied Biology* 130(1): 153-165.
- Boag B., Yeates G.W., Johns P.M. (1998). Limitation to the distribution and spread of terrestrial flatworms with special reference to the New Zealand flatworm (*Arctiostoma triangulata*). *Pedobiologia* 42(5-6): 495-503.
- Bockus W.W., Shroyer J.P. (1998). The impact of reduced tillage on soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 36: 485-500.
- Bohan D.A., Bohan A.C., Glen D.M., Symondson W.O.C., Wiltshire C.W., Hughes L. (2000). Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology* 69(3): 367-379.
- Bohanec M., Cortet J., Griffiths B., Znidarsic M., Debeljak M., Caul S., Thompson J., Krogh P.H. (2007). A qualitative multi-attribute model for assessing the impact of cropping systems on soil quality. *Pedobiologia* 51(3): 239-250.
- Boiffin J., Stengel P. (1999). Réapprendre le sol : nouvel enjeu pour l'agriculture et l'espace rural. In *Déméter 2000 : Economie et Stratégies agricoles*, 2000, Armand Colin, Paris: 147-213.
- Boiteau G. (1986). Native predators and the control of potato aphids. *Canadian Entomologist* 118(11): 1177-1183.
- Boizard H., Richard G., Brancourt-Hulmel M., Guérif J. (2000). Effect of cropping systems on change in bulk density, penetration resistance and hydraulic conductivity in subsoil. In *Subsoil compaction: distribution, processes and consequences*, (Horn R. et al., eds.), Advances in Geocology, 32, Catena Verlag, Reiskirchen (DEU): 233-241.
- Boller E.F., Malavolta C., Jörg E. (1997). Guidelines for integrated production of arable crops in Europe. IOBC Technical Guideline III. *IOBC WPRS BULLETIN* 20(5): 16 p.
- Bommarco R. (1999). Feeding, reproduction and community impact of a predatory carabid in two agricultural habitats. *Oikos* 87(1): 89-96.
- Bonkowski M., Brandt F. (2002). Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects? *Soil Biology & Biochemistry* 34(11): 1709-1715.
- Bonkowski M., Cheng W.X., Griffiths B.S., Alpehi G., Scheu S. (2000). Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology* 36(3-4): 135-147.
- Bonkowski M., Roy J. (2005). Soil microbial diversity and soil functioning affect competition among grasses in experimental microcosms. *Oecologia* 143(2): 232-240.
- Bonny S. (1998). Quels rendements demain ? Perspectives d'évolution des rendements des grandes cultures. *Notes et Etudes Economiques* 8: 7-77.
- Bonte D. (2005). Anthropogenic induced changes in nesting densities of the dune-specialised digger wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera : Sphecidae). *European Journal of Entomology* 102(4): 809-812.
- Booth B.D., Swanton C.J. (2002). Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50: 2-13.
- Borer E.T., Briggs C.J., Murdoch W.W., Swarbrick S.L. (2003). Testing intraguild predation theory in a field system: does numerical dominance shift along a gradient of productivity? *Ecology Letters* 6(10): 929-935.
- Borman M.M., Johnson D.E., Krueger W.C. (1992). Soil moisture extraction by vegetation in a Mediterranean/Maritime climatic regime. *Agronomy Journal* 84(5): 897-904.
- Bornemissza G.F. (1976). The Australian dung beetle project, 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review* 30: 1-30.
- Bornemissza G.F., Williams C.H. (1970). An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia* 10: 1-7.

- Borre J.v., Bonte D., Maelfait J.P. (2006). Interdemic variation of cannibalism in a wolf spider (*Pardosa monticola*) inhabiting different habitat types. *Ecological Entomology* 31(2): 99-105.
- Bosch J. (1994). Improvement of field management of *Osmia cornuta* (Latreille) (Hymenoptera, Megachilidae) to pollinate almond. *Apidologie* 25(1): 71-83.
- Bosch J., Blas M. (1994). Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on almond (Hymenoptera, Megachilidae and Apidae). *Applied Entomology and Zoology* 29: 1-9.
- Bosch J., Kemp W., Trostle G.E. (2006). Bee Population Returns and Cherry Yields in an Orchard Pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Economic Entomology* 99(2): 408-413.
- Boschi C., Baur B. (2007). The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8(1): 55-65.
- Bossuyt H., Deneff K., Six J., Frey S.D., Merckx R., Paustian K. (2001). Influence of microbial populations and residue quality on aggregate stability. *Applied Soil Ecology* 16(3): 195-208.
- Bossuyt H., Six J., Hendrix P.F. (2005). Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biology & Biochemistry* 37(2): 251-258.
- Bottenberg H., Tamo M. (1998). Occurrence of phytophagous insects on wild *Vigna* sp. and cultivated cowpea: comparing the relative importance of host-plant resistance and millet intercropping. *Agriculture Ecosystems & Environment* 70(2-3): 217-229.
- Boubakri H., Beuf M., Simonet P., Vogel T.M. (2006). Development of metagenomic DNA shuffling for the construction of a xenobiotic gene. *Gene* 375: 87-94.
- Bounfour M., Jebbour F., Wadjinny J. (2005). Biological traits of invasive insect species harmful to Moroccan agriculture. In Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species, held at Humboldt University, Berlin, Germany, 9-11 June 2005, (Alford D.V., Backhaus G.F., eds.), Alton UK: 95-100.
- Bourbouze A., Donadieu P. (1987). L'élevage sur parcours en régions méditerranéennes, Options Méditerranéennes, CIHEAM-IAM, Montpellier, 104 p.
- Boutin C., Jobin B., Belanger L. (2003). Importance of riparian habitats to flora conservation in farming landscapes of southern Quebec, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 94(1): 73-87.
- Bouvier J.C., Toubon J.F., Boivin T., Sauphanor B. (2005). Effects of apple orchard management strategies on the great tit (*Parus major*) in southeastern France. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24(11): 2846-2852.
- Bouwman E.G. (1996). Direct emission of nitrous oxide from agricultural soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 46: 53-70.
- Bouwmeester H.J., Smid H.G. (1995). Seed yield in caraway (*Carum carvi*). 1. Role of pollination. *Journal of Agricultural Science* 124: 235-244.
- Boyd J.M. (1958). The ecology of earthworms in cattle grazed machair in Tiree, Argyll. *Journal of Animal Ecology* 27: 147-157.
- Bradford M.A., Tordoff G.M., Eggers T., Jones T.H., Newington J.E. (2002). Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos* 99(2): 317-323.
- Brandenburg R.L. (1985). The effect of field applications of insecticides for variegated cutworm, *Peridroma saucia* (Hubner) (Noctuidae: Lepidoptera) control on non-target arthropods in alfalfa. *Journal of the Kansas Entomological Society* 58(3): 437-441.
- Bräuer I., Müssner R., Marsden K., Oosterhuis F., Rayment M., Miller C., Dodoková A. (2006). The Use of Market Incentives to Preserve Biodiversity : Final Report, A project under the Framework contract for economic analysis, Ecologic, ENV.G.1/FRA/2004/0081: 51 p. <http://ec.europa.eu/environment/enveco/others/pdf/mbi.pdf>
- Brauman K.A., Daily G.C., Duarte T.K., Mooney H.A. (2007). The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrological services. *Annual Reviews of Environment and Resources* 32: 67-98.
- Breland T.A. (1994). Measured and Predicted Mineralization of Clover Green Manure at Low-Temperatures at Different Depths in 2 Soils. *Plant and Soil* 166(1): 13-20.
- Bretagnolle V. (2004). Prairies et cultures fourragères : Quels enjeux pour les oiseaux dans les milieux céréaliers intensifs ? . *Fourrages* 178: 171-178.
- Bretagnolle V., Houte S. (2006). L'outarde canepetière en plaine céréalière : une extinction inéluctable. *Revue Espaces Naturels* 15(Juillet 2006): 28.
- Brett M.T., Goldman C.R. (1996). A meta-analysis of the freshwater trophic cascade, *National Academy of Sciences of the USA*, 93: 7723-7726.
- Brewer M.J., Noma T., Elliott N.C. (2005). Hymenopteran parasitoids and dipteran predators of the invasive aphid *Diuraphis noxia* after enemy introductions: temporal variation and implication for future aphid invasions. *Biological Control* 33(3): 315-323.
- Brinckerhoff-Jackson J. (1984). Discovering the vernacular landscape. (Traduction française (2003) : A la découverte du paysage vernaculaire), (Actes Sud-ENSP A.-P., ed.), Yale University Press, New Haven, USA., 278.
- Briones M.J.I., Ostle N.J., Garnett M.H. (2007). Invertebrates increase the sensitivity of non-labile soil carbon to climate change. *Soil Biology & Biochemistry* 39(3): 816-818.
- Brodeur J., Rosenheim J.A. (2000). Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97(1): 93-108.
- Broughton L.C., Gross K.L. (2000). Patterns of diversity in plant and soil microbial communities along a productivity gradient in a Michigan old-field. *Oecologia* 125(3): 420-427.
- Brown G.G., Barois I., Lavelle P. (2000). Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36(3-4): 177-198.
- Brown M.W. (2001). Flowering ground cover plants for pest management in peach and apple orchards. *Bulletin OILB/SROP* 24(5): 379-382.
- Brown M.W., Miller S.S. (1998). Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109(2): 143-151.
- Brown M.W., Tworowski T. (2004). Pest management benefits of compost mulch in apple orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103(3): 465-472.
- Brown R.L., Fridley J.D. (2003). Control of plant species diversity and community by species immigration: seed richness versus seed density. *Oikos* 102: 15-24.

- Bru D., Sarr A., Philippot L. (2007). Relative abundances of proteobacterial membrane-bound and periplasmic nitrate reductases in selected environments. *Applied and Environmental Microbiology* 73(18): 5971-5974.
- Bruce T.J.A., Martin J.L., Pickett J.A., Pye B.J., Smart L.E., Wadhams L.J. (2003). cis-Jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius) (Homoptera: Aphididae). *Pest Management Science* 59(9): 1031-1036.
- Bruinenberg M.H., Valk H., Korevaar H., Struik P.C. (2002). Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass & Forage Science* 57: 292-301.
- Bruinenberg M.J., Valk H., Struik P.C. (2003). Voluntary intake and *in vivo* digestibility of forages from semi-natural grasslands in dairy cows. *Netherlands journal of agricultural science* 51(3): 219-235.
- Brunet B., Aufrère J., El Babili F., Fouraste I., Hoste H. (2007). The kinetics of exsheathment of infective nematode larvae is disturbed in the presence of a tannin-rich plant extract (sainfoin) both *in vitro* and *in vivo*. *Parasitology* 134: 1253-1262.
- Brunet S., Hoste H. (2006). Monomers of Condensed Tannins Affect the Larval Exsheathment of Parasitic Nematodes of Ruminants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54(20): 7481-7487.
- Brussaard L., Behan-Pelletier V.M., Bignell D.E., Brown V.K., Didden W., Folgarait P., Fragoso C., Freckman D.W., Gupta V.V.S.R., Hattori T., Hawsworth D.L., Klopatek C., Lavelle P., Malloch D.W., Rusek J., Soderstrom B., Tiedje J.M., Virginia R.A. (1997). Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26(8): 563-570.
- Brussaard L., de Ruiter P.C., Brown G.G. (2007). Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 233-244.
- Brussaard L., Kuiper T.W., Didden W.A.M., de Goede R.G.M., Bloem J. (2004). Biological soil quality from biomass to biodiversity - importance and resilience to management stress and disturbance. In *Managing soil quality: challenges in modern agriculture*, (Schjonning P. *et al.*, eds.), CABI: 139-161.
- Brust G.E. (1994). Natural enemies in straw-mulch reduce Colorado potato beetle populations and damage in potato. *Biological Control* 4(2): 163-169.
- Büchi R. (2002). Mortality of pollen beetle (*Meligethes* spp.) larvae due to predators and parasitoids in rape fields and the effect of conservation strips. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 90(3): 255-263.
- Buchin S., Martin B., Dupont D., Bornard A., Achilleos C. (1999). Influence of the composition of alpine highland pasture on the chemical, rheological and sensory properties of cheese. *Journal of Dairy Science* 66: 579-588.
- Buchmann S.L., Nabhan G.P. (1996). *The forgotten pollinators*, Island Press, Washington USA, 292 p.
- Buckland S.M., Grime J.P. (2000). The effects of trophic structure and soil fertility on the assembly of plant communities: a microcosm experiment. *Oikos* 91(2): 336-352.
- Buddle C.M., Walker S.E., Rypstra A.L. (2003). Cannibalism and density-dependent mortality in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Canadian Journal of Zoology* 81(8): 1293-1297.
- Bugaud C., Buchin S., Coulon J.B., Hauwuy A., Dupont D. (2001). Influence of the nature of alpine pastures on plasmin activity, fatty acid and volatile compound composition of milk. *Lait* 81: 401-414.
- Bugaud C., Buchin S., Hauwuy A., Coulon J.B. (2002). Texture et flaveur du fromage selon la nature du pâturage : cas du fromage d'Abondance. *INRA Productions animales* 15(1): 31-36.
- Bugaud C., Doreau M., Chabrot J., Hauwuy A., Buchin S. (2000). Composition en acides gras des laits alpins. Relation avec la composition en acides gras des pâtures, 11. *Réunion du sous-réseau Pâturage de montagnes*, Luz-Saint-Sauveur F., ed., FAO - CIHEAM: 3 p.
- Bugg R.L., Pickett C.H. (1998). Introduction: Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests. In *Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*, (Pickett C.H., Bugg R.L., eds.), University of California Press, Berkeley - Los Angeles - London: 1-23.
- Bukovinsky T., Potting R.P.J., Clough Y., van Lenteren J.C., Vet L.E.M. (2005). The role of pre- and post-alighting detection mechanisms in the responses to patch size by specialist herbivores. *Oikos* 109(3): 435-446.
- Buller H. (2000). Re-Creating Rural Territories: LEADER in France. *Sociologia Ruralis* 40: 191-199.
- Bullock D.G. (1992). Crop Rotation. *Critical Reviews in Plant Sciences* 11: 309-326.
- Bullock J.M., Pywell R.E., Walker K.J. (2007). Long-term enhancement of agricultural production by restoration of biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 44: 6-12.
- Bullock J.M., Pywell R.F., Burke M.J.W., Walker K.J. (2001). Restoration of biodiversity enhances agricultural production. *Ecology Letters* 4: 185-189.
- Bünemann E.K., Schwenke G.D., Van Zwieten L. (2006). Impact of agricultural inputs on soil organisms - a review. *Australian Journal of Soil Research* 44(4): 379-406.
- Buntin G.D. (1998). Cabbage seedpod weevil (*Ceutorhynchus assimilis*, Paykull) management by trap cropping and its effect on parasitism by *Trichomalus perfectus* (Walker) in oilseed rape. *Crop Protection* 17: 299-305.
- Burel F., Baudry J. (1999). *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*, Tec & Doc, Paris, 359 p.
- Burgio G., Ferrari R., Boriani L., Pozzati M., Lenteren J.v. (2006). The role of ecological infrastructures on Coccinellidae (Coleoptera) and other predators in weedy field margins within northern Italy agroecosystems. *Bulletin of Insectology* 59(1): 59-67.
- Burgio G., Ferrari R., Pozzati M., Boriani L. (2004). The role of ecological compensation areas on predator populations: an analysis on biodiversity and phenology of Coccinellidae (Coleoptera) on non-crop plants within hedgerows in Northern Italy. *Bulletin of Insectology* 57(1): 1-10.
- Burn A.J. (1988). Assessment of the impact of pesticides on invertebrate predation in cereal crops. *Aspects of Applied Biology* 17(1): 279-288.
- Burn A.J. (1992). Interactions between cereal pests and their predators and parasites. In *Pesticides, cereal farming and the environment: the Boxworth project*, (Greig-Smith P.W. *et al.*, eds.), Stationery Office Books London 110-131.
- Bush L., Slosser J.E., Worrall W.D., Horner N.V. (1991). Potential of wheat cultivar mixtures for greenbug (Homoptera: Aphididae) management. *Journal of Economic Entomology* 84(5): 1619-1624.
- Caamal-Maldonado J.A., Jimenez-Osornio J.J., Torres-Barragan A., Anaya A.L. (2001). The use of allelopathic legume cover and mulch species for weed control in cropping systems. *Agronomy Journal* 93: 27-36.

- CABI (2004). *Solidago canadensis* L. data sheet, Crop Protection Compendium, CAB International Wallingford, UK, 8 p.
- Cadisch G., Rowe E., Suprayogo D., van Noordwijk M. (2004). Safety-nets and filter functions of tropical agroforestry systems. In *Controlling Nitrogen Flows and Losses*, (D.J. Hatch D.R.C., S.C. Jarvis and J.A. Roker, ed.): 406-414.
- Caldeira M.C., Hector A., Loreau M., Pereira J.S. (2005). Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos* 110: 115-123.
- Caldeira M.C., Ryel R.J., Lawton J.H., Pereira J.S. (2001). Mechanisms of Positive Biodiversity-production Relationships: Insights Provided by ¹³C Analysis in Experimental Mediterranean Grassland Plots. *Ecology Letters* 4: 439-443.
- Calderon F., Chauveau-Duriot B., Martin B., Graulet B., Doreau M., Nozières P. (2007). Variations in carotenoids, vitamins A and E, and color in cow's plasma and milk during late pregnancy and the first three months of lactation. *Journal of Dairy Science* 90: 2335-2346.
- Campbell C.A.M., Cone W.W. (1994). Influence of predators on population development of *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae) on hops. *Environmental Entomology* 23(6): 1391-1396.
- Canals R.M., Eviner V.T., Herman D.J., Chapin F.S.I. (2005). Plant colonizers shape early N-dynamics in gopher-mounds *Plant and Soil* 276: 327-334.
- Cannon R.J.C. (1998). The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biology* 4(7): 785-796.
- Cantelo W.W., Sanford L.L. (1984). Insect population response to mixed and uniform plantings of resistant and susceptible plant material. *Environmental Entomology* 13(5): 1443-1445.
- Caraveli H. (2000). A comparative analysis on intensification and extensification in mediterranean agriculture: dilemmas for LFAs policy. *Journal of Rural Studies* 16(2): 231-242.
- Cardinale B.J., Srivastava D., Emmett Duffy J., Wright I.J., Downing A.L., Sankaran M., Jouseau C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- Cardinale B.J., Wright J.P., Cadotte M.W., Carroll I.T., Hector A., Srivastava D.S., Loreau M., Weis J.J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(46): 18123-18128.
- Cardon Z.G., Gage D.J. (2006). Resource exchange in the rhizosphere: Molecular tools and the microbial perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 459-488.
- Cardwell C., Hassall M., White P. (1994). Effects of headland management on carabid beetle communities in Breckland cereal fields. *Pedobiologia* 38(1): 50-62.
- Carena M.J., Glogoza P. (2004). Resistance of maize to the corn leaf aphid: a review. *Maydica* 49(4): 241-254.
- Carney K.M., Hungate B.A., Drake B.G., Megonigal J.P. (2007). Altered soil microbial community at elevated CO₂ leads to loss of soil carbon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(12): 4990-4995.
- Carof M., de Tourdonnet S., Saulas P., Le Floch D., Roger-Estrade J. (2007). Undersowing wheat with different living mulches in a no-till system. II. Competition for light and nitrogen. *Agronomy for Sustainable Development* 27(4): 357-365.
- Carr P.M., Kandel H.J., Porter P.M., Horsley R.D., Zwinger S.F. (2006). Wheat cultivar performance on certified organic fields in Minnesota and North Dakota. *Crop Science* 46(5): 1963-1971.
- Carreck N.L., Williams I.H. (2002). Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures. *Journal of Insect Conservation* 6(1): 13-23.
- Carreck N.L., Williams I.H., Little D.J. (1997). The movement of honey bee colonies for crop pollination and honey production by beekeepers in Great Britain. *Bee world* 78(2): 67-77.
- Carsouille J. (1986). Influence de quelques techniques culturales sur le ruissellement et l'érosion en vignoble de coteaux (Beaujolais), 2. *Symposium International sur la Non Culture de la Vigne*, Montpellier (France), 1986/11/26-28, ANPP, ed.: 345-352.
- Carsouille J. (1995). L'enherbement permanent du vignoble - Influence sur la production viticole et son environnement. *Phytoma, La Défense des Végétaux* 478: 38-41.
- Carter P.E., Rypstra A.L. (1995). Top-Down Effects in Soybean Agroecosystems - Spider Density Affects Herbivore Damage. *Oikos* 72(3): 433-439.
- Carvell C., Meek W.R., Pywell R.F., Goulson D., Nowakowski M. (2007). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 29-40.
- Carvell C., Meek W.R., Pywell R.F., Nowakowski M. (2004). The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins. *Biological Conservation* 118: 327-339.
- Castane C., Alomar O., Goula M., Gabarra R. (2004). Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs *Macrolophus caliginosus* and *Dicyphus tamaninii*. *Biological Control* 30(3): 591-597.
- Casula P., Wilby A., Thomas M.B. (2006). Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems. *Ecology Letters* 9(9): 995-1004.
- Catroux G., Hartmann A., Revellin C. (2001). Trends in rhizobial inoculant production and use. *Plant and Soil* 230(1): 21-30.
- Caubel G., Chaubet B. (1985). Hatching and multiplication of *Heterodera schachtii* in the presence of rape or radishes. *Agronomie* 5(5): 463-466.
- Caubel-Forget V., Grimaldi C., Rouault F. (2001). Contrasted dynamics of nitrate and chloride in groundwater submitted to the influence of a hedge *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Série IIA* 332: 107-113.
- Caussanel J.P. (1989). Nuisibilité et seuil de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : relation de concurrence bispécifique. *Agronomie* 9: 219-240.
- Cava R., Ruiz J., López-Bote C., Martín L., García C., Ventanas J., Antequera T. (1997). Influence of finishing diet on fatty acid profiles of intramuscular lipids, triglycerides and phospholipids in muscles of the Iberian pig. *Meat Science* 45(2): 263-270.
- Cavagnaro T.R., Smith F.A., Smith S.E., Jakobsen I. (2005). Functional diversity in arbuscular mycorrhizas: exploitation of soil patches with different phosphate enrichment differs among fungal species. *Plant, Cell and Environment* 28(5): 642-650.
- Chabert A., Gandrey J. (2005). Impact of some insecticides on Carabidae and consequences for slug populations. *Bulletin OILB/SROP* 28(6): 111-113.

- Chaboussou F. (1970). Influence des pesticides sur la plante : conséquences écologiques. *Bulletin de la Société Française d'Ecologie* 3: 146-158.
- Chagnon M., Gingras J., de Oliveira D. (1993). Complementary aspects of strawberry pollination by honey and indigenous bees (Hymenoptera). *Journal of Economic Entomology* 86(2): 416-420.
- Chambers S. (1998). Short- and Long-Term Effects of Clearing Native Vegetation for Agricultural Purposes, Flinders University of South Australia, Adelaide.
- Chambon J.-P. (1984). Structure d'une biocénose céréalière. In *Faune et flore auxiliaires en agriculture*, (ACTA, ed.): 19-27.
- Champion R.A., Orr R.J., Penning P.D., Rutter S.M. (2004). The effect of the spatial scale of heterogeneity of two herbage species on the grazing behaviour of lactating sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 88: 61-76.
- Chan K.M.A., Shaw M.R., Cameron D.R., Underwood E.C., Daily G.C. (2006). Conservation planning for ecosystem services. *Plos Biology* 4(11): 2138-2152.
- Chang G.C. (1996). Comparison of single versus multiple species of generalist predators for biological control. *Environmental Entomology* 25(1): 207-212.
- Chang G.C., Eigenbrode S.D. (2004). Delineating the effects of a plant trait on interactions among associated insects. *Oecologia* 139(1): 123-130.
- Chantelot E. (2003). L'enherbement de la vigne, ITAB, 4 p.
- Chapin F.S. (2003). Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany* 91: 1-9.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavelle S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Diaz S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chardigny J.M. (2007). *Trans* fatty acids from partially hydrogenated oils banned from New York restaurants. What about ruminant *trans* fatty acids? *European journal of lipid science and technology* 109(7): 645-646.
- Chaudhary O.P. (2006). Diversity, foraging behaviour of floral visitors and pollination ecology of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *Journal of spices and aromatic crops* 15(1): 34-41.
- Chauvel A., Grimaldi M., Barros E., Blanchart E., Sarrazin M., Lavelle P. (1999). Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398(6722): 32-33.
- 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, La Défense des Végétaux* 578: 16-20.
- Chauvel B., Gasquez J. (1993). Le coquelicot est-il symbole de naturel ?, *Faut-il sauver les mauvaises herbes?*, Gap, France, Ed. Conservatoire Botanique National de Gap-Charance: 237.
- Chauzat M.P., Higes M., Martín-Hernández R., Meana A., Cougoule N., Faucon J.P. (2007). Presence of *Nosema ceranae* in French honey bee colonies. *J. Apic. Res.* 46: 127-128.
- Cheesman O.D. (1998). The impact of some field boundary management practices on the development of *Dipsacus fullonum* L. flowering stems, and implications for conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 68(1-2): 41-49.
- Chen B.R., Wise D.H. (1999). Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80(3): 761-772.
- Chen C.J. (1990). Integrated management of pine caterpillars in China, Chinese Forestry Publication House, Beijing.
- Chen Y.H., Welter S.C. (2002). Abundance of a native moth *Homoeosoma electellum* (Lepidoptera : Pyralidae) and activity of indigenous parasitoids in native and agricultural sunflower habitats. *Environmental Entomology* 31(4): 626-636.
- Chen Y.H., Welter S.C. (2005). Crop domestication disrupts a native tritrophic interaction associated with the sunflower, *Helianthus annuus* (Asterales : Asteraceae). *Ecological Entomology* 30(6): 673-683.
- Cheng X., Baumgartner K. (2004). Arbuscular mycorrhizal fungi-mediated nitrogen transfer from vineyard cover crops to grapevines. *Biology and Fertility of Soils* 40(6): 406-412.
- Chesson P.L., Pacala S., Neuhauser C. (2002). Environmental niches and ecosystem functioning. In *Functional consequences of biodiversity*, (Kinzig A. et al., eds.), Princeton University Press, Princeton: 213-245.
- Chevallier A. (2006). Lutte biologique par conservation et gestion des habitats : étude des éléments fixes du paysage comme réservoirs d'auxiliaires des cultures. Mémoire d'Ingénieur Agronome ENSAT, Institut National Polytechnique, Toulouse, 69 p.
- Chilliard Y., Bauchart D., Lessire M., Schmidely P., Mourot J. (2008). Qualité des produits : modulation par l'alimentation des animaux de la composition en acides gras du lait et de la viande. *INRA Productions animales* 21(Numéro spécial Anniversaire «20 ans de recherche en productions animales à l'INRA»): 95-106.
- Chilliard Y., Ferlay A., Doreau M. (2001). Effect of different types of forages, animal fat or marine oils in cow's diet on milk fat secretion and composition, especially conjugated linoleic acid (CLA) and polyunsaturated fatty acids. *Livestock Production Science* 70: 31-48.
- Chilliard Y., Ferlay A., Mansbridge R.M., Doreau M. (2000). Ruminant milk fat plasticity: nutritional control of saturated, polyunsaturated, *trans* and conjugated fatty acids. *Annales de zootechnie* 49(3): 181-205.
- Chilliard Y., Glasser F., Ferlay A., Bernard L., Rouel J., Doreau M. (2007). Diet, rumen biohydrogenation and nutritional quality of cow and goat milk fat. *European journal of lipid science and technology* 109(8): 828-855.
- Chirico J., Wikteli S., Waller P.J. (2003). Dung beetle activity and the development of trichostrongylid eggs into infective larvae in cattle faeces. *Veterinary Parasitology* 118(1-2): 157-163.
- Chittka L., Thompson J.D. (2001). Cognitive ecology of pollination: Animal behaviour and floral evolution, University Press, Cambridge UK, 344 p.
- Chiverton P.A. (1986). Predator density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Hom.: Aphididae) in spring barley. *Annals of Applied Biology* 109(1): 49-60.
- Chu G.X., Shen Q.R., Cao J.L. (2004). Nitrogen fixation and transfer from peanut to rice cultivated in aerobic soil in an intercropping system and its effect on soil N fertility. *Plant and Soil* 263: 17-27.
- Ciotola M., Watson, A.K, Hallet, S.G, (1995). Discovery of an isolate of *Fusarium oxysporum* with potential to control *Striga hermonthica* in Africa. *Weed Research* 35: 303-309.

- Cisneros J.J., Rosenheim J.A. (1997). Ontogenetic change of prey preference in the generalist predator *Zelus renardii* and its influence on predator-predator interactions. *Ecological Entomology* 22(4): 399-407.
- Clapham W.M., Foster J.G., Neel J.P.S., Fedders J.M. (2005). Fatty acid composition of traditional and novel forages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 53: 10068-10073.
- Clapperton M.J., Lee N.O., Binet F., Conner R.L. (2001). Earthworms indirectly reduce the effects of take-all (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) on soft white spring wheat (*Triticum aestivum* cv. Fielder). *Soil Biology & Biochemistry* 33(11): 1531-1538.
- Clavien Y., Delabays N. (2006). Inventaire floristique des vignes de Suisse romande: connaître la flore pour mieux la gérer. *Revue suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* 38(6): 335-341.
- Clermont-Dauphin C. (1995). Fertilisation minérale d'une association Haricot-Maïs en zone tropicale humide. Diagnostic des effets des systèmes de culture. Thèse, INA Parie Grignon, 2997 p.
- Clifford P.T.P., Scott D. (1989). Inflorescence, bumble bee, and climate interactions in seed crops of a tetraploid red clover (*Trifolium pratense* L.). *Journal of Applied Seed Production* 7: 38-45.
- Colbach N., Debaeke P., Orlando, D. (1998). Integrating crop management and crop rotation effects into models of weed population dynamics: a review. *Weed Science* 46(6): 717-728.
- Cole L., Dromph K.M., Boaglio V., Bardgett R.D. (2004). Effect of density and species richness of soil mesofauna on nutrient mineralisation and plant growth. *Biology and fertility of Soils* 39(5): 337-343.
- Coleman D.C., Whitman W.B. (2005). Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia* 49(6): 479-497.
- Coleno F.C., Duru M. (1998). Gestion de production en systèmes d'élevage utilisateurs d'herbe. Une approche par atelier. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement* 31: 45-61.
- Colin M.E., Faucon J.P., Heinrich A., Ferry R., Giauffret A. (1983). Etude du premier foyer français de varroatose de l'abeille. *Bull. Acad. Vét. France* 56: 89-93.
- Coll M., Bottrell D.G. (1995). Predator-prey association in mono- and dicultures: effect of maize and bean vegetation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 54(1-2): 115-125.
- Coll M., Bottrell D.G. (1996). Movement of an insect parasitoid in simple and diverse plant assemblages. *Ecological Entomology* 21(2): 141-149.
- Collinge W., E (1913). The destruction and dispersal of weeds by wild birds. *Jour. Board Agr. (Great Britain)* 20: 15-26.
- Collins K.L., Boatman N.D., Wilcox A., Holland J.M. (2003). A 5-year comparison of overwintering polyphagous predator densities within a beetle bank and two conventional hedgebanks. *Annals of Applied Biology* 143(1): 63-71.
- Collins K.L., Boatman N.D., Wilcox A., Holland J.M. (2003). Effects of different grass treatments used to create overwintering habitat for predatory arthropods on arable farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 96(1-3): 59-67.
- Collins K.L., Boatman N.D., Wilcox A., Holland J.M., Chaney K. (2002). Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93(1-3): 337-350.
- Collins K.L., Wilcox A., Chaney K., Boatman N.D., Holland J.M. (1997). The influence of beetle banks on aphid population predation in winter wheat. *Aspects of Applied Biology* 50: 341-346.
- Collins S.L. (1995). The measurement of stability in grasslands. *Trends in Ecology and Evolution* 10(3): 95-96.
- Collomb M., Butikofer U., Maurer J., Sieber R. (2006). Composition en acides gras du lait de brebis produit à diverses altitudes. *Revue Suisse d'Agriculture* 38: 335-339.
- Collomb M., Butikofer U., Sieber R., Jeangros B., Bosset J.O. (2002). Correlation between fatty acids in cows' milk fat produced in the Lowlands, Mountains and Highlands of Switzerland and botanical composition of the fodder. *International Dairy Journal* 12(8): 661-666.
- Collomb M., Butikofer U., Spahni M., Jeangros B., Bosset J.O. (1999). Fatty acid and glyceride composition of cow's milk fat in highland lowland regions. *Sciences des Aliments* 19: 97-110.
- Commission des communautés européennes (2006). Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà - Préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain: 17 p. <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=COM:2006:0216:FIN:FR:PDF>
- Connor D.J. (2001). Optimizing crop diversification. In Crop science: progress and prospects, (Nosberger J. et al., eds.), Cab International, Bristol, UK: 191-211.
- Connor E.F., McCoy E.D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113(6): 791-833.
- Cook R., Baker K.F. (1983). The nature and practice of biological control of plant pathogens, Am. Phytopathol. Soc., St Paul, Minnesota, 539 p.
- Coombes D.S., Sotherton N.W. (1986). The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology* 108(3): 461-474.
- Copeland P.J., Crookston R.K. (1992). Crop sequence affects nutrient composition of corn and soybean grown under high fertility. *Agronomy Journal* 84: 503-509.
- Corbet S.A. (1997). Role of pollinators in species preservation, conservation, ecosystem stability and genetic diversity, Acta Horticulturae, 437: 219-229.
- Corbett A. (1998). The importance of movement in the response of natural enemies to habitat manipulation. In Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests, (Pickett C.H., Bugg R.L., eds.), University of California Press, Berkeley - Los Angeles - London: 25-48.
- Corre-Hellou G., Dibet A., Aveline A., Crozat Y. (2004). Le pois dans des systèmes à faibles intrants : culture pure ou associée ? *Perspectives Agricoles* 306: 8-10.
- Côrtes C., Damasceno J.C., Jamot J., Prache S., Aulagnier S. (2006). Ewes increase their intake when offered a choice of herbage species at pasture. *Animal Science* 82: 183-191.
- Cortet J., Joffre R., Elmholt S., Coeurdassier M., Scheiffler R., Krogh P.H. (2006). Interspecific relationships among soil invertebrates influence pollutant effects of phenanthrene. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25(1): 120-127.

- Cortet J., Ronce D., Poinso-Balaguer N., Beaufreton C., Chabert A., Viaux P., de Fonseca J.P.C. (2002). Impacts of different agricultural practices on the biodiversity of microarthropod communities in arable crop systems. *European Journal of Soil Biology* 38(3-4): 239-244.
- Cortez J., Garnier E., Pérez-Harguindeguy N., Debussche M., Gillon D. (2007). Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296: 19-34.
- Cosentino D., Chenu C., Bissonnais L.Y. (2006). Aggregate stability and microbial community dynamics under drying-wetting cycles in a silt loam soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38(8): 2053-2062.
- Costamagna A.C., Landis D.A. (2006). Predators exert top-down control of soybean aphid across a gradient of agricultural management systems. *Ecological Applications* 16(4): 1619-1628.
- Costamagna A.C., Landis D.A., Difonzo C.D. (2007). Suppression of soybean aphid by generalist predators results in a trophic cascade in soybeans. *Ecological Applications* 17(2): 441-451.
- Costanza R., Arge R.d., Groot R.d., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Belt M.v.d. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387(6630): 253-260.
- Costello M., Altieri M.A. (1995). Abundance, growth rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on broccoli grown in living mulches. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52(2-3): 187-196.
- Cottingham K.L., Brown B.L., Lennon J.T. (2001). Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters* 4: 72-85.
- Cottrell T.E. (2005). Predation and cannibalism of lady beetle eggs by adult lady beetles. *Biological Control* 34(2): 159-164.
- Coulon J.B., Delacroix-Buchet A., Martin B., Pirisi A. (2005). Facteurs de production et qualité sensorielle des fromages. *INRA Productions animales* 18: 49-62.
- Coulon J.B., Priolo A. (2002). La qualité sensorielle des produits laitiers et de la viande dépend des fourrages consommés par les animaux. *INRA Productions animales* 15: 333-342.
- Courault D., Drobinski P., Brunet Y., Lacarrère P., Talbot C. (2007). Impact of surface heterogeneity on a buoyancy-driven convective boundary layer. *Boundary Layer Meteorology* 127(3): 383-403.
- Cousens R., Mortimer M. (1995). Dynamics of weed population, Cambridge University Press, Cambridge, 332 p.
- Couteaux M.M., Monrozier L.J., Bottner P. (1996). Increased atmospheric CO₂: Chemical changes in decomposing sweet chestnut (*Castanea sativa*) leaf litter incubated in microcosms under increasing food web complexity. *Oikos* 76(3): 553-563.
- Cowger C., Mundt C.C. (2002). Aggressiveness of *Mycosphaerella graminicola* isolates from susceptible and partially resistant wheat cultivars. *Phytopathology* 92(6): 624-630.
- Cox-Foster D.L., Conlan S., Holmes E.C., Palacios G., Evans J.D., Moran N.A., Quan P.L., Brieseman T., Hornig M., Geiser D.M., Martinson V., vanEngelsdorp D., Kalkstein A.L., Drysdale A., Hui J., Zhai J., Cui L., Hutchinson S.K., Simons J.F., Egholm M., Pettis J.S., Lipkin W.I. (2007). A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. *Science* 318: 283-287.
- Cragg J.B., Bardgett R.D. (2001). How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 2073-2082.
- Craine J.M., Wedin D.A., Chapin F.S.I., Reich P.B. (2003). Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology* 165: 85-100.
- Craine J.M., Wedin D.A., Reich P.B. (2001). The response of soil CO₂ flux to changes in atmospheric CO₂, nitrogen supply and plant diversity. *Global Change Biology* 7: 947-953.
- Cremene C., Groza G., Rakosy L., Schileyko A.A., Baur A., Erhardt A., Baur B. (2005). Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 19(5): 1606-1618.
- Croft B.A. (1982). Management of apple orchard weeds to improve biological control of spider mites, *Annual Meeting of Weed Science Society of America*, 257: 134 p.
- Cromartie W.J. (1991). The environmental control of insects using crop diversity. In CRC handbook of pest management in agriculture, (Pimentel D., ed.), 1, CRC Press, Boca Raton, FL: 223-251.
- Cross J.V., Solomon M.G., Babandier D., Blommers L., Easterbrook M.A., Jay C.N., Jenser G., Jolly R.L., Kuhlmann U., Lilley R., Olivella E., Toepfer S., Vidal S. (1999). Biocontrol of pests of apples and pears in northern and central Europe: 2. Parasitoids. *Biocontrol Science and Technology* 9(3): 277-314.
- Crovetto Lamarca C. (2000). Les fondements d'une agriculture durable, Teknea, 300 p.
- Crozier P. (2004). Influence de l'enherbement sur le vignes et les vins de pinots noirs en Bourgogne, *AFPP - Dix neuvième Conférence du COLUMA Journées Internationales sur la lutte contre les Mauvaises Herbes*, Dijon, France, CD ROM.
- Crutsinger G.M., Collins M.D., Fordyce J.A., Gompert Z., Nice C.C., Sanders N.J. (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313: 966-968.
- Cruz P., Duru M., Théron O., Theau J.P., Ducourtieux C., Jouany C., Al Haj Khaled R., Ansquer P. (2002). Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172: 335-354.
- Cuddeford V. (1999). Beneficial bugs at risk from pesticides, Wild Worldlife Fund, Toronto, Canada, <http://www.ca/satellite/prip/resources/bugs-at-risk.pdf> : 68 p.
- Currie C.R., Spence J.R., Niemela J. (1996). Competition, cannibalism and intraguild predation among ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a laboratory study. *Coleopterists Bulletin* 50(2): 135-148.
- Curry J.P., Boyle K.E., Farrell E.P. (1989). The invertebrate fauna of reclaimed cutaway peat in central Ireland and its influence on soil fertility and plant growth. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 27(1-4): 217-225.
- Curtis I.S., He C., Scott R., Power J.B., Davey M.R. (1996). Genomic male sterility in lettuce, a baseline for the production of F1 hybrids. *Plant Science* 113: 113-119.
- Da Silva Pontes L., Soussana J.F., Louault F., Andueza D., Carrère P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of grasses. *Functional Ecology* 21: 844-853.
- Daboussi M. (1996). Fungal transposable elements: generators of diversity and genetic tools. *Journal of Genetics* 75(3): 325-339.

- Daccord R., Wyss U., Kessler J., Arrigo Y., Rouel M., Lehman J., Jeangros B. (2006). Valeur nutritive des fourrages. In Apports alimentaires recommandés et tables de la valeur nutritive des aliments pour les ruminants, Station de recherche Agroscope Liebefeld-Posieux ALP, Posieux, Suisse: 18 p.
- Dag A., Zipori I., Pleser Y. (2006). Using bumblebees to improve almond pollination by the honeybee. *Journal of Apicultural Research* 45(3): 215-216.
- Dalmastri C., Chiarini L., Cantale C., Bevivino A., Tabacchioni S. (1999). Soil type and maize cultivar affect the genetic diversity of maize root-associated Burkholderia cepacia populations. *Microbial Ecology* 38(3): 273-284.
- Dambreville C., Hallet S., Nguyen C., Morvan T., Germon J.C., Philippot L. (2006). Structure and activity of the denitrifying community in a maize-cropped field fertilized with composted pig manure or ammonium nitrate. *FEMS Microbiology Ecology* 56(1): 119-131.
- Daniel T.C. (2001). Whither scenic beauty? Visual landscape quality assessment in the 21st century. *Landscape and Urban Planning* 54: 267-281.
- D'Antonio C.M. (2000). Fire, plant invasions, and global changes. In *Invasive species in a changing world*, (Mooney H.A., Hobbs R.J., eds.), Island Press, Covela: 65-94.
- D'Antonio C.M., Vitousek P.M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.
- Darwin C.H. (1862). On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing, John Murray, London UK.
- Davidson D.A., Grieve I.C. (2006). Relationships between biodiversity and soil structure and function: Evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecology* 33(2): 176-185.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Dawson L.A., Duff E.I., Campbell C.D., Hirst D.J. (2001). Depth distribution of cherry (*Prunus Avium* L.) tree roots as influenced by grass root competition. *Plant and Soil* 231: 11-19.
- Daza-Bustamante P., Fuentes-Contreras E., Rodriguez L.C., Figueroa C.C., Niemeyer H.M. (2002). Behavioural differences between *Aphidius ervi* populations from two tritrophic systems are due to phenotypic plasticity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104(2/3): 321-328.
- de Chazal J. (2003). Perspectives on Ecosystem Health. PhD Thesis, PhD Thesis, Australian National University, Canberra, Australia.
- De Deyn G.B., Cornelissen H.C., Bardgett R.D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11(5): 516-531.
- de Deyn G.B., Raaijmakers C.E., van Ruijven J., Berendse F., van der Putten W.H. (2004). Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos* 106(3): 576-586.
- de Deyn G.B., Raaijmakers C.E., Zoomer H.R., Berg M.P., de Ruiter P.C., Verhoef H.A., Bezemer T.M., van der Putten W.H. (2003). Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422: 711-713.
- de la Torre A., Debiton E., Durand D., Chardigny J.M., Berdeaux O., Barthomeuf C., Bauchart D., Gruffat D. (2005). Conjugated linoleic acid isomers and their conjugated derivatives inhibit growth of human cancer cell lines. *Anticancer Research* 25: 3943-3950.
- de la Torre A., Debiton E., Durand D., Juanéda P., Durand D., Chardigny J.M., Barthomeuf C., Bauchart D., Gruffat D. (2006). Beef conjugated linoleic acid isomers reduce human cancer cell growth even when associated to other beef fatty acids. *British Journal of Nutrition* 95: 346-352.
- de Moraes C.M., Cortesero A.M., Stapel J.O., Lewis W.J. (1999). Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. *Ecological Entomology* 24(4): 402-410.
- de Oliveira D., Pion S., Paradis R.O. (1984). Pollination and the yield of apples. *Technical Bulletin, Research Station, Saint-Jean-sur-Richelieu, Quebec* 19: 51-61.
- Deacon L.J., Pryce-Miller E.J., Frankland J.C., Bainbridge B.W., Moore P.D., Robinson C.H. (2006). Diversity and function of decomposer fungi from a grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38(1): 7-20.
- Deak A., Hall M.H., Sanderson M.A., Archibald D.D. (2007). Production and nutritive value of grazed simple and complex forage mixtures. *Agronomy Journal* 99(3): 814-821.
- Debaeke P., Orlando D. (1991). 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.*, (INRA, ed.): 35-62.
- Debras J.F., Rieux R., Arcier F.F.d., Kretschmar A., Simon S. (1998). Regulation of pear psyllid: importance and role of the orchard environment. *Phytoma, la défense des végétaux* 510: 53-55.
- Debras J.-F., Dussaud A., Rieux R., Dutoit T. (2007). Recherche prospective sur le rôle " source " des haies en production fruitière intégrée. Le cas des perce-oreilles : *Forficula auricularia* L. et *Forficula pubescens* Gené. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 330(9): 664-673.
- Debry G. (2001). Lait, nutrition et santé, Tec & Doc, Paris, France, 566 p.
- Debussche M., Rambal S., Lepart J. (1987). Les changements de l'occupation des terres en région méditerranéenne humide: évaluation des conséquences hydrologiques. *Acta Oecologica* 8(4): 317-332.
- Decaens T., Dutoit T., Alard D. (1997). Earthworm community characteristics during afforestation of abandoned chalk grasslands (Upper Normandy, France). *European Journal of Soil Biology* 33(1): 1-11.
- Decaens T., Dutoit T., Alard D., Lavelle P. (1998). Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France. *Applied Soil Ecology* 9(1-3): 361-367.
- Decaens T., Galvis J.H., Amézquita E. (2001). Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie* 324(5): 465-478.
- Decaens T., Jimenez J.J., Gioia C., Measey G.J., Lavelle P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* 42: S23-S38.
- Decaens T., Lavelle P., Jimenez J.J. (2008). Priorities for conservation of soil animals. *CAB Reviews: perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 3: 1-18.

- Decaens T., Rangel A.F., Asakawa N., Thomas R.J. (1999). Carbon and nitrogen dynamics in ageing earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. *Biology and Fertility of Soils* 30(1-2): 20-28.
- Decourtye A., Devillers J., Cluzeau S., Charretton M., Pham-Delègue M. (2004). Effect of Imidacloprid and Deltamethrin on associative learning in honeybees under semi-field and laboratory conditions. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 57: 410-419.
- Decourtye A., Lecompte P., Pierre J., Chauzat M.-P., Thiébeau P. (2007). Introduction de jachères florales en zones de grandes cultures : comment mieux concilier agriculture, biodiversité et apiculture ? . *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 54: 33-56.
- Dedieu B., Louault F., Tournadre H., Benoit M. (2008). Réponse de systèmes d'élevage innovants à la variabilité climatique : une expérimentation en production extensive ovine viande intégrant des préoccupations environnementales. In *Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires*, (Dedieu B. et al., eds.), Editions Quae, Paris: 161-178.
- Degrandi-Hoffman G., Watkins J.C. (2000). The foraging activity of honey bees *Apis mellifera* and non-*Apis* bees on hybrid sunflowers (*Helianthus annuus*) and its influence on cross-pollination and seed set. *Journal of Apicultural Research* 39: 37-45.
- Deiglmayr K., Philippot L., Kandeler E. (2006). Functional stability of the nitrate-reducing community in grassland soils towards high nitrate supply. *Soil Biology & Biochemistry* 38(9): 2980-2984.
- Delabays N., Mermilod G., de Joffrey J.P., Bohren C. (2004). Demonstration in cultivated fields of the reality of the phenomenon of allelopathy, 12. *Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes*, Dijon (France), AFPP: 97-105.
- Delabays N., Mermilod G., Bohren C. (2007). Plantes indésirables dans les jachères florales : résultats d'un réseau national d'observation. *Revue suisse Agriculture* 39(4): 199-203.
- Delaplane K.S., Mayer D.F. (2000). Crop pollination by bees, CABI Publishing, New York, 360 p.
- Delorme H. (2004). La politique agricole commune : anatomie d'une transformation, Presses de Sciences Po, Paris, 402 p.
- Delpuech J.M., Bardon C., Bouletreau M. (2005). Increase of the behavioral response to kairomones by the parasitoid Wasp *Leptopilina heterotoma* surviving insecticides. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 49(2): 186-191.
- Delpuech J.M., Meyet J. (2003). Reduction in the sex ratio of the progeny of a parasitoid wasp (*Trichogramma brassicae*) surviving the insecticide chlorpyrifos. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 45(2): 203-208.
- Denison R.F., Bryant D.C., Kearney T.E. (2004). Crop yields over the first nine years of LTRAS, a long-term comparison of field crop systems in a Mediterranean climate. *Field Crops Research* 86: 267-277.
- Dennis P., Aspinall R.J., Gordon I.J. (2002). Spatial distribution of upland beetles in relation to landform, vegetation and grazing management. *Basic and Applied Ecology* 3(2): 183-193.
- Dennis P., Fry G.L.A. (1992). Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40(1-4): 95-115.
- Dennis P., Wratten S.D. (1991). Field manipulation of populations of individual staphylinid species in cereals and their impact on aphid populations. *Ecological Entomology* 16(1): 17-24.
- Denno R.F., Mitter M.S., Langellotto G.A., Gratton C., Finke D.L. (2004). Interactions between a hunting spider and a web-builder: consequences of intraguild predation and cannibalism for prey suppression. *Ecological Entomology* 29(5): 566-577.
- Denys C., Tschamtké T. (2002). Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130(2): 315-324.
- Depret G., Houot S., Allard M.R., Breuil M.C., Nouaim R., Laguerre G. (2004). Long-term effects of crop management on *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* populations. *FEMS Microbiology Ecology* 51(1): 87-97.
- Derner J.D., Hart R.H. (2007). Grazing-induced modifications to peak standing crop in Northern mixed-grass prairie. *Rangeland Ecology & Management* 60(3): 270-276.
- Deruiter P.C., Vanveen J.A., Moore J.C., Brussaard L., Hunt H.W. (1993). Calculation of Nitrogen Mineralization in Soil Food Webs. *Plant and Soil* 157(2): 263-273.
- Desneux N., Decourtye A., Delpuech J.M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology* 52: 81-106.
- Desneux N., Denoyelle R., Kaiser L. (2006). A multi-step bioassay to assess the effect of the deltamethrin on the parasitic wasp *Aphidius ervi*. *Chemosphere* 65(10): 1697-1706.
- Deutsch B., Paulian M., Thierry D., Canard M. (2005). Quantifying biodiversity in ecosystems with green lacewing assemblages. *Agronomy for Sustainable Development* 25(3): 337-343.
- Devers M., Henry S., Hartmann A., Martin-Laurent F. (2005). Horizontal gene transfer of atrazine-degrading genes (*atz*) from *Agrobacterium tumefaciens* St96-4 pADP1 : Tn5 to bacteria of maize-cultivated soil. *Pest Management Science* 61(9): 870-880.
- Dewar A.M., Haylock L.A., Garner B.H., Sands R.J.N., Baker P. (2005). The environmental impact of GM herbicide-tolerant sugarbeet. *Aspects of Applied Biology* 74: 119-126.
- Di Falco S., Chavas J.P. (2006). Crop genetic diversity, farm productivity and the management of environmental risk in rainfed agriculture. *European Review of Agricultural Economics* 33(3): 289-314.
- Di Falco S., Chavas J.P., Smale M. (2007). Farmer management of production risk on degraded lands: the role of wheat variety diversity in the Tigray region, Ethiopia. *Agricultural Economics* 36(2): 147-156.
- Di Pietro J.P., Caillaud C.M., Chaubet B., Pierre J.S., Trottet M. (1998). Variation in resistance to the grain aphid, *Sitobion avenae* (Sternorhynca: Aphididae), among diploid wheat genotypes : multivariate analysis of agronomic data. *Plant Breeding* 117: 407-412.
- Díaz S., Cabido M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F.S., Tilman D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *Plos Biology* 4(8): e277.
- Díaz S., Lavorel S., De Bello F., Quétier F., Grigulis K., Robson T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684-20689.
- Díaz S., Symstad A.J., Chapin III F.S., Wardle D.A., Huenneke L.F. (2003). Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 140-146.

- Diaz S., Tilman D., Fargione J., Chapin III F.S., Dirzo R., Kitzberger T., Gemmill B., Zobel M., Vilà M., Mitchell C., Wilby A., Daily G.C., Galetti M., Laurance W.F., Pretty J., Naylor R., Power A., Harvell A., Potts S., Kremen C., Griswold T., Eardley C. (2005). Biodiversity Regulation of Ecosystem Services. In *Ecosystems and human well-being: Current state and trends*, (Assessment M.E., ed.), Island Press, Washington, D.C.: 297-329.
- Diaz-Zorita M., Perfect E., Grove J.H. (2002). Disruptive methods for assessing soil structure. *Soil & Tillage Research* 64: 3-22.
- Dicke M., Takabayashi J., Posthumus M.A., Schutte C., Krips O.E. (1998). Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Experimental & Applied Acarology* 22(6): 311-333.
- Dickie I.A. (2007). Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytologist* 174(2): 230-233.
- Didden W., Rombke J. (2001). Enchytraeids as indicator organisms for chemical stress in terrestrial ecosystems. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 50(1): 25-43.
- Diehl S., Feissel M. (2000). Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory. *American Naturalist* 155(2): 200-218.
- Dilly O., Bloem J., Vos A., Munch J.C. (2004). Bacterial diversity in agricultural soils during litter decomposition. *Applied and Environmental Microbiology* 70(1): 468-474.
- Dimitrakopoulos A.P., Schmid B. (2004). Biodiversity effects increase linearly with biotope space. *Ecology Letters* 7: 574-583.
- Dinter A. (2002). Microcosm studies on intraguild predation between female erigonid spiders and lacewing larvae and influence of single versus multiple predators on cereal aphids. *Journal of Applied Entomology* 126(5): 249-257.
- Dix N.J., Webster J. (1995). *Fungal Ecology*, 1st ed., Chapman & Hall, London, UK, 499 p.
- Dobremez L., Josien E., Camacho O., Andrieu N. (2008). La sécurisation des systèmes fourragers et la réponse aux enjeux agri-environnementaux. In *Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires* (Dedieu B., Chia, E., Moulin, C.H., Leclerc, B., Tichit, M., ed.), QUAE, Paris: 225-238.
- Dodd M., Silvertown J., McConway K., Potts J., Crawley M. (1995). Community stability : a 60-year record of trends and outbreaks in the occurrence of species in the Park Grass experiment. *Journal of Ecology* 83(2): 277-285.
- Don R. (1997). Weed seed contaminants in cereal seed, *The 1997 Brighton Crop Conference - Weeds*, Brighton (UK), British Crop Protection Council 255-262.
- Doreau M., Lee M.R.F., Ueda K., Scollan N.D. (2005). Métabolisme ruminal et digestibilité des acides gras des fourrages, 12. *Rencontres Recherches Ruminants*: 101.
- Dormaar J.F., Naeth M.A., Willms W.D., Chanasyk D.S. (1995). Effect of native prairie, crested wheatgrass (*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.) and Russian wildrye (*Elymus junceus* Fisch.) on soil chemical properties. *Journal of Range Management* 48: 258-263.
- Dormann C.F., Schweiger O., Arens P., Augenstein I., Aviron S., Bailey D., Baudry J., Billeter R., Bugter R., Bukacek R., Burel F., Cerny M., de Cock R., de Blust G., DeFilippi R., Diekötter T., Dirksen J., Durka W., Edwards P.J., Frenzel M., Hamersky R., Hendrickx F., Herzog F., Klotz S., Koolstra B., Lausch A., Le Coeur D., Liira J., Maelfait J.P., Opdam P., Roubalova M., Schermann-Legionnet A., Schermann N., Schmidt T., Smulders M.J.M., Speelmans M., Simova P., Verboom J., van Wingerden W., Zobel M. (2008). Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters* 11(3): 235-244.
- Dorrepaaal E. (2007). Are plant growth-form-based classifications useful in predicting northern ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? *Journal of Ecology* 95: 1167-1180.
- Dougherty M.C., Thevathasan N.V., Gordon A.M., Lee H., Kort J. (2007). Nitrate and E. Coli NAR analysis in tile drain effluent from a mixed tree intercrop and monocrop system, *When Trees and Crops Get Together. Proceedings of the 10th North American Agroforestry Conference*, Québec City, Canada, Campeau A.O.a.S., ed.
- Dover J., Sparks T., Clarke S., Gobbett K., Glossop S. (2000). Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 80(3): 227-242.
- Dover J.W. (1997). Conservation headlands: effects on butterfly distribution and behaviour. *Agriculture Ecosystems & Environment* 63(1): 31-49.
- Downie J.A. (2007). Rhizobia. In *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons, Ltd: 1-8.
- Dramstad W., Fry G. (1995). Foraging Activity of Bumblebees (*Bombus*) in Relation to Flower Resources on Arable Land. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 53(2): 123-135.
- Drew E.A., Murray R.S., Smith S.E., Jakobsen I. (2003). Beyond the rhizosphere: growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sands of varying pore size. *Plant and Soil* 251: 105-114.
- Drissner D., Blum H., Tschirko D., Kandeler E. (2007). Nine years of enriched CO₂ changes the function and structural diversity of soil microorganisms in a grassland. *European Journal of Soil Science* 58(1): 260-269.
- Duchemin M. (2007). Réduction de la pollution diffuse d'origine agricole à l'aide de bandes enherbées et arborées, *When Trees and Crops Get Together. Proceedings of the 10th North American Agroforestry Conference*, Québec City, Canada, Campeau A.O.a.S., ed.
- Duda J.J., Freeman D.C., Emlen J.M., Belnap J., Kitchen S.G., Zak J.C., Sobek E., Tracy M., Montante J. (2003). Differences in native soil ecology associated with invasion of the exotic annual chenopod, *Halogeton glomeratus*. *Biology and Fertility of Soils* 38(2): 72.
- Duelli P., Obrist M.K. (1998). In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation* 7: 297-309.
- Duffield S. (1991). Does the size of area you spray with insecticides influence the extent of side-effects on invertebrate populations? *Game Conservancy Review* 22: 64-65.
- Duffield S.J., Bryson R.J., Young J.E.B., Sylvester-Bradley R., Scott R.K. (1997). The influence of nitrogen fertiliser on the population development of the cereal aphids *Sitobion avenae* (F.) and *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) on field grown winter wheat. *Annals of Applied Biology* 130(1): 13-26.
- Duijff B.J., Recorbet G., Bakker P.A.H.M., Loper J.E., Lemanceau P. (1999). Microbial antagonism at the root level is involved in the suppression of *Fusarium* wilt by the combination of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 and *Pseudomonas putida* WCS358. *Phytopathology* 89(11): 1073-1079.
- Dukes J.S., Mooney H.A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14(4): 135-139.

- Dukes J.S., Mooney H.A. (2004). Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species, *How landscapes change: human disturbances and ecosystem disruptions in the Americas*, Revista Chilena de Historia Natural, 77, Bradshaw G.A. et al., eds., Springer-Verlag: 411-437.
- Duncan A.J., Ginane C., Gordon I.J., Orskov E.R. (2003). Why do herbivores select mixed diets? , 6. *International Symposium on the nutrition of herbivores* ; , Mexico, 2003/10/19-24: 225-228.
- Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.
- Dupraz C. (2005). Entre agronomie et écologie: vers la gestion d'écosystèmes cultivés. *Cahier d'étude DEMETER 2006*: 73-89.
- Dupraz C., Burgess P., Gavaland A., Graves A., Herzog F., Incoll L.D., Jackson N., Keesman K., Lawson G., Lecomte I., Liagre F., Mantzanas K., Mayus M., Moreno G., Palma J., Papanastasis V., Paris P., Pilbeam D.J., Reisner Y., Van Noordwijk M., Vincent G., Werf Van der W. (2005). Rapport final, Silvoarable Agroforestry For Europe (SAFE), European Research contract QLK5-CT-2001-00560. 254 p.
- Dupraz C., Liagre F. (2007). Innover en associant arbres et cultures: les atouts de l'agroforesterie moderne. *Forêt entreprise* 175: 56-60.
- Dupraz C., Liagre F. (2008). Agroforesterie, des arbres et des cultures, (Agricole E.F., ed.), 416.
- Durand D., Scislawski, V., Gruffat D., Chilliard Y., Bauchart D. (2005). High-fat rations and lipid peroxidation in ruminants: Consequences on the health of animals and quality of their products. In *Indicators of Milk and Beef Quality*, (Hocquette J.F., Gigli S., eds.), Wageningen Academic, Wageningen, The Netherlands: 137-150.
- Duru M., Cruz P., Magda D. (2008). La conduite des couverts prairiaux, source de flexibilité. In *Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires*, (Dedieu B. et al., eds.), Editions Quae, Paris: 57-71.
- Duru M., Gibon A. (1988). Prévoir la valeur nutritive des foin et des regains dans les Pyrénées centrales. I - Principaux facteur de variation de la composition chimique. *Fourrages* 114: 143-165.
- Duru M., Tallowin J., Cruz P. (2005). Functional diversity in low-input grassland farming systems: characterisation, effect and management, *Integrated efficient grassland farming and biodiversity*, Tartu, Estonia, Grassland Science in Europe, 10, Lillak R. et al., eds., European Grassland Federation: 199-210.
- Duso C., Malagnini V., Paganelli A., Aldegheri L., Bottini M., Otto S. (2004). Pollen availability and abundance of predatory phytoseiid mites on natural and secondary hedgerows. *Biocontrol* 49(4): 397-415.
- Duso C., Pasini M., Pellegrini M. (2003). Distribution of the predatory mite *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) on different apple cultivars. *Biocontrol Science and Technology* 13(7): 671-681.
- Duthil J. (1973). *Eléments d'Ecologie et d'Agronomie*. Tome III. Exploitation et amélioration du milieu, Ed. Baillière, 656 p.
- Dyer L.A., Stireman J.O. (2003). Community-wide trophic cascades and other indirect interactions in an agricultural community. *Basic and Applied Ecology* 4(5): 423-432.
- Eastman J.L., Coughenour M.B., Pielke Sr. R.A. (2001). Does grazing affect regional climate? *Journal of Hydrometeorology* 2: 243-253.
- Edwards C.A., Brust G.E., Stinner B.R., McCartney D.A. (1992). Work in the United States on the use of cropping patterns to promote natural enemies of pests. *Aspects of Applied Biology* 31: 139-148.
- Ehler L.E. (1998). Invasion biology and biological control. *Biological Control* 13(2): 127-133.
- Ehlers B.K., Thompson J.D. (2004). Do co-occurring plant species adapt to one another ? The response of *Bromus erectus* to the presence of different *Thymus vulgaris* chemotypes. *Oecologia* 141: 511-518.
- Ehrenfeld J.G. (2003). Effects of exotic plants on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6: 503-523.
- Ehrenfeld J.G., Ravit B., Elgersma K. (2005). Feedbacks in the plant-soil system. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30(1): 75-115.
- Eichhorn M., Paris P., Herzog F., Incoll L., Liagre F., Mantzanas K., Mayus M., Moreno G., Papanastasis V., Pilbeam D., Pisanelli A., Dupraz C. (2006). Silvoarable Systems in Europe : Past, Present and Future Prospects. *Agroforestry Systems* 67: 29-50.
- Ekesi S., Shah P.A., Clark S.J., Pell J.K. (2005). Conservation biological control with the fungal pathogen *Pandora neoaphidis*: implications of aphid species, host plant and predator foraging. *Agricultural and Forest Entomology* 7(1): 21-30.
- Elands B.H.M., Wiersum F.K. (2000). Forestry and rural development in Europe: an exploration of socio-political discourses. *Forest Policy and Economics* 3: 5-16.
- Elliott N.C., Kieckhefer R.W., Lee J.H., French B.W. (1999). Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology* 14(3): 239-252.
- Elmstrom K.M., Andow D.A., Barclay W.W. (1988). Flea-beetle movement in a broccoli monoculture and diculture. *Environmental Entomology* 17: 299-305.
- Elton C.S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, Methuen, London, 1996 p.
- Elzinga J.A., van Nouhuys S., van Leeuwen D.J., Biere A. (2007). Distribution and colonization ability of three parasitoids and their herbivorous host in a fragmented landscape. *Basic and Applied Ecology* 8: 75-88.
- English-Loeb G., Norton A.P., Walker M.A. (2002). Behavioral and population consequences of acarodomatia in grapes on phytoseiid mites (Mesostigmata) and implications for plant breeding. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104(2/3): 307-319.
- Entwistle J.C., Dixon A.F.G. (1989). The effect of augmenting grain aphid (*Sitobion avenae*) numbers in a field of winter wheat in spring on the aphid's abundance in summer and its relevance to the forecasting of outbreaks. *Annals of Applied Biology* 114(3): 397-408.
- Eriksson O., Wikström S., Eriksson A., Lindborg R. (2006). Species-rich Scandinavian grasslands are inherently open to invasion. *Biological Invasions* 8(2): 355-363.
- Ester A., van Rozen K. (2002). Earthworms (Aporrectodea spp.; Lumbricidae) cause soil structure problems in young Dutch polders. *European Journal of Soil Biology* 38(2): 181-185.
- Estes J.R., Amos B.B., Sullivan J.R. (1983). Pollination from two perspectives: the agricultural and biological sciences, *Handbook of experimental pollination biology*, (Jones C.E.L.R.J., ed.), 536-554.
- Eviner V.T., Chapin F.S.I. (2003). Biogeochemical interactions and biodiversity. In *Global change and human impacts*, (Melillo J.M. et al., eds.), Island Press, Washington: 151-173.
- Eviner V.T., Chapin F.S.I. (2005). Selective gopher disturbance influences plant species effects on nitrogen cycling. *Oikos* 109: 154-166.

- Eviner V.T., Chapin III F.S. (2003). Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 455-485.
- Faber J.H., Verhoef H.A. (1991). Functional differences between closely-related soil arthropods with respect to decomposition processes in the presence or absence of pine tree roots. *Soil Biology & Biochemistry* 23(1): 15-23.
- Faegri K., van der Pijl L. (1979). The principles of pollination ecology, Pergamon, Oxford.
- Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fang M., Motavalli P.P., Kremer R.J., Nelson K.A. (2007). Assessing changes in soil microbial communities and carbon mineralization in Bt and non-Bt corn residue-amended soils. *Applied Soil Ecology* 37(1-2): 150-160.
- 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 (U.S.A.)* 100: 8916-8920.
- Farruggia A., Martin B., Baumont S., Prache S., Doreau M., Hoste H., Durand D. (2008). Quels intérêts de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux ? *INRA Productions Animales* 21(2): 181-200.
- Feldman T.S., Morris W.F., Wilson W.G. (2004). When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105(1): 197-207.
- Ferguson S.H., Joly D.O. (2002). Dynamics of springtail and mite populations: the role of density dependence, predation, and weather. *Ecological Entomology* 27(5): 565-573.
- Ferron P., Deguine J.P. (2005). Crop protection, biological control, habitat management and integrated farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 25(1): 17-24.
- Filhol X., Baillet X. (1864). Expériences faites sur des lapins et sur des chiens avec le grain de *Lolium temulentum*. *Journal de Chimie Médicale de Pharmacie et de Toxicologie* VII(4): 395-397.
- Finch S., Collier R.H. (2000). Host-plant selection by insects – a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96: 91-102.
- Finch S., Collier R.M. (2003). Insects can see clearly now the weeds have gone. *Biologist* 50(3): 132-135.
- Finckh M.R., Mundt C.C. (1992). Stripe Rust, Yield, and Plant Competition in Wheat Cultivar Mixtures. *Phytopathology* 82(9): 905-913.
- Finckh M.R., Wolfe M.S. (1998). Diversification strategies. In *The Epidemiology of Plant Diseases*, (Jones D.G., ed.), Chapman and Hall, London: 231-259.
- Finke D.L., Denno R.F. (2002). Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83(3): 643-652.
- Finke D.L., Denno R.F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia* 149(2): 265-275.
- Finkes L.K., Cady A.B., Mulroy J.C., Clay K., Rudgers J.A. (2006). Plant-fungus mutualism affects spider composition in successional fields. *Ecology Letters* 9(3): 347-356.
- Fischer D.G., Hart S.C., Whitham T.G., Martinsen G.D., Keim P. (2004). Ecosystem implications of genetic variation in water-use of a dominant riparian tree. *Oecologia* 139: 288-297.
- Fitter A.H., Gilligan C.A., Hollingworth K., Kleczkowski A., Twyman R.M., Pitchford J.W. (2005). Biodiversity and ecosystem function in soil. *Functional Ecology* 19(3): 369-377.
- Fitzgerald J.D., Solomon M.G. (2004). Can flowering plants enhance numbers of beneficial arthropods in UK apple and pear orchards? *Biocontrol Science and Technology* 14(3): 291-300.
- Flexner J.L., Westigard P.H., Gonzalves P., Hilton R. (1991). The Effect of Groundcover and Herbicide Treatment on 2 Spotted Spider-Mite Density and Dispersal in Southern Oregon Pear Orchards. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 60(2): 111-123.
- Floate K.D., Wardhaugh K.G., Boxall A.B.A., Sherratt T.N. (2005). Fecal residues of veterinary parasiticides: Nontarget effects in the pasture environment. *Annual Review of Entomology* 50: 153-179.
- Flores J. (1997). Mediterranean vs. northern European meat products. Processing technologies and main differences. *Food Chemistry* 59(4): 505-510.
- Fontaine C., Collin C.L., Dajoz I. (2008). Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Journal of Ecology* 96(5): 1002-1010.
- Fontaine C., Dajoz I., Meriguet J., Loreau M. (2006). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Plos Biology* 4(1): 129-135.
- Forman R.T.T., Baudry J. (1984). Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management* 8(6): 495-510.
- Fornara D.A., Tilman D. (2008). Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology* 96(2): 314-322.
- Fortuna M.A., Bascompte J. (2006). Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9(3): 281-286.
- Fortunel C., Garnier E., Joffre R., Kazakou E., Quested H., Grigulis K., Lavorel S., VISTA consortium (in press). Plant functional traits capture the effects of land use change and climate on litter decomposability of herbaceous communities in Europe and Israel. *Ecology*.
- Forup M.L., Memmott J. (2005). The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. *Ecological Entomology* 30(1): 47-57.
- Foster B.L., Smith V.H., Dickson T.L., Hildebrand T. (2002). Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationship to diversity and extrinsic factors. *Oikos* 99: 300-307.
- Fournier E., Loreau M. (1999). Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography* 22(1): 87-97.
- Fox J.W. (2005). Interpreting the 'selection effect' of biodiversity on ecosystem function *Ecology Letters* 8: 846-856.
- Fox T.B., Landis D.A., Cardoso F.F., Difonzo C.D. (2004). Predators suppress Aphis glycines Matsumura population growth in soybean. *Environmental Entomology* 33(3): 608-618.
- Fragoso C., Kanyonyo J., Moreno A., Senapati B.K., Blanchart E., Rodriguez C. (1999). A survey of tropical earthworms: taxonomy, biogeography and environmental plasticity. In *Earthworm management in tropical agroecosystems*, (Lavelle P. et al., eds.), CAB International: 27-55.

- Fraisse D., Carnat A., Viala D., Pradel P., Besle J.M., Coulon J.B., Felgines C., Lemaire J.L. (2007). Polyphenolic composition of a permanent pasture: Variations related to the period of harvesting. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 87(13): 2427-2435.
- Frank D.A., Evans R.D. (1997). Effects of Native Grazers on Grassland N Cycling in Yellowstone National Park *Ecology* 78: 2238-2248.
- Frank D.A., Groffman P.M. (1998). Ungulate vs. Landscape Control of Soil C and N Processes in Grasslands of Yellowstone National Park *Ecology* 79: 2229-2241.
- Frank D.A., McNaughton S.W. (1991). Stability Increases with Diversity in Plant Communities: Empirical Evidence from the 1988 Yellowstone Drought *Oikos* 62: 360-362.
- Frank J., Volkmar W. (2006). *Episyrphus balteatus*: an example of pollination efficiency in hover flies, 91. *Annual Meeting ESA*, Memphis, Tennessee, August 2006, Ecological Society of America
- Frank S.D., Wratten S.D., Sandhu H.S., Shrewsbury P.M. (2007). Video analysis to determine how habitat strata affects predator diversity and predation of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in a vineyard. *Biological Control* 41(2): 230-236.
- Frank T., Kehrli P., Germann C. (2007). Density and nutritional condition of carabid beetles in wildflower areas of different age. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120(2-4): 377-383.
- Frank T., Nentwig W. (1995). Ground dwelling spiders (Araneae) in sown weed strips and adjacent fields. *Acta Oecologica* 16(2): 179-193.
- Frankel E.N. (2007). Antioxidants in food and biology, facts and fiction, The Oily Press, Bridgwater, England, 254 p.
- Frantzen J., Rossi, F. (2002). Integration of biological control of common groundsel (*Senecio vulgaris*) and chemical control. *Weed Science* 50: 787-793.
- Free (1993). Insect pollination of crops, 2nd ed., Academic Press, London UK, 684.
- Free J.B. (1993). Insect pollination of crops, 2 ed., Academic Press, London UK, 768 p.
- Fridley J.D. (2001). The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where and why? *Oikos* 93: 514-526.
- Fridley J.D. (2002). Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia* 132: 271-277.
- Fridley J.D. (2003). Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology* 91: 396-406.
- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.F. (2004). Null models of ecological invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness. *Ecology* 85: 3215-3222.
- Fridley J.D., Grime J.P., Bilton M. (2007). Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. *Journal of Ecology* 95: 908-915.
- Fried G., Chauvel B., Reboud X. (in press). A functional analysis of large scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000. *Journal of Vegetation Science*.
- Frouws J. (1998). The contested redefinition of the countryside. An analysis of rural discourses in the Netherlands. *Sociologia Ruralis* 38(1): 54-68.
- Fujiyoshi P.T., Gliessman S.R., Langenheim J.H. (2007). Factors in the suppression of weeds by squash interplanted in corn. *Weed Biology and Management* 7(2): 105-114.
- Funderburk J.E., Rhoads F.M., Teare I.D. (1994). Modifying Soil Nutrient Level Affects Soybean Insect Predators. *Agronomy Journal* 86(3): 581-585.
- Furlong M.J., Shi Z., Liu S., Zalucki M.P. (2004). Evaluation of the impact of natural enemies on *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae) populations on commercial Brassica farms. *Agricultural and Forest Entomology* 6(4): 311-322.
- Fye R.E. (1983). Cover Crop Manipulation for Building Pear Psylla (Homoptera, Psyllidae) Predator Populations in Pear Orchards. *Journal of Economic Entomology* 76(2): 306-310.
- Gadom S., Terzo M., Rasmont P. (2007). Jachères apicoles et jachères fleuries : la biodiversité au menu de quelles abeilles ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 54: 57-63.
- Galloni M., Podda L., Vivarelli D., Quaranta M., Cristofolini G. (2008). Visitor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. *Flora* 203: 94-102.
- Gamfeldt L., Hillebrand H., Jonsson P.R. (2008). Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223-1231.
- Gange A.C., Brown V.K., Farmer L.M. (1990). A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist* 115(1): 85-91.
- Gange A.C., Llewellyn M. (1989). Factors affecting orchard colonisation by the black-kneed capsid (*Blepharidopterus angulatus* (Hemiptera: Miridae)) from alder windbreaks. *Annals of Applied Biology* 114(2): 221-230.
- Gange A.C., Smith A.K. (2005). Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects *Ecological Entomology* 30(5): 600-606.
- Gao L.L., Horbury R., Nair R.M., Singh K.B., Edwards O.R. (2007). Characterization of resistance to multiple aphid species (Hemiptera: Aphididae) in *Medicago truncatula*. *Bulletin of entomological research* 97(1): 41-48.
- Gao M., Liu H., Qin G., Qiao Y., Wang Z. (2000). Influence of mulching in apple orchard on the azotobacter contents in soil. *Journal of fruit science* 17(3): 185-187.
- Garbeva P., van Elsas J.D., van Veen J.A. (2007). Rhizosphere microbial community and its response to plant species and soil history. *Plant and Soil* 302(1-2): 19-32.
- Garbeva P., van Veen J.A., van Elsas J.D. (2004). Assessment of the diversity, and antagonism towards *Rhizoctonia solani* AG3, of *Pseudomonas* species in soil from different agricultural regimes. *FEMS Microbiology Ecology* 47(1): 51-64.
- Gardiner M.M., Landis D.A. (2007). Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biological Control* 40(3): 386-395.
- Gardner R., Milne B.T., Turner M.G., O'Neill R.V. (1987). Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology* 1(1): 19-28.
- Gardner R.H., Romme W.H., Turner M.G. (1999). Predicting forest fire effects at landscape scales. In *Spatial modelling of forest landscapes: Approaches and applications*, (Mladenoff D.J., Baker W.L., eds.), Cambridge University Press, Cambridge: 163-185.

- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Garrett K.A., Nelson R.J., Mundt C.C., Chacón G., Jaramillo R.E., Forbes G.A. (2001). The effects of host diversity and other management components on epidemics of potato late blight in the humid highland tropics. *Phytopathology* 91(10): 993-1000.
- Gartner T.B., Cardon Z.G. (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.
- Garvin M.H., Martinez F., Jesus J.B., Gutierrez M., Ruiz P., Cosin D.J.D. (2001). Effect of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta; Hormogastridae) on the stability of soil aggregates. *European Journal of Soil Biology* 37(4): 273-276.
- Gastine A., Scherer-Lorenzen M., Leadley P.W. (2003). No consistent effects of plant diversity on root biomass, soil biota and soil abiotic conditions in temperate grassland communities. *Applied Soil Ecology* 24(1): 101-111.
- Gavaland A., Burnel L. (2005). Croissance et biomasse aérienne de noyers noirs en parcelle agroforestière à Les Eduts (Charente-Maritime). *Revue des Chambres d'Agriculture, Dossier "agroforesterie: produire autrement"* 945: 20-22.
- Geiger F., Bianchi F., Wackers F.L. (2005). Winter ecology of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hom., Aphididae) and its parasitoid *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hym., Braconidae : Aphidiidae). *Journal of Applied Entomology* 129(9-10): 563-566.
- Gelsomino A., Badalucco L., Ambrosoli R., Crecchio C., Puglisi E., Meli S.M. (2006). Changes in chemical and biological soil properties as induced by anthropogenic disturbance: A case study of an agricultural soil under recurrent flooding by wastewaters. *Soil Biology & Biochemistry* 38(8): 2069-2080.
- Gem-Oniflor (2005). Audit de la filière miel - réactualisation des données économiques issues de l'audit 1997 121.
- Genersch E., Yue C., Fries I., de Miranda J.R. (2006). Detection of deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. *J. Invert. Pathol.* 91: 61-63.
- Geoffrion R. (2000). Les plantes toxiques dans les cultures : A redouter dans des parcelles non ou mal désherbées. *Phytoma, la défense des végétaux* 532: 8-11.
- Gerowitt B., Isselstein J., Marggraf R. (2003). Rewards for ecological goods—requirements and perspectives for agricultural land use. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1-3): 541-547.
- Ghazoul J. (2006). Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94(2): 295-304.
- Ghiloufi M., Saulas P., Picard D. (2001). Towards cropping systems with permanent ground cover and zero tillage in open field cropping systems in France, 1. *World Congress on Conservation Agriculture*, Madrid, 2001/10/01-05.
- Ghiorbani R., Seel, W., Litterick, A., Leifert, C. (2000). Evaluation of *Alternaria alternata* for biological control of *Amaranthus retroflexus*. *Weed Science* 48: 474-480.
- Ghosheh H.Z. (2005). Constraints in implementing biological weed control: a review. *Weed Biology and Management* 5: 83-92.
- Gianoli E., Ramos I., Alfaro-Tapia A., Valdez Y., Echegaray E.R., Yabar E. (2006). Benefits of a maize-bean-weeds mixed cropping system in Urubamba Valley, Peruvian Andes. *International Journal of Pest Management* 52(4): 283-289.
- Gibot-Leclerc S., Brault, M., Pinochet, X., Sallé, G. (2003). Rôle potentiel des plantes adventices du colza d'hiver dans l'extension de l'orobanche rameuse en Poitou-Charentes. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Biologies* 326: 645-658.
- Gibson R.H., Nelson I.L., Hopkins G.W., Hamlett B.J., Memmott J. (2006). Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. *Journal of Applied Ecology* 43(2): 246-257.
- Giller K.E., Beare M.H., Lavelle P., Izac A.M.N., Swift M.J. (1997). Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Applied Soil Ecology* 6(1): 3-16.
- Giller K.E., Day J.M. (1985). Nitrogen fixation in the rhizosphere: significance in natural and agricultural systems. In *Ecological interactions in soil*, (Fitter A.H. et al., eds.), Blackwell, Oxford, UK: 127-147.
- Gillespie D.R., Quiring D.J.M. (1992). Competition between *Orius tristicolor* (White) (Hemiptera: Anthracoridae) and *Amblyseius cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae) feeding on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Canadian Entomologist* 124(6): 1123-1128.
- Ginane C., Baumont R., Lassalas J., Petit M. (2002). Feeding behaviour and intake of heifers fed on hays of various quality, offered alone or in a choice situation. *Animal Research* 51: 177-188.
- Girard N., Bellon S., Hubert B., Lardon S., Moulin C.H., Osty P.L. (2001). Categorising combinations of farmers' land use practices: an approach based on examples of sheep farms in the south of France. *Agronomie* 21(5): 435-459.
- Girma H., Rao M.R., Sithanatham S. (2000). Insect pests and beneficial arthropod populations under different hedgerow intercropping systems in semiarid Kenya. *Agroforestry Systems* 50(3): 279-292.
- Gladine C., Rock E., Morand C., Bauchart D., Durand D. (2007). Bioavailability and antioxidant capacity of plant extracts rich in polyphenols, given as a single acute dose, in sheep made highly susceptible to lipoperoxidation. *British Journal of Nutrition* 98(4): 691-701.
- Gladis T. (1997). Bees versus flies? - Rearing methods and effectiveness of pollinators in crop germplasm regeneration, *Acta Horticulturae*, 437: 235-238.
- Glasser F., Schmidely P., Sauvant D., Doreau M. (2008). Digestion of fatty acids in ruminants: a meta-analysis of flows and variation factors: 2. C18 fatty acids. *Animal* 2: 691-704.
- Gobat J.M., Aragno M., Matthey W. (1998). Le sol vivant : base de pédologie, biologie des sols, 2ème ed., Collection Gérer l'Environnement, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne, 519 p.
- Goh K.M., Ridgen G.E., Daly M.J. (1995). Understorey biomass production and biological nitrogen fixation in an organic apple orchard in Canterbury. *Communications in soil science and plant analysis* 26(19-20): 3261-3273.
- Gomez-Limon J., Fernandez J.V.D.L. (1999). Changes in use and landscape preferences on the agricultural-livestock landscapes of the central Iberian Peninsula (Madrid, Spain). *Landscape and Urban Planning* 44(4): 165-175.
- Gordon P.L., McEwen F.L. (1984). Insecticide-stimulated reproduction of *Myzus persicae*, the green peach aphid (Homoptera: Aphididae). *Canadian Entomologist* 116(5): 783-784.
- Gormsen D., Olsson P.A., Hedlund K. (2004). The influence of collembolans and earthworms on AM fungal mycelium. *Applied Soil Ecology* 27(3): 211-220.
- Goulson D. (2003). Bumblebees : their behaviour and ecology, Oxford University Press, 235 p.

- Goulson D., Hughes W.O.H., Derwent L.C., Stout J.C. (2002). Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia* 130(2): 267-273.
- Gowling G.R., Emden H.F.v. (1994). Falling aphids enhance impact of biological control by parasitoids on partially aphid-resistant plant varieties. *Annals of Applied Biology* 125(2): 233-242.
- Graham J.H. (2000). Assessing cost of arbuscular mycorrhizal symbiosis in agroecosystems. In *Current advances in mycorrhizal research*, (Podila G.K., Douds Jr D.D., eds.), 105, APS Press, St Paul NM: 127-140.
- Grant W.B. (1998). Milk and other dietary influences on coronary heart disease. *Alternative medicine review* 3(4): 281-294.
- Grasswitz T.R., Burts E.C. (1995). Effect of native natural enemies on the population dynamics of the grape mealybug, *Pseudococcus maritimus* (Hom.: Pseudococcidae), in apple and pear orchards. *Entomophaga* 40(1): 105-117.
- Graulet B., Chauveau-Duriot B., Nozière P., Doreau M. (2006). Teneur et composition en caroténoïdes des contenus digestifs et du plasma chez la vache au pâturage, 13. *Rencontres Recherches Ruminants*: 193.
- Grayston S.J., Campbell C.D., Bardgett R.D., Mawdsley J.L., Clegg C.D., Ritz K., Griffiths B.S., Rodwell J.S., Edwards S.J., Davies W.J., Elston D.J., Millard P. (2004). Assessing shifts in microbial community structure across a range of grasslands of differing management intensity using CLPP, PLFA and community DNA techniques. *Applied Soil Ecology* 25(1): 63-84.
- Green J.L., Holmes A.J., Westoby M., Oliver I., Briscoe D., Dangerfield M., Gillings M., Beattie A.J. (2004). Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. *Nature* 432(7018): 747-750.
- Greenleaf S., Kremen C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation* 133(1): 81-87.
- Greenleaf S.S., Kremen C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 13890-13895.
- Grekul C., W, Bork, E.W, (2004). Herbage yield losses in perennial pasture due to Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Weed Technology* 18: 784-794.
- Griffiths B.S., Bonkowski M., Roy J., Ritz K. (2001). Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology* 16(1): 49-61.
- Griffiths B.S., Ritz K., Bardgett R.D., Cook R., Christensen S., Ekelund F., Sørensen S.J., Baath E., Bloem J., de Ruiter P.C., J. D., Nicolardot B. (2000). Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity-ecosystem function relationship. *Oikos* 90(2): 279-294.
- Griffiths B.S., Ritz K., Wheatley R., Kuan H.L., Boag B., Christensen S., Ekelund F., Sørensen S.J., Muller S., Bloem J. (2001). An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry* 33(12-13): 1713-1722.
- Griffiths G.J.K., Winder L., Holland J.M., Thomas C.F.G., Williams E. (2007). The representation and functional composition of carabid and staphylinid beetles in different field boundary types at a farm-scale. *Biological Conservation* 135(1): 145-152.
- Grigulis K., Lavorel S., Davies I.D., Dossantos A., Lloret F., Vilà M. (2005). Landscape-scale positive feedbacks between fire and expansion of the large tussock grass, *Ampelodesmos mauritanica*, in Catalan shrublands. *Global Change Biology* 11: 1042-1053.
- Griinari J.M., Corl B.A., Lacy S.H., Chouinard P.Y., Nurmela K.V.V., Bauman D.E. (2000). Conjugated linoleic acid is synthesized endogenously in lactating dairy cows by D9- desaturase. *Journal of nutrition* 130: 2285-2291.
- Grime J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-906.
- Grime J.P. (2000). Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK, 456 p.
- Grime J.P. (2002). Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science* 13: 457-460.
- Grime J.P., Mackey J.M.L., Hiller S.H., Read D.J. (1987). Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.
- Gross K.L., Mittelbach G.G., Reynolds H.L. (2005). Grassland invasibility and diversity: responses to nutrients, seed input, and disturbance. *Ecology* 86: 476-486.
- Gross N., Robson T.M., Lavorel S., Albert C., Le Bagousse-Pinguet Y., Guillemin R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist* 180(3): 652-662.
- Grosskopf G. (2005). Biology and life history of *Cheilosia urbana* (Meigen) and *Cheilosia psilophthalma* (Becker), two sympatric hoverflies approved for the biological control of hawkweeds (*Hieracium* spp.) in New Zealand. *Biological Control* 35(2): 142-154.
- Grundmann G.L., Debouzie D. (2000). Geostatistical analysis of the distribution of NH₄ and NO₂ oxidizing bacteria and serotypes at the millimetric scale along a soil transect. *FEMS Microbiology Ecology* 1170: 1-6.
- Gruner D.S. (2005). Biotic resistance to an invasive spider conferred by generalist insectivorous birds on Hawai'i Island. *Biological Invasions* 7(3): 541-546.
- Grüter D., Schmid B., Brandl H. (2006). Influence of plant diversity and elevated atmospheric carbon dioxide levels on belowground bacterial diversity. *BMC Microbiology* 6: 68.
- Gu D., Wright D.J., Waage J.K. (1995). Influence of sublethal effects of insecticides on the population dynamics of *Plutella xylostella* and its parasitoid *Diadegma eucrotophaga* in the field. *Entomologia Sinica* 2(1): 77-82.
- Guérin G., Pimlin A., Léger F. (1994). Stratégie d'alimentation. Méthodologie d'analyse et de diagnostic de l'utilisation et de la gestion des surfaces fourragères et pastorales, (Lignes C., ed.), Institut d'Elevage, 36 p.
- Guichard H., Leconte D., Picoche B., Pages J., Simon J.C. (2006). Influence de la composition floristique des prairies permanentes normandes sur les caractéristiques des laits crus dérivés. *Fourrages* 188: 457-475.
- Gurr G.M., van Emden H.F., Wratten S.D. (1998). Habitat manipulation and natural enemy efficiency: implications for the control of pests. In *Conservation Biological Control*, (Barbosa P., ed.), Academic Press, San Diego London Boston New York Sydney Tokyo Toronto: 155-183.
- Gurr G.M., Wratten S.D., Altieri M.A. (2004). Ecological engineering for pest management - Advances in habitat manipulation for arthropods, CSIRO Publishing - CABI Publishing, Collingwood - Oxon, 232 p.
- Gurr G.M., Wratten S.D., Barbosa P. (2000). Success in Conservation Biological Control of arthropods. In *Biological Control: Measures of success*, (Gurr G.M., Wratten S.D., eds.), Kluwer Academic Pub.: 105-132.

- Gurr G.M., Wratten S.D., Luna J.M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4(2): 107-116.
- Güsewell S., Zuberbühler N., Clerc C. (2005). Distribution and functional traits of *Solidago gigantea* in a Swiss lakeshore wetland. *Botanica Helvetica* 115: 63-75.
- Gutierrez J.R., Meserve P.L., Herrera S., Contreras L.C., Jaksic F.M. (1997). Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semi-arid zone. *Oecologia* 109(3): 398-406.
- Hacker S.D., Bertness M.D. (1995). A herbivore paradox: why salt marsh aphids live on poor-quality plants. *American Naturalist* 145(2): 192-210.
- Haddad N.M., Tilman D., Haarstad J., Ritchie M.E., Knops J.M.H. (2001). Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *American Naturalist* 158(1): 17-35.
- Hagn A., Pritsch K., Schloter M., Munch J.C. (2003). Fungal diversity in agricultural soil under different farming management systems, with special reference to biocontrol strains of *Trichoderma* spp. *Biology and Fertility of Soils* 38(4): 236-244.
- Halaj J., Wise D.H. (2001). Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle? *American Naturalist* 157(3): 262-281.
- Halley J.M., Thomas C.F.G., Jepson P.C. (1996). A model for the spatial dynamics of linyphiid spiders in farmland. *Journal of Applied Ecology* 33(3): 471-492.
- Halliwell B. (1990). How to characterize a biological antioxidant. *Free Radic Res Commun* 9(1): 1-32.
- Hance T. (1986). Experiments on the population control of *Aphis fabae* by different densities of Carabidae (Coleoptera: Carabidae). *Annales de la Societe Royale Zoologique de Belgique* 116(1): 15-24.
- Häni F. (1990). Farming systems research at Ipsach, Switzerland - The "Third Way" Project. *Recherche agronomique en Suisse* 29(4): 257-271.
- Häni F.J., Boller E.F., Keller S. (1998). Natural regulation at the farm level. In Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests, (Pickett C.H., Bugg R.L., eds.), University of California Press, Berkeley - Los Angeles - London: 161-210.
- Hanley M.E. (2004). Seedling herbivory and the influence of plant species richness in seedling neighbourhoods. *Plant Ecology* 170: 35-41.
- Hanley M.E., Goulson D. (2003). Introduced weeds pollinated by introduced bees: cause or effect? *Weed Biology and Management* 3(4): 204-212.
- Hanna R., Zalom F.G., Roltsch W.J. (2003). Relative impact of spider predation and cover crop on population dynamics of *Erythroneura variabilis* in a raisin grape vineyard. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 107(3): 177-191.
- Hardeman F., Sjoling S. (2007). Metagenomic approach for the isolation of a novel low-temperature-active lipase from uncultured bacteria of marine sediment. *FEMS Microbiology Ecology* 59(2): 524-534.
- Hargrove W.L. (1986). Winter legumes as a nitrogen source for No-Till grain sorghum. *Agronomy Journal* 78(1): 70-74.
- Harmon J.P., Hladilek E.E., Hinton J.L., Stodola T.J., Andow D.A. (2003). Herbivore response to vegetational diversity: spatial interaction of resources and natural enemies. *Population Ecology* 45(2): 75-81.
- Harrison S.K., Regnier E.E., Schmoll J.T. (2003). Postdispersal predation of giant ragweed (*Ambrosia trifida*) seed in no-tillage corn. *Weed Science* 51(6): 955-964.
- Hart M.M., Reader R.J. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy in arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153: 335-344.
- Hartmann A., Giraud J.J., Catroux G. (1998). Genotypic diversity of *Sinorhizobium* (formerly *Rhizobium*) meliloti strains isolated directly from a soil and from nodules of alfalfa (*Medicago sativa*) grown in the same soil. *FEMS Microbiology Ecology* 25(2): 107-116.
- Hartmann A., Rothballer M., Schmid M. (2008). Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil* 312(1-2): 7-14.
- Hartnett D.C., Wilson G.W.T. (1999). Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80(4): 1187-1195.
- Hartwig N.L., Ammon H.U. (2002). Cover crops and living mulches. *Weed Science* 50(6): 688-699.
- Harwood J.D., Obyrick J.J. (2005). Web-construction behavior of linyphiid spiders (Araneae, Linyphiidae): Competition and co-existence within a generalist predator guild. *Journal of Insect Behavior* 18(5): 593-607.
- Hasken K.H., Poehling H.M. (1995). Effects of different intensities of fertilisers and pesticides on aphids and aphid predators in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52(1): 45-50.
- Hassall M., Hawthorne A., Maudsley M., White P., Cardwell C. (1992). Effects of headland management on invertebrate communities in cereal fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40(1-4): 155-178.
- Hatfield J.C., Karlen D.C. (1994). Sustainable Agriculture Systems, CRC Press, 316 p.
- Hattenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 191-218.
- Hauggaard-Nielsen H., Jørgensen B., Kinane J., Jensen E.S. (2008). Grain legume-cereal intercropping: The practical application of diversity, competition and facilitation in arable and organic cropping systems. *Renewable Agriculture and Food Systems* 23: 3-12.
- Hausamann A. (1996). The effects of weed strip-management on pests and beneficial arthropods in winter wheat fields. *Journal of Plant Diseases and Protection* 103(1): 70-81.
- Hawes C., Haughton A.J., Osborne J.L., Roy D.B., Clark S.J., Perry J.N., Rothery P., Bohan D.A., Brooks D.R., Champion G.T., Dewar A.M., Heard M.S., Woiwod I.P., Daniels R.E., Young M.W., Parish A.M., Scott R.J., Firbank L.G., Squire G.R. (2003). Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the farm scale evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 358: 1899-1913.
- Hawkes C., DeAngelis K., Firestone M.K. (2006). Root interactions with microbial communities and processes. In The Rhizosphere: an ecological perspective, (Whitbeck J.L., Cardon Z.G., eds.), Academic Press, Inc, San Diego CA: 1-31.
- He J.-S., Bazzaz F.A., Schmid B. (2002). Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO₂ on experimental plant communities. *Oikos* 97: 337-348.
- He J.-S., Wolfe-Bellin K.S., Schmid B., Bazzaz F.A. (2005). Density may alter diversity-productivity relationships in experimental plant communities. *Basic and Applied Ecology* 6: 505-517.

- He X.H., Critchley C., Bledsoe C. (2003). Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences* 22: 531-567.
- Heckendorn F., Håring D.A., Maurer V., Zinsstag J., Langhans W., Hertzberg H. (2006). Effect of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) silage and hay on established populations of *Haemonchus contortus* and *Cooperia curticei* in lambs. *Veterinary Parasitology* 142(3-4): 293-300.
- Hector A., Bagchi R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-191.
- Hector A., Bazeley-White E., Loreau M., Otway S., Schmid B. (2002). Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiment. *Ecology Letters* 5: 502-511.
- Hector A., Dobson K., Minns A., Bazeley-White E., Lawton J. (2001). Community diversity and invasion resistance: an experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research* 16(5): 819-831.
- Heemsbergen D.A., Berg M.P., Loreau M., van Haj J.R., Faber J.H., Verhoef H.A. (2004). Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306(5698): 1019-1020.
- Hein L., van Koppen K., de Groot R.S., van Ierland E.C. (2005). Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological Economics* 57(2): 209-228.
- Helenius J. (1989). The influence of mixed intercropping of oats with field beans on the abundance and spatial distribution of cereal aphids (Homoptera, Aphididae). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 25(1): 53-73.
- Helland S.J., Holland J.B. (2001). Blend response and stability and cultivar blending ability in oat. *Crop Science* 41(6): 1689-1696.
- Helland S.J., Holland J.B. (2003). Genome-wide genetic diversity among components does not cause cultivar blend responses. *Crop Science* 43(5): 1618-1627.
- Hernandez J.B., Cisneros C.V., Moreno C.M., Claramunt J.L.F., Casco J.M.G. (1998). Manejo en extensivo del ganado porcino autoctono en España. *Anaporc* 183: 74-84.
- Herrera C.M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera C.M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate : analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Herrmann F., Westphal C., Moritz R.F.A., Steffan-Dewenter I. (2007). Genetic diversity and mass resources promote colony size and forager densities of a social bee (*Bombus pascuorum*) in agricultural landscapes. *Molecular Ecology* 16(6): 1167-1178.
- Herzog F., Dreier S., Hofer G., Marfurt C., Schubach B., Spiess M., Walter T. (2005). Effect of ecological compensation areas on floristic and breeding bird diversity in Swiss agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 189-204.
- Hickerson C.A.M., Anthony C.D., Walton B.M. (2005). Edge effects and intraguild predation in native and introduced centipedes: evidence from the field and from laboratory microcosms. *Oecologia* 146(1): 110-119.
- Hickman J.M., Wratten S.D. (1994). Use of *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) as a pollen resource to enhance hoverfly (Diptera: Syrphidae) populations in sweetcorn fields. *Bulletin OILB/SROP* 17(4): 156-167.
- Hickman J.M., Wratten S.D. (1996). Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hover fly larvae in cereal fields. *Journal of Economic Entomology* 89(4): 832-840.
- Hiddink G.A., van Bruggen A.H.C., Termorshuizen A.J., Raaijmakers J.M., Semenov A.V. (2005). Effect of organic management of soils on suppressiveness to *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* and its antagonist, *Pseudomonas fluorescens*. *European Journal of Plant Pathology* 113(4): 417-435.
- Higes M., Pilar G.P., Raquel M.H., Aránzazu M. (2007). Experimental infection of *Apis mellifera* honeybees with *Nosema ceranae* (Microsporidia). *J. Invert. Pathol.* 94: 211-217.
- Hilbeck A., Eckel C., Kennedy G.G. (1997). Predation on Colorado potato beetle eggs by generalist predators in research and commercial potato plantings. *Biological Control* 8(3): 191-196.
- Hill M.P., Cilliers C.J. (1999). *Azolla filiculoides* Lamarck (Pteridophyta : Azollaceae), its status in South Africa and control. *Hydrobiologia* 415: 203-206.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. (2008). Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89(6): 1510-1520.
- Hindayana D., Meyhofer R., Scholz D., Poehling H.M. (2001). Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera : Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological Control* 20(3): 236-246.
- Hippa H., Koponen S., Osmonen O. (1978). Role of bees (Hym., Apidae) in pollination of the cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) in northern Fennoscandia. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 14: 31-37.
- Hiremath A.J., Ewel J.J. (2001). Ecosystem Nutrient Use Efficiency, Productivity, and Nutrient Accrual in Model Tropical Communities. *Ecosystems* 4(7): 669-682.
- Hironori Y., Katsuhiko S. (1997). Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga* 42(1-2): 153-163.
- Hodgson J.G., Montserrat-Martí G., Tallowin J., Thompson K., Diaz S., Cabido M., Grime J.P., Wilson P.J., Band S.R., Bogard A., Cabido R., Cáceres D., Castro-Díez P., Ferrer C., Maestro-Martínez M., Perez-Rontome M.C., Charles M., Cornelissen J.H.C., Dabbert S., Perez-Harguindeguy N., Krimly T., Sijtsma F.J., Strijker D., Vendramini F., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Romo-Díez A., de Torres Espuny L., Villar-Salvador P., Zak M.R. (2005). How much will it cost to save grassland diversity? *Biological Conservation* 122(2): 263-273.
- Hoggart H., Buller H., Black R. (1995). Rural Europe: Identities and Change, Arnold, London, UK, 319 p.
- Hogh-Jensen H. (2006). Commentary: The nitrogen transfer between plants: an important but difficult flux to quantify. *Plant and Soil* 282(1-2): 1-5.
- Hogh-Jensen H., Schjoerring J.K. (2000). Below-ground nitrogen transfer between different grassland species: direct quantification by ¹⁵N leaf feeding compared with indirect dilution of soil ¹⁵N. *Plant and Soil* 227: 171-183.
- Hogh-Jensen H., Schjoerring J.K. (2001). Rhizodeposition of nitrogen by red clover, white clover and ryegrass leys. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 439-448.
- Hokkanen H., Husberg G.B., Soderblom M. (1988). Natural enemy conservation for the integrated control of the rape blossom beetle *Meligethes aeneus* F. *Annales Agriculturae Fenniae* 27(4): 281-194.

- 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.
- Holland J.M., Thomas C.F.G., Birkett T., Southway S., Oaten H. (2005). Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1140-1152.
- Holland J.M., Thomas S.R. (1997). Assessing the role of beneficial invertebrates in conventional and integrated farming systems during an outbreak of *Sitobion avenae*. *Biological Agriculture & Horticulture* 15(1-4): 73-82.
- Holloway B.A. (1976). Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology* 3: 339-350.
- Holmes T.H., Rice K.J. (1996). Patterns of growth and soil-water utilization in some exotic annuals and native perennial bunchgrasses of California. *Annals of Botany* 78: 233-243.
- Holt R.D., Lawton J.H., Polis G.A., Martinez N.D. (1999). Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80: 1495-1504.
- Holzschuh A., Steffan-Dewenter I., Kleijn D., Tschamtké T. (2007). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 41-49.
- Hoogerkamp M., Rogaar H., Eijssackers H.J.P. (1983). Effect of earthworms on grassland on recently reclaimed polder soil in the Netherlands. In *Earthworm ecology. From Darwin to vermiculture*, (Satchell J.E., ed.), Chapman & Hall, London 85-105.
- Hooks C.R.R., Johnson M.W. (2003). Impact of agricultural diversification on the insect community of cruciferous crops. *Crop Protection* 22(2): 223-238.
- Hooper D. (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology* 79: 704-719.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1): 3-35.
- Hooper D.U., Dukes J.S. (2004). Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7: 95-105.
- Hooper D.U., Solan M., Symstad A.J., Diaz S., Gessner M.O., Buchmann N., Degrange V., Grime J.P., Hulot F., Mermillod-Blondin F., Roy J., Spehn E.M., Van Peer L. (2002). Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*, (Loreau M. et al., eds.), Oxford University Press, Oxford, UK: 195-208.
- Hooper D.U., Vitousek P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Hooper D.U., Vitousek P.M. (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68: 121-149.
- Horner-Devine M.C., Leibold M.A., Smith V.H., Bohannan B.J.M. (2003). Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecology Letters* 6(7): 613-622.
- Horton D.R., Broers D.A., Lewis R.R., Granatstein D., Zack R.S., Unruh T.R., Moldenke A.R., Brown J.J. (2003). Effects of mowing frequency on densities of natural enemies in three Pacific Northwest pear orchards. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 106(2): 135-145.
- Horton D.R., Lewis T.M., Broers D.A. (2004). Ecological and geographic range expansion of the introduced predator: *Anthrenus nemoralis* (Heteroptera: Anthrenidae) in North America: potential for nontarget effects? *American Entomologist* 50(1): 18-30.
- Hoste H., Gaillard L., Le Frileux Y. (2005). Consequences of the regular distribution of sainfoin hay on gastrointestinal parasitism with nematodes and milk production in dairy goats. *Small Ruminant Research* 59(2-3): 265-271.
- Hoste H., Jackson F., Athanasiadou S., Thamsborg S.M., Hoskin S.O. (2006). The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology* 22(6): 253-261.
- Howarth F.G. (2000). Non-target effects of biological control agents. In *Biological Control: Measures of success*, (Gurr G.M., Wratten S.D., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 369-403.
- Huang H.T., Yang P. (1987). The ancient cultured Citrus ant, a tropical ant is used to control insect pests in southern China. *Bioscience* 37: 665-671.
- Hubbell S.P. (2001). A unified neutral theory of biodiversity and biogeography, Monographs in population biology, 32, Princeton University Press, 396 p.
- Huhta V., Sulkava P., Viberg K. (1998). Interactions between enchytraeid (*Cognettia sphagnetorum*), microarthropod and nematode populations in forest soil at different moistures. *Applied Soil Ecology* 9(1-3): 53-58.
- Hulme P.E., Bremner E.T. (2006). Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology* 43: 43-50.
- Hunt H.W., Coleman D.C., Ingham E.R., Ingham R.E., Elliott E.T., Moore J.C., Rose S.L., Reid C.P.P., Morley C.R. (1987). The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* 3(1): 57-68.
- Hunt H.W., Wall D.H. (2002). Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Global Change Biology* 8: 33-50.
- Hunter Jr M.L. (1996). Fundamentals of conservation biology, Blackwell Publishing, Cambridge, 547 p.
- Hunter M.D. (2001). Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agriculture and Forest Entomology* 3(2): 77-84.
- Hunt-Joshi T.R., Root R.B., Blossey B. (2005). Disruption of weed biological control by an opportunistic mirid predator. *Ecological Applications* 15(3): 861-870.
- Hunziker M. (1995). The spontaneous reforestation in abandoned agricultural lands: perception and aesthetic assessment by locals and tourists. *Landscape and Urban Planning* 31(1-3): 399-410.
- Hussain I., Olsen K.R., Siemens J.C. (1998). Long-term tillage effects on physical properties of eroded soil. *Soil science* 163(12): 970-981.
- Huston M.A. (2004). Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions* 10: 167-178.
- Huston M.A., Aarssen L.W., Austin M.P., Cade B.S., Fridley J.D., Garnier E., Grime J.P., Hodgson J., Lauenroth W.K., Thompson K., Vandermeer J.H., Wardle D.A. (2000). No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science* 289: 1255-1257.
- Iason G.R., Lennon J.J., Pakeman R.J., Thoss V., Beaton J.K., Sim D.A., Elston D.A. (2005). Does chemical composition of individual Scots pine trees determine the biodiversity of their associated ground vegetation? *Ecology Letters* 8(4): 364-369.
- Inderjit, Dashini M.M. (1995). Allelopathic potential of an annual weed, *Polypogon monspeliensis*, in crops in India. *Plant and Soil* 173(2): 251-257.

- Innes L., Hobbs P.J., Bardgett R.D. (2004). The impacts of individual plant species on rhizosphere microbial communities varies in soils of different fertility. *Biology and Fertility of Soils* 40: 7-13.
- Irvin N.A., Scarratt S.L., Wratten S.D., Frampton C.M., Chapman R.B., Tylanakis J.M. (2006). The effects of floral understoreys on parasitism of leafrollers (Lepidoptera : Tortricidae) on apples in New Zealand. *Agricultural and Forest Entomology* 8(1): 25-34.
- Ives A.R., Klug J.L., Gross K. (2000). Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* 3: 399-411.
- Jackson L.E., Pascual U., Hodgkin T. (2007). Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 196-210.
- Jackson R.B., Banner J.L., Jobbagy E.G., Pockman W.T., Wall D.H. (2002). Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* 418: 623-626.
- Jacobson D.A., Kring T.J. (1995). Efficacy of predators attacking *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) eggs on grain sorghum in the field. *Journal of Entomological Science* 30(2): 251-257.
- Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P. (2005). A test of the biodiversity-stability theory: meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*, (Scherer-Lorenzen M. K.C., Schulze E.D., ed.), 176, Springer, Berlin Heidelberg New York: 235-262.
- James D.G. (2003). Synthetic herbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology* 32(5): 977-982.
- Jankauskas B., Jankauskiene G. (2003). Erosion-preventive crop rotations for landscape ecological stability in upland regions of Lithuania. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 95(1): 129-142.
- Jansen J.P. (1999). Selectivity of plant protection products used in wheat in summer on the major cereal aphid natural enemies. *Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent* 64(3a): 25-40.
- Janson J., P., de Fontanges A., Deneufbourg F., Jouy L. (2004). Nuisibilité des adventices en production de semences fourragères : cas du vulpin dans le ray-grass anglais, *XIIème Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes*, Dijon (France): 81-88.
- Jarlan A., de Oliveira D., Gingras J. (1997). Effects of *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) pollination on characteristics of greenhouse sweet pepper fruits. *Journal of Economic Entomology* 90(6): 1650-1654.
- Jarlan A., de Oliveira D., Gingras J. (1997). Pollination by *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) and seed set of greenhouse sweet pepper. *Horticultural Entomology* 90: 1646-1649.
- Jauzein P. (1995). Flore des champs cultivés, INRA, SOPRA, 898.
- Jauzein P. (2001). Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. In *Dossiers de l'Environnement de l'INRA - Agriculture et biodiversité des plantes*, (Le Perchec S. et al., eds.), 21: 43-64.
- Jauzein P. (2001). L'appauvrissement floristiques des champs cultivés. In *Dossiers de l'Environnement de l'INRA - Agriculture et biodiversité des plantes*, (Le Perchec S. et al., eds.), 21: 65-78.
- Jeangros B., Scehovic J., Troxler J., Bachmann H.J., Bosset J.O. (1999). Comparaison des caractéristiques botaniques et chimiques d'herbages pâturés en plaine et en montagne. *Fourrages* 159: 277-292.
- Jégou D., Schrader S., Diestel H., Cluzeau D. (2001). Morphological, physical and biochemical characteristics of burrow walls formed by earthworms. *Applied Soil Ecology* 17(2): 165-174.
- Jenkinson D.S. (1977). The Nitrogen Economy of the Broadbalk Experiments. 1. Nitrogen Balance in the Experiments. *Rothamsted Experimental Report for 1976 Part 2*: 103-109.
- Jensen E.S., Ambus P., Bellostas N., Boisen S., Brisson N., Corre-Hellou G., Crozat Y., Dahmann C., Dibet A., von Fragstein P., Gooding M., Hauggaard-Nielsen H., Kasyanova E., Launay M., Monti M., Pristeri A. (2006). Intercropping of cereals and grain legumes for increased production, weed control, improved product quality and prevention of N-losses in European organic farming systems (INTERCROP), *Paper presented at Joint Organic Congress, Odense, Denmark, May 30-31, 2006. Org Print* 7659.
- Jiang L., Pu Z., Nemergut D.R. (2008). On the importance of the negative selection effect for the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Oikos* 117(4): 488-493.
- Joffre R., Rambal S. (2006). Tree-grass interactions in the south-western Iberian Peninsula dehesas and montados. *Science et Changements Planétaires / Sécheresse* 17: 340-342.
- Joffre R., Rambal S., Ratte J.P. (1999). The dehesa system of southern Spain and Portugal as a natural ecosystem mimic. *Agroforestry Systems* 45: 57-79.
- Johansen A., Jensen E.S. (1996). Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biology & Biochemistry* 28(1): 73-81.
- Johnsen K., Jacobsen C., Torsvik V., Sørensen J. (2001). Pesticide effects on bacterial diversity in agricultural soils - a review. *Biology and Fertility of Soils* 33(6): 443-453.
- Johnson M.T.G., Agrawal A.A. (2005). Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86(4): 874-885.
- Johnson M.T.J., Agrawal A.A. (2007). Covariation and composition of arthropod species across plant genotypes of evening primrose, *Oenothera biennis*. *Oikos* 116: 941-956.
- Johnson M.T.J., Lajeunesse M.J., Agrawal A.A. (2006). Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* 9: 24-34.
- Johnston J.M. (2000). The contribution of microarthropods to aboveground food webs: A review and model of belowground transfer in a coniferous forest. *American Midland Naturalist* 143(1): 226-238.
- Jones G.A., Sieving K.E., Avery M.L., Meagher R.L. (2005). Parasitized and non-parasitized prey selectivity by an insectivorous bird. *Crop Protection* 24(2): 185-189.
- Jones G.A., Sieving K.E., Jacobson S.K. (2005). Avian diversity and functional insectivory on north-central Florida farmlands. *Conservation Biology* 19(4): 1234-1245.
- Jones J. (2006). A case study based assessment of the financial impact of agri-environment scheme participation: pre- and post-decoupling. *Journal of Farm Management* 12(8): 477-498.
- Jongmans A.G., Pulleman M.M., Balabane M., van Oort F., Marinissen J.C.Y. (2003). Soil structure and characteristics of organic matter in two orchards differing in earthworm activity. *Applied Soil Ecology* 24(3): 219-232.

- Joshi J., Otway S.J., Koricheva J., Pfisterer A.B., Alpeh J., Roy B.A., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Spehn E.M., Hector A. (2004). Bottom-up effects and feedbacks in simple and diverse experimental grassland communities. *In* *Insects and Ecosystem Function* (Weisser W.W., Seimann E., eds.), Springer Verlag, Berlin: 115-134.
- Jouglar J.Y., Pflimlin A., Enjambert F. (1983). Les indigestions spumeuses chez les bovins consommant du trèfle blanc : facteurs de risques et contrôle. *Fourrages* 95: 189-202.
- Jullien J. (1999). Le zabre des céréales : il fait surface dans les pays de la Loire et en Bretagne. *Phytoma, La Défense des Végétaux* 520: 31-32.
- Jumpponen A., Högborg P., Huss-Danell K., Mulder C.P.H. (2002). Interspecific and spatial differences in nitrogen uptake in monocultures and two-species mixtures in north European grasslands. *Functional Ecology* 16: 454-461.
- Jurt L. (2000). Ne pas oublier les agriculteurs! *Hotspot* 2(Novembre 2002): 5.
- Jutila H.M. (2003). Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and differences between vegetation and seed bank. *Plant Ecology* 166(2): 275-293.
- Jyoti J.L., Shelton A.M., Earle E.D. (2001). Identifying sources and mechanisms of resistance in crucifers for control of cabbage maggot (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Economic Entomology* 94: 942-949.
- Kahmen A., Perner J., Buchmann N. (2005). Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations. *Functional Ecology* 19: 594-601.
- Kahmen A., Renker C., Unsicker S.B., Buchmann N. (2006). Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology* 87: 1244-1255.
- Kajita Y., Takano F., Yasuda H., Agarwala B.K. (2000). Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology* 35(4): 473-479.
- Kardol P., Bezemer T.M., van der Wal A., Van der Putten W.H. (2005). Successional trajectories of soil nematode and plant communities in a chronosequence of ex-arable lands. *Biological Conservation* 126: 317-327.
- Karlen D.L., Sharpley A.N. (1994). Management strategies for sustainable soil fertility. *In* *Sustainable Agriculture Systems*, (Hatfield J.L., Karlen D.L., eds.), Lewis Publisher CRC Press, Boca Raton: 47-108.
- Karlen D.L., Varvel, G.E., Bullock D.G., Cruse R.M. (1994). Crop rotations for the 21st century. *Advances in Agronomy* 53: 1-45.
- Karlen D.L., Wollenhaupt N.C., Erbach D.C., Berry E.C., Swan J.B., Eash N.S., Jordahl J.L. (1994). Long-term tillage effects on soil quality. *Soil & Tillage Research* 32: 313-327.
- Kass D., Sylvester-Bradley R., Nygren P. (1997). The role of nitrogen fixation and nutrient supply in some agroforestry systems of the Americas. *Soil Biology & Biochemistry* 29(5-6): 775-785.
- Kay B.D., Angers D.A., Groenevelt P.H., Baldock J.A. (1988). Quantifying the influence of cropping history on soil structure. *Canadian Journal of Soil Science* 68: 359-368.
- Kazakou E., Garnier E., Gimenez O. (2007). Contribution of leaf life span and nutrient resorption to mean residence time: elasticity analysis. *Ecology* 88(7): 1857-1863.
- Keesing F., Holt R.D., Ostfeld R.S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* 9(4): 485-498.
- Keller M., Kollman, J., Edwards, P. J. (2000). Genetic introgression from distant provenances reduces fitness in local weed populations. *Journal of Applied Ecology* 37: 647-659.
- Keller S., Häni F. (2000). Ansprüche von Nützlingen und Schädlingen an den Lebensraum. *In* *Streifenförmige ökologische Ausgleichsflächen in der Kulturlandschaft: Ackerkrautstreifen, Buntbrache, Feldränder*, (Nentwig W., ed.), Verlag Agrarökologie., Bern, Hannover: 199-217.
- Kells A.R., Goulson D. (2003). Preferred nesting sites of bumblebee queens (Hymenoptera : Apidae) in agroecosystems in the UK. *Biological Conservation* 109(2): 165-174.
- Kendall D.A., Chinn N.E., Smith B.D., Tidboald C., Winstone L., Western N.M. (1991). Effects of straw disposal and tillage on spread of barley yellow dwarf virus in winter barley. *Annals of Applied Biology* 119(2): 359-364.
- Kennedy A.D., Biggs H., Zambatis N. (2003). Relationship between grass species richness and ecosystem stability in Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Ecology* 41(2): 131-140.
- Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M., Knops J.M.H., Tilman D., Reich P. (2002). Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636-638.
- Kfir R. (2002). Increase in cereal stem borer populations through partial elimination of natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104(2/3): 299-306.
- Khanh T.D., Chung M.I., Xuan T.D., Tawata S. (2005). The exploitation of crop allelopathy in sustainable agricultural production. *Journal of Agronomy & Crop Science* 191: 172-184.
- Kidd P., Prieto-Fernandez A., Monterroso C., Acea M. (2007). Rhizosphere microbial community and hexachlorocyclohexane degradative potential in contrasting plant species. *Plant and Soil* 302(1-2): 233-247.
- Kilian S., Werner D. (1996). Enhanced denitrification in plots of N₂-fixing faba beans compared to plots of a non-fixing legume and non-legumes. *Biology and Fertility of Soils* 21(1): 77-83.
- Kimura M. (1983). The neutral theory of molecular evolution, Cambridge University Press, Cambridge, 384 p.
- King A.P., Berry A.M. (2005). Vineyard $\delta^{15}\text{N}$, nitrogen and water status in perennial clover and bunch grass cover crop systems of California's central valley. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 109(3-4): 262-272.
- King R.F., Dromph K.M., Bardgett R.D. (2002). Changes in species evenness of litter have no effect on decomposition processes. *Soil Biology & Biochemistry* 34(12): 1959-1963.
- Kingsley P.C., Scriber J.M., Harvey R.G. (1986). Relationship of weed density with leafhopper populations in alfalfa, Wisconsin. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 17: 281-286.
- Kinkel L.L., Wilson M., Lindow S.E. (2000). Plant species and plant incubation conditions influence variability in epiphytic bacterial population size. *Microbial Ecology* 39(1): 1-11.
- Kiran, Sharma S.G., Singh S.P. (2006). Effect of monocrotophos and butachlor on N-fixing cyanobacteria and associated biochemical activities. *Annals of Plant Protection Sciences* 14(1): 210-214.

- Kirwan L., Luscher A., Sebastia M.T., Finn J.A., Collins R.P., Porqueddu C., Helgadottir A., Baadshaug O.H., Brophy C., Coran C., Dalmannsdottir S., Delgado I., Elgersma A., Fothergill M., Frankow-Lindberg B.E., Golinski P., Grieu P., Gustavsson A.M., Hoglind M., Huguenin-Elie O., Iliadis C., Jorgensen M., Kadziuliene Z., Karyotis T., Lunnan T., Malengier M., Maltoni S., Meyer V., Nyfeler D., Nykanen-Kurki P., Parente J., Smit H.J., Thumm U., Connolly J. (2007). Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95(3): 530-539.
- Klein A.M., Steffan-Dewenter I., Damayanti B., Tscharntke T. (2002). Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16: 1003-1014.
- Klein A.M., Steffan-Dewenter I., Tscharntke T. (2003). Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270: 955-961.
- Klein A.M., Vaissière B., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C., Tscharntke T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 274(1608): 303-313.
- Klein E.K., Lavigne C., Picault H., Renard M., Gouyon P.-H. (2006). Pollen dispersal of oilseed rape: estimation of the dispersal function and effects of field dimension. *Journal of Applied Ecology* 43(1): 141-151.
- Klinger K. (1987). Effects of margin strips along a winter wheat field on the predatory arthropod fauna and cereal aphid infestation. [German]. *Journal of Applied Entomology* 104(1): 47-58.
- Klironomos J.N., Hart M.M. (2001). Food-web dynamics - Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410(6829): 651-652.
- Klironomos J.N., McCune J., Hart M., Neville J. (2000). The influence of arbuscular mycorrhizae on the relation between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3: 137-141.
- Klironomos J.N., Moutoglou P. (1999). Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils* 29(3): 277-281.
- Klose S., Acosta-Martinez V., Ajwa H.A. (2006). Microbial community composition and enzyme activities in a sandy loam soil after fumigation with methyl bromide or alternative biocides. *Soil Biology & Biochemistry* 38(6): 1243-1254.
- Knight T.M., Chase J.M., Hillebrand H., Holt R.D. (2006). Predation on mutualists can reduce the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 9(11): 1173-1178.
- Knight T.M., Steets J.A., Vamosi J.C., Mazer S.J., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M., Mitchell R.J., Ashman T.I. (2005). Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and Evolutionary Causes and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 467-497.
- Knops J.M.H., Wedin D., Tilman D. (2001). Biodiversity and decomposition in experimental grassland systems. *Oecologia* 126: 429-433.
- Koch R.L., Hutchison W.D., Venette R.C., Heimpel G.E. (2003). Susceptibility of immature monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae), to predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 28(2): 265-270.
- Koide R. (1991). Nutrient supply, nutrient demand and plant-response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117: 365-386.
- Koricheva J., Mulder C.P.H., Schmid B., Joshi J., Huss-Danell K. (2000). Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* 125(2): 271-282.
- Körner C. (2004). Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio* 13: 11-17.
- Körner C., Stöcklin J., Reuther-Thiébaud L., Peláez-Riedl S. (2008). Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist* 177: 698-705.
- Korthals G.W., Smilauer P., van Dijk C., van der Putten W.H. (2001). Linking above- and below-ground biodiversity: abundance and trophic complexity in soil as a response to experimental plant communities on abandoned arable land. *Functional Ecology* 15(4): 506-514.
- Koss A.M., Snyder W.E. (2005). Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biological Control* 32(2): 243-251.
- Kowalchuk G.A., Buma D.S., de Boer W., Klinkhamer P.G.L., van Veen J.A. (2002). Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology* 81(1-4): 509-520.
- Kozdroj J., Trevors J.T., van Elsland J.D. (2004). Influence of introduced potential biocontrol agents on maize seedling growth and bacterial community structure in the rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry* 36(11): 1775-1784.
- Kreiter S., Brian F. (1987). Les Phytoseiidae de la vigne en France, *Proc. Intern. Conf. on "Pests in Agriculture"*, Paris, 1-3 décembre 1987, Ann. ANPP, 6 (3), ANPP, ed.: 241-249.
- Kreiter S., Tixier M.S., Bourgeois T. (2003). Do generalist phytoseiid mites (Gamasida: Phytoseiidae) have interactions with their host plants? *Insect Science and its Application* 23(1): 35-50.
- Kreiter S., Tixier M.S., Croft B.A., Auger P., Barret D. (2002). Plants and leaf characteristics influencing the predaceous mite *Kampimodromus abersani* (Acari: Phytoseiidae) in habitats surrounding vineyards. *Environmental Entomology* 31(4): 648-660.
- Kremen C., Williams N.M., Aizen M.A., Gemmill-Herren B., LeBuhn G., Minckley R., Packer L., Potts S.G., Roulston T.A., Steffan-Dewenter I., zquez D.P., Winfree R., Adams L., Crone E.E., Greenleaf S.S., Keitt T.H., Klein A.-M., Regetz J., Ricketts T.H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10(4): 299-314.
- Kremen C., Williams N.M., Thorp R.W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(26): 16812-16816.
- Kremer R.G., Running S.W. (1996). Simulating seasonal soil water balance in contrasting semi-arid vegetation communities. *Ecological Modelling* 84: 151-162.
- Kring T.J., Gilstrap F.E. (1986). Beneficial role of corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) (Homoptera: Aphididae), in maintaining *Hippodamia* spp. (Coleoptera: Coccinellidae) in grain sorghum. *Crop Protection* 5(2): 125-128.
- Kromp B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1-3): 187-228.
- Kropff M.J. (1988). Modelling the effects of weeds on crop production. *Weed Research* 28(6): 465-471.
- Kropff M.J., van Laar H.H. (1993). Modelling Crop-Weed Interactions, CAB International, Wallingford (UK), 274.

- Kropff M.J., Vossen F.J.H., Spitters C.J.T., de Groot W. (1984). Competition between a maize crop and a natural population of *Echinochloa crusgalli* (L.). *Netherlands journal of agricultural science* 32: 324-327.
- Krsek M., Wellington E. (2001). Assessment of chitin decomposer diversity within an upland grassland. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology* 79(3): 261-267.
- Kruess A., Tschamtké T. (1994). Habitat fragmentation, species loss and biological control. *Science* 264(5165): 1581-1584.
- Kruess A., Tschamtké T. (2000). Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122(1): 129-137.
- Krupinsky J., Tanaka D., Merrill S., Liebig M., Hanson J. (2006). Crop sequence effects of ten crops in the northern great plains. *Agricultural Systems* 88(2-3): 227-254.
- Kuan H.L., Fenwick C., Glover L.A., Griffiths B.S., Ritz K. (2006). Functional resilience of microbial communities from perturbed upland grassland soils to further persistent or transient stresses. *Soil Biology & Biochemistry* 38(8): 2300-2306.
- Kulmatiski A., Beard K.H., Stevens J.R., Cobbold S.M. (2008). Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11(9): 980-992.
- Kuske S., Widmer F., Edwards P.J., Turlings T.C.J., Babendreier D., Bigler F. (2003). Dispersal and persistence of mass released *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in non-target habitats. *Biological Control* 27(2): 181-193.
- Kyamanywa S., Baliddawa C.W., Omolo E. (1993). Influence of cowpea/maize mixture on generalists predators and their effect on the population density of the legume flower thrips, *Megalurothrips sjostedti* Trybom (Thysanoptera: Thripidae). *Insect Science and its Application* 14(4): 493-499.
- Laakso J., Setälä H. (1999). Population and ecosystem-level effects of predation on nematodes. *Oecologia* 120: 279-286.
- Laakso J., Setälä H. (1999). Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos* 87(1): 57-64.
- Lacas J.G., Voltz M., Gouy V., Carlier N., Gril J.J. (2005). Using grassed strips to limit pesticide transfer to surface water: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 25(2): 253-266.
- Lafay B., Burdon J.J. (2006). Molecular diversity of rhizobia nodulating the invasive legume *Cytisus scoparius* in Australia. *Journal of Applied Microbiology* 100(6): 1228-1238.
- Lagerlöf J., Stark J., Svensson B. (1992). Margins of Agricultural Fields as Habitats for Pollinating Insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40(1-4): 117-124.
- Lagerlöf J., Wallin H. (1993). The Abundance of Arthropods Along 2 Field Margins with Different Types of Vegetation Composition - an Experimental-Study. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 43(2): 141-154.
- Laguette G., Depret G., Bourion V., Duc G. (2007). Rhizobium leguminosarum bv. viciae genotypes interact with pea plants in developmental responses of nodules, roots and shoots. *New Phytologist* 176(3): 680-690.
- Lahr J., van Kats R., Crum S. (2007). Helminthicides in nature. *Vakblad Natuur Bos Landschap* 4(2): 22-23.
- Lançon J. (1978). Les restitutions du bétail au pâturage et leurs effets - I. *Fourrages* 75: 55-88.
- Landis D.A., Menalled F.D., Costamagna A.C., Wilkinson T.K. (2005). Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Science* 53(6): 902-908.
- Landis D.A., Wratten S.D., Gurr G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Lang A. (2003). Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134(1): 144-153.
- Langellotto G.A., Denno R.F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139(1): 1-10.
- Langellotto G.A., Rosenheim J.A., Williams M.R. (2006). Assessing trophic interactions in a guild of primary parasitoids and facultative hyperparasitoids: stable isotope analysis. *Oecologia* 150(2): 291-299.
- Lankau R.A., Strauss S.H. (2007). Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science* 317: 1561-1563.
- Larick D.K., Hedrick H.B., Bailey M.E., Williams J.E., Hancock D.L., Garner G.B., Morrow R.E. (1987). Flavor constituents of beef as influenced by forage- and grain-feeding. *Journal of Food Science* 52(2): 245-251.
- Larkin R.P., Griffin T.S. (2007). Control of soilborne potato diseases using Brassica green manures. *Crop Protection* 26(7): 1067-1077.
- Larrère R., Brun A., Kalaora B., Nougarede O., Poupardin D. (1981). Forestiers et paysans. Les reboisements en montagne depuis l'Empire. Pratiques et politiques de la nature 1870-1960. *Recherches* 45: 57-84.
- Laurent F., Fontaine A. (2006). Pertes d'azote par lessivage : cultures intermédiaires, une efficacité immédiate et durable. *Perspectives agricoles* 327: 26-30.
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S. (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33(4): 159-193.
- Lavelle P., Bignell D.E., Austen M.C., Brown V.K., Behan-Pelletier V., Garey J.R., Giller P.S., Hawkins S.J., Brown G.G., St John M., Hunt H.W., Paul E.A. (2004). Connecting soil and sediment biodiversity: the role of scale and implications for management. In *Sustaining Biodiversity and Functioning in Soils and Sediments*, (Wall D.H., ed.), Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE) Series, Island Press, New York: 193-224.
- Lavelle P., Blouin M., Boyer J., Cadet P., Laffray D., Pham-Thi A.T., Reversat G., Settle W., Zuilý Y. (2004). Plant parasite control and soil fauna diversity. *Comptes Rendus Biologies* 327(7): 629-638.
- Lavelle P., Decaens T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., Margerie P., Mora P., Rossi J.P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42: S3-S15.
- Lavelle P., Spain A.V. (2001). Soil ecology, Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 654 p.
- Lavorel S., Gardner R., O'Neill R. (1993). Analysis of patterns in hierarchically structured landscapes. *Oikos* 67: 521-528.
- 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.
- Lawton J.H. (1978). Host-plant influences on insect diversity: the effects of space and time. In *Diversity of Insect Faunas*, (N. M.L.A.W., ed.), Blackwell Scientific Publications Oxford, UK: 105-125.

- Lawton J.H., Brown V.K. (1993). Redundancy in ecosystems. *In* Biodiversity and ecosystem function, (Schulze E.-D., Mooney H.A., eds.), Springer: 255-270.
- Le Bayon R.C., Binet F. (1999). Rainfall effects on erosion of earthworm casts and phosphorus transfers by water runoff. *Biology and Fertility of Soils* 30(1-2): 7-13.
- Le Floch S. (1996). Impacts paysagers de la populiculture. *Le Courrier de l'environnement* 29: 39-46.
- Le Gall A., Faverdin P., Thomet P., Verite R. (2001). Le pâturage en Nouvelle-Zélande : des idées pour les régions arrosées d'Europe. *Fourrages* 166(2): 137-163.
- Le Gall A., Guernion J.M. (2004). Association graminées - trèfle blanc. Le pâturage gagnant, Collection Synthèse, Institut d'Elevage, Paris, 64 p.
- Le Maitre D.C., Versfeld D.B., Chapman R.A. (2000). The impact of invading alien plants on surface water resources in South Africa: a preliminary assessment. *Water South Africa* 26: 397-408.
- Le Roux X., Poly F., Currey P., Commeaux C., Hai B., Nicol G.W., Prosser J.I., Schlöter M., Attard E., Klumpp K. (2008). Effects of aboveground grazing on coupling among nitrifier activity, abundance and community structure. *ISME Journal* 2(2): 221-232.
- Leather S.R. (1992). Aspects of aphid overwintering (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomologia generalis* 17(2): 101-113.
- Ledgard S.F., Steele K.W. (1992). Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant and Soil* 141(1): 137-153.
- Lee K.E. (1987). Peregrine species of earthworms. *In* On earthworms, (Bonvicini Pagliai A.M., Omodeo P., eds.), Mucchi Editore, Modena: 315-328.
- Lee M.R.F., Connolly P.L., Tweed J.K.S., Dewhurst R.J., Merry R.J., Scollan N.D. (2006). Effects of high-sugar ryegrass silage and mixtures with red clover silage on ruminant digestion. 2. Lipids. *Journal of animal science* 84(11): 3061-3070.
- Lefebvre S., Clément J.-C., Pinay G., Thenail C., Durand P., Marmonier P. (2007). 15N-Nitrate signature in low-order streams: effects of land cover and agricultural practices. *Ecological Applications* 17: 2333-2346.
- Léger F., Bellon S., Guérin G. (2000). Outils et méthodes pour analyser les ressources au pâturage. *In* Ruptures, nouveaux enjeux, nouvelles fonctions, nouvelle image de l'élevage sur parcours, (Bourbouze A., Qarro M., eds.), CIHEAM - IAMM, Montpellier: 205-215.
- Leininger S., Urich T., Schlöter M., Schwark L., Qi J., Nicol G.W., Prosser J.I., Schuster S.C., Schleper C. (2006). Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 442(7104): 806-809.
- Lemaire G., Wilkins R., Hodgson J. (2005). Challenges for grassland science: managing research priorities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108: 99-108.
- Lemke R., Goddard T., Hahn D., Burton D., Ellert B., Farrell R., Monreal M., Noot D. (2003). An inter-laboratory comparison of nitrous oxide analysis in Western Canada. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 33(15/18): 2705-2713.
- Lenné J.M., Wood D. (1999). Optimizing biodiversity for productive agriculture. *In* Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management, (Wood D., Lenné J.M., eds.), CABI Publishing, Oxon UK, New-York USA: 447-470.
- Lepart J., Marty P. (2004). L'objet ou son image ? Science des représentations ou science des paysages. Les enjeux du transfert vers les gestionnaires, *L'évaluation du paysage : une utopie nécessaire ? à la recherche d'indicateurs/marqueurs interdisciplinaires*, Montpellier, France, 15 au 16 janvier 2004, (Eds.) P.D.H.A.R., ed.
- Lepart J., Marty P., Rousset O. (2000). Les conceptions normatives du paysage. Le cas des Grands Causses. *Natures, Sciences, Sociétés* 8: 16-25.
- Leps J. (2004). Variability in population and community biomass in a grassland community affected by environmental productivity and diversity. *Oikos* 107: 64-71.
- Leps J., Brown V.K., Diaz Lenz T.A., Gormsen D., Hedlung K., Kailova J., Korthals G.W., Mortimer S.R., Rodriguete-Barrueco C., Roy J., Santa Regina I., van Dijk C., van der Putten W. (2001). Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos* 92: 123-134.
- Lepš J., Doležal J., Bezemer T.M., Brown V.K., Hedlung K., Igual A.M., Bracht Jörgensen H., Lawson C.S., Mortimer S.R., Peix Geldart A., Rodríguez Barrueco C., Santa Regina I., Šmilauer P., van der Putten W.H. (2007). Long-term effectiveness of sowing high and low diversity seed mixtures to enhance plant community development on ex-arable fields. *Applied Vegetation Science* 10(1): 97-110.
- Lepš J., Osbornová-Kosinová J., Rejmánek M. (1982). Community stability, complexity and species life history strategies. *Plant Ecology* 50(1): 53-63.
- LeRoy C.J., Whitham T.G., Keim P., Marks J.C. (2006). Plant genes link forests and streams. *Ecology* 87(1): 255-261.
- Lesica P., Allendorf F.W. (1999). Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? *Restoration Ecology* 7(1): 42-50.
- Letourneau D.K. (1988). Soil management for pest control: a critical appraisal of the concepts, *Global Perspectives on Agroecology and sustainable agricultural systems. Proceedings of the Sixth International Scientific Conference of IFOAM*, Santa Cruz: 581-587.
- Letourneau D.K. (1998). Conservation biology: lessons for conserving natural enemies. *In* Conservation Biological Control, (Barbosa P., ed.), Academic Press, San Diego London Boston New York Sydney Tokyo Toronto: 9-38.
- Letourneau D.K., Dyer L.A. (1998). Experimental test in lowland tropical forest shows top-down effects through four trophic levels. *Ecology* 79: 1678-1687.
- Letourneau D.K., Dyer L.A., Vega G.C. (2004). Indirect effects of a top predator on a rain forest understory plant community. *Ecology* 85(8): 2144-2152.
- Levine J.M., D'Antonio C.M. (1999). Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Levine J.M., Vila M., d'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K., Lavorel S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270(1517): 775-781.
- Liagre F. (1992). Les pratiques de cultures intercalaires dans les noyeraies fruitières du Dauphiné, Mémoire de fin d'étude de l'Engref.
- Liebman M., Dyck E. (1993). Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecological Applications* 3(1): 92-122.
- Liiri M., Haimi J., Setälä H. (2002). Community composition of soil microarthropods of acid forest soils as affected by wood ash application. *Pedobiologia* 46(2): 108-124.
- Liiri M., Setälä H., Haimi J., Pennanen T., Fritze H. (2002). Relationship between soil microarthropod species diversity and plant growth does not change when the system is disturbed. *Oikos* 96(1): 137-149.

- Liiri M., Setälä H., Haimi J., Pennanen T., Fritze H. (2002). Soil processes are not influenced by the functional complexity of soil decomposer food webs under disturbance. *Soil Biology & Biochemistry* 34(7): 1009-1020.
- Lindsey A.H. (1984). Reproductive biology of Apiaceae. I: Floral visitors to Thaspium and Zizia and their importance in pollination. *American Journal of Botany* 71(3): 375-387.
- Lithourgidis A., Dhima K., Vasilakoglou I., Dordas C., Yiakoulaki M. (2007). Sustainable production of barley and wheat by intercropping common vetch. *Agronomy for Sustainable Development* 27(2): 95-99.
- Lloret F., Medail F., Brundu G., Hulme P.E. (2004). Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important? *Global Ecology and Biogeography* 13(1): 37-45.
- Lo P.L. (2004). Toxicity of pesticides to *Halmus chalybeus* (Coleoptera: Coccinellidae) and the effect of three fungicides on their densities in a citrus orchard. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 32(1): 69-76.
- Loiseau P., Louault F., Le Roux X., Bardy M. (2005). Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic and Applied Ecology* 6(3): 275-287.
- Long Z.T., Mohler C.L., Carson W.P. (2003). Extending the resource concentration hypothesis to plant communities: Effects of litter and herbivores. *Ecology* 84(3): 652-665.
- Lopezaraiza-Mikel M.E., Hayes R.B., Whalley M.R., Memmott J. (2007). The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10(7): 539-550.
- Lopez-Bellido Garrido R.J., Lopez-Bellido L. (2001). Effects of crop rotation and nitrogen fertilization on soil nitrate and wheat yield under rainfed Mediterranean conditions. *Agronomie* 21(6-7): 509-516.
- Loreau M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Loreau M. (2001). Microbial diversity, producer-decomposer interactions and ecosystem processes: a theoretical model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268(1464): 303-309.
- Loreau M., Hector A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72-76.
- Loreau M., Mouquet N., Holt R.D. (2003). Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6: 673-679.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D.G., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294(5543): 804-808.
- Loreau M., Yachi S. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 96: 1463-1468.
- Losey J.E., Denno R.F. (1998). Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79(6): 2143-2152.
- Losey J.E., Denno R.F. (1999). Factors facilitating synergistic predation: The central role of synchrony. *Ecological Applications* 9(2): 378-386.
- Lotter D.W., Seidel R., Liebhardt W. (2003). The performance of organic and conventional cropping systems in an extreme climate year. *American Journal of Alternative Agriculture* 18(2): 146-154.
- Lourenço M., van Ranst G., de Smet S., Raes K., Fievez V. (2007). Effect of grazing pasture with different botanical composition by lambs on rumen fatty acid metabolism and fatty acid pattern of longissimus muscle and subcutaneous fat. *Animal* 1: 537-545.
- Lourenço M., Vlaeminck B., Bruinenberg M., Demeyer D., Fievez V. (2005). Milk fatty acid composition and associated rumen lipolysis and fatty acid hydrogenation when feeding forages from intensively managed or semi-natural grasslands. *Animal Research* 54: 471-484.
- Louvet J., Rouxel F., Alabouvette C. (1976). Recherches sur la résistance des sols aux maladies. I - Mise en évidence de la nature microbiologique de la résistance d'un sol au développement de la fusariose vasculaire du melon. *Annales de Phytopathologie* 8(4): 425-436.
- Lövei G.L., MacDougall D., Bramley G., Hodgson D.J., Wratten S.D. (1992). Floral resources for natural enemies: the effect of *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) on within-field distribution of Hoverflies (Diptera: Syrphidae), 45. *New Zealand Plant Protection Conference*: 60-61.
- Lucas E., Alomar O. (2002). Impact of the presence of *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae) on whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation by *Macrolophus caliginosus* (Wagner) (Heteroptera: Miridae). *Biological Control* 25(2): 123-128.
- Ludwig J.A., Tongway D.J., Marsden S.G. (1999). Stripes, strands or stipples: modelling the influence of three landscape banding patterns on resource capture and productivity in semi-arid woodlands, Australia. *Catena* 37: 257-273.
- Ludwig J.A., Wilcox B.P., Breashears D.D., al. e. (2005). Vegetation patches and run-off erosion as interacting hydroecological processes in semiarid landscapes. *Ecology* 86: 288-297.
- Luginbühl Y. (2001). La demande sociale de paysage, Conseil National du Paysage.
- Luka H., Uehlinger G., Pfiffner L., Muhlethaler R., Blick T. (2006). Extended field margins - a new element of ecological compensation in farmed landscapes - deliver positive impacts for Articulata. *Agrarforschung* 13(9): 386-391.
- Lumaret J.P., Galante E., Lumberras C., Mena J., Bertrand M., Bernal J.L., Cooper J.F., Kadiri N., Crowe D. (1993). Field Effects of Ivermectin Residues on Dung Beetles. *Journal of Applied Ecology* 30(3): 428-436.
- Luxhoj J., Nielsen N.E., Jensen L.S. (2003). Influence of 15N4+ application on gross N turnover rates in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 603-606.
- Lyon J.-P. (1965). Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des Syrphidés aphidiphages. *Ann. Epiphyties* 16(4): 397-398.
- Lyons K.G., Bringham C.A., Traut B.H., Schwartz M.D. (2005). Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology* 19(4): 1019-1024.
- Ma K., Hao S., Zhao H., Kang L. (2007). Strip cropping wheat and alfalfa to improve the biological control of the wheat aphid *Macrosiphum avenae* by the mite *Allothrombium ovatum*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119(1/2): 49-52.
- Ma W.C., Immerzeel J., Bodt J. (1995). Earthworm and food interactions on bioaccumulation and disappearance in soil of polycyclic aromatic hydrocarbons: Studies on phenanthrene and fluoranthene. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 32(3): 226-232.

- Ma Y., Dickinson N.M., Wong M.H. (2002). Toxicity of Pb/Zn mine tailings to the earthworm *Pheretima* and the effects of burrowing on metal availability. *Biology and Fertility of Soils* 36(1): 79-86.
- Ma Y., Dickinson N.M., Wong M.H. (2006). Beneficial effects of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi on establishment of leguminous trees on Pb/Zn mine tailings. *Soil Biology & Biochemistry* 38(6): 1403-1412.
- Mabbett T. (1991). Straw incorporation trials reveal arable slug damage will increase. *Agriculture International* 43(11): 304-306.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967). The theory of island biogeography, Princeton University Press, Princeton, NH, 203 p.
- MacDonald D., Crabtree J.R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Gutierrez Lazpita J., Gibon A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*. 59(1): 47-69.
- MacLaren B.E., Peterson B.O. (1994). Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science* 266: 1555-1558.
- MacLeod A., Wratten S.D., Sotherton N.W., Thomas M.B. (2004). 'Beetle banks' as refuges for beneficial arthropods in farmland: long-term changes in predator communities and habitat. *Agricultural and Forest Entomology* 6(2): 147-154.
- Macpherson H. (2004). Landscape's ocular-centrism – and beyond?, *Frontis Workshop From Landscape Research to Landscape Planning: Aspects of Integration, Education and Application*, Wageningen, NL, 1-6 June 2004, Tress B. T.G., Fry G. & Opdam P. (Eds.), ed.: 95-104.
- MacRae I.V., Croft B.A. (1997). Intra- and interspecific predation by adult female *Metaseiulus occidentalis* and *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) when provisioned with varying densities and ratios of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and phytoseiid larvae. *Experimental & Applied Acarology* 21(4): 235-245.
- Maddox G.D., Root R.B. (1990). Structure of the encounter between Goldenrod (*Solidago altissima*) and its diverse insect fauna. *Ecology* 71(6): 2115-2124.
- Madritch M.D., Hunter M.D. (2002). Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology* 83: 2084-2090.
- Madritch M.D., Hunter M.D. (2003). Intraspecific litter diversity and nitrogen deposition affect nutrient dynamics and soil respiration. *Oecologia* 136: 124-128.
- Madritch M.D., Hunter M.D. (2004). Phenotypic diversity and litter chemistry affect nutrient dynamics during litter decomposition in a two species mix. *Oikos* 105: 125-131.
- Maestre F.T., Reynolds J.F. (2006). Spatial heterogeneity in soil nutrient supply modulates nutrient and biomass responses to multiple global change drivers in model grassland communities. *Global Change Biology* 12(12): 2431-2441.
- Maherali H., Kironomos J.N. (2007). Influence of Phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316(5832): 1746-1748.
- Maigre D., Aerny J. (2001). Enherbement et fumure azotée sur cv. Gamay dans le Valais central. 2. Résultats analytiques et organoleptiques. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et d'Horticulture* 33(4): 199-204.
- Maillet J. (1993). Nouvelles pratiques culturales et nouvelles mauvaises herbes, *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?*, Gap (France), Gap-Charance C.B.d., ed., AFCEV, BRG, Conservatoire Botanique de Gap-Charance 33-40.
- Mair J., Port G.R. (2002). The influence of mucus production by the slug, *Deroceras reticulatum*, on predation by *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* (Coleoptera: Carabidae). *Biocontrol Science and Technology* 12(3): 325-335.
- Mando A., Stroosnijder L., Brussaard L. (1996). Effects of termites on infiltration into crusted soil. *Geoderma* 74(1-2): 107-113.
- Mantle P., G, Shaw, S. (1977). A case study of the aetiology of ergot disease of cereals and grasses. *Plant Pathology* 26: 121-126.
- Marino P.C., Gross K.L., Landis D.A. (1997). Weed seed loss due to predation in Michigan maize fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 66(3): 189-196.
- Marino P.C., Landis D.A. (1996). Effect of landscape structure on parasitoid diversity in agroecosystems. *Ecological Applications* 6: 276-284.
- Marley C.L., Cook R., Keatinge R., Barrett J., Lampkin N.H. (2003). The effect of birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus*) and chicory (*Cichorium intybus*) on parasite intensities and performance of lambs naturally infected with helminth parasites. *Veterinary Journal* 112: 147-155.
- Marrs R.H., Galtress K., Tong C., Cox E.S., Blackbird S.J., Pakeman R.J., Le Duc M.G. (2007). Competing conservation goals, biodiversity or ecosystem services: Element losses and species recruitment in a managed moorland-bracken model system. *Journal of Environmental Management* 85: 1034-1047.
- Marrs R.H., Watt A.S. (2006). Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94: 1272-1321.
- Marschner H., Dell B. (1994). Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159: 89-102.
- Marshall E.J.P. (2004). Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production. *Journal of Crop Improvement* 12(1/2): 365-404.
- 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.
- Martin B., Verdier-Metz I., Buchin S., Hurtaud C., Coulon J.B. (2005). How do the nature of forages and pasture diversity influence the sensory quality of dairy livestock products? *Animal Science* 81(2): 205-212.
- Martin J.K., Puckridge D.W. (1982). Carbon flow through the rhizosphere of wheat crops in South Australia. In The cycling of carbon, nitrogen, sulphur and phosphorus in terrestrial and aquatic ecosystems, (Galbally E., Freney J.R., eds.), Australian Academy of Science, Canberra: 77-81.
- Martin-Laurent F., Barres B., Wagschal I., Piutti S., Devers M., Soulas G., Philippot L. (2006). Impact of the maize rhizosphere on the genetic structure, the diversity and the atrazine-degrading gene composition of cultivable atrazine-degrading communities. *Plant and Soil* 282(1-2): 99-115.
- Martin-Laurent F., Cornet L., Ranjard L., Lopez-Gutierrez J.C., Philippot L., Schwartz C., Chaussod R., Catroux G., Soulas G. (2004). Estimation of atrazine-degrading genetic potential and activity in three French agricultural soils. *FEMS Microbiology Ecology* 48(3): 425-435.
- Marulanda A., Azcon R., Ruiz-Lozano J.M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum* 119(4): 526-533.

- Mary B., Laurent F., Beaudoin N. (2002). La gestion durable de la fertilisation azotée, 65. *IIRB Congress*, Bruxelles, 2002/02/13-14: 59-65.
- Marzio M.-C., Jolivet C. (1997). À Méron, l'Outarde volera-t-elle au secours des messicoles ? *Crex* 2: 63-73.
- Maskell L.C., Firbank L.G., Thompson K., Bullock J.M., Smart S.M. (2006). Interactions between non-native plant species and the floristic composition of common habitats. *Journal of Ecology* 94(6): 1052-1060.
- Mateille T., Cadet P., Fargette M. (2008). Control and management of plant parasitic nematode communities in a soil conservation approach. In *Integrated Management and Biocontrol of Vegetable and Grain Crops Nematodes*, (Ciancio A., Mukerji K.G., eds.), *Integrated Management of Plant Pests and Diseases*, 2, Springer: 79-97.
- Mathews C.R., Bottrell D.G., Brown M.W. (2002). A comparison of conventional and alternative understory management practices for apple production: multi-trophic effects. *Applied Soil Ecology* 21(3): 221-231.
- Mathews C.R., Bottrell D.G., Brown M.W. (2004). Habitat manipulation of the apple orchard floor to increase ground-dwelling predators and predation of *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera : Tortricidae). *Biological Control* 30(2): 265-273.
- Matile L. (1993). Les Diptères d'Europe occidentale. Tome 1, (Boubée S.N.d.E., ed.), Paris, 439 p.
- Matsumoto T., Iitoka T., Nishida T. (2003). Cascading effects of a specialist parasitoid on plant biomass in a Citrus agroecosystem. *Ecological Research* 18(6): 651-659.
- Mattingly W.B., Hewlate R., Reynolds H.L. (2007). Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos* 116: 1164-1170.
- Mattson W.J.J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- Mauchline A.L., Watson S.J., Brown V.K., FroudWilliams R.J. (2005). Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research* 45(2): 157-164.
- Maudsley M., Seeley B., Lewis O. (2002). Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89(1/2): 77-89.
- Maudsley M.J. (2000). A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. *Journal of Environmental Management* 60(1): 65-76.
- Mauz I. (2002). Gens, Cornes et Crocs. Relations hommes - animaux et conceptions du monde, en Vanoise, au moment de l'arrivée des loups. PhD thesis, Ecole Nationale Supérieure du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Paris, France.
- Mazzola M. (2004). Assessment and management of soil microbial community structure for disease suppression. *Annual Review of Phytopathology* 42: 35-59.
- Mboukou-Kimbatsa I., Bernhard-Reversat F. (2001). Effect of exotic tree plantations on invertebrates soil macrofauna and population changes with Eucalyptus hybrids and plantation age. In *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo savanna: a reference to eucalypts*, (Bernhard-Reversat F., ed.), CIFOR, Bogor: 49-55.
- Mc Dowall F.H., Mc GilLiray A. (1963). Studies on the properties of New Zealand butterfat - VII. Effect of the stage of maturity of ryegrass fed to cows on the characteristics of butterfat and its carotene and vitamin A contents. *Journal of Dairy Science* 30: 59-66.
- McClure M.S., Andreadis T.G., Lacy G.H. (1982). Manipulating orchard ground cover to reduce invasion by leafhopper vectors of peach X-disease. *Journal of Economic Entomology* 75: 64-68.
- McDonald G., K. (2003). Competitiveness against grass weeds in field pea genotypes. *Weed Research* 43(1): 48-58.
- McGillivray C.W. (1995). Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology* 9: 640-649.
- McGovern R.J., Polston J.E., Danyluk G., Hiebert E., Abouzid A.M., Stansly P.A. (1994). Identification of a natural weed host of tomato mottle geminivirus in Florida. *Plant Disease* 78: 1102-1106.
- McGregor S.E. (1976). Insect pollination of cultivated crop plants, *Agricultural Handbook*, 496, Agricultural Research Services, 411 p.
- McIntyre N.E., Thompson T.R. (2003). A comparison of conservation reserve program habitat plantings with respect to arthropod prey for grassland birds. *American Midland Naturalist* 150(2): 291-301.
- McKemey A.R., Symondson W.O.C., Glen D.M., Brain P. (2001). Effects of slug size on predation by *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). *Biocontrol Science and Technology* 11(1): 81-91.
- McMurtry J.A., Morse J.G., Johnson H.G. (1992). Studies of the impact of *Euseius* species (Acari: Phytoseiidae) on citrus mites using predator exclusion and predator release experiments. *Experimental & Applied Acarology* 15(4): 233-248.
- McNaughton S.J., Banyikwa F.F., McNaughton M.M. (1997). Promotion of the Cycling of Diet-Enhancing Nutrients by African Grazers. *Science* 278(5344): 1798-1800.
- Meagher R.L., Meyer J.R. (1990). Influence of Ground Cover and Herbicide Treatments on Tetranychus-Urticae Populations in Peach Orchards. *Experimental & Applied Acarology* 9(3-4): 149-158.
- Meddich A., Oihabi A., Abbas Y., Bizid E. (2000). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on drought resistance of clover. *Agronomie* 20(3): 283-295.
- Meek B., Loxton D., Sparks T., Pywell R., Pickett H., Nowakowski M. (2002). The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* 106(2): 259-271.
- Meitner M.J. (2004). Scenic beauty of river views in the Grand Canyon: relating perceptual judgments to locations. *Landscape and Urban Planning* 68: 3-13.
- Mela T. (2003). Red clover grown in a mixture with grasses / yield, persistence and dynamics of quality characteristics. *Agricultural and Food Science in Finland* 12(3-4): 195-212.
- Memmott J. (1999). The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.
- Memmott J., Craze P.G., Waser N.M., Price M.V. (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717.
- Memmott J., Waser N.M. (2002). Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269(1508): 2395-2399.
- Memmott J., Waser N.M., Price M.V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 2605-2611.
- Menalled F.D., Landis D.A., Dyer L.E. (2004). Research and extension supporting ecologically based IPM systems. *Journal of Crop Improvement* 11(1/2): 153-174.

- Menalled F.D., Lee J.C., Landis D.A. (1999). Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *Biocontrol* 43(4): 441-456.
- Menalled F.D., Marino P.C., Renner K.A., Landis D.A. (2000). Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 77(3): 193-202.
- Menalled F.D., Smith R.G., Dauer J.T., Fox T.B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118(1-4): 49-54.
- Mercier J., Lindow S.E. (2001). Field performance of antagonistic bacteria identified in a novel laboratory assay for biological control of fire blight of pear. *Biological Control* 22(1): 66-71.
- Mercier V., Combe F., Fauvel G., Marboutie G., Lespinasse Y. (2000). A four year experiment on the development of mite populations on scab resistant apples, *International conference on integrated fruit production*, Leuven, Belgium, 1998/07/26-1998/08/01, Acta Horticulturae, ISHS: 325-330.
- Merry R.J., Lee M.R.F., Davies D.R., Dewhurst R.J., Moorby J.M., Scollan N.D., Theodorou M.K. (2006). Effects of high-sugar ryegrass silage and mixtures with red clover silage on ruminant digestion. 1. *In vitro* and *in vivo* studies of nitrogen utilization. *Journal of animal science* 84: 3049-3060.
- Meuret M. (1993). Piloter l'ingestion au pâturage. In *Pratiques d'élevage extensif. Identifier, modéliser, évaluer*, (Landais E., ed.), Nathan, Paris, France: 161-198.
- Meuret M., Bruchou C. (1994). Modélisation de l'ingestion selon la diversité des choix alimentaires réalisés par la chèvre au pâturage sur parcours, 1. *Rencontres Recherches Ruminants*: 225-228.
- Meyer J.R., Zehr E.I., Meagher R.L., Jr., Salvo S.K. (1992). Survival and growth of peach trees and pest populations in orchard plots managed with experimental ground covers. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 41(3-4): 353-363.
- Meyhofer R., Hindayana D. (2000). Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97(1): 115-122.
- Michaud J.P. (2002). Classical biological control: a critical review of recent programs against citrus pests in Florida. *Annals of the Entomological Society of America* 95(5): 531-540.
- Michaud J.P. (2002). Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology* 31(5): 827-835.
- Michaud J.P. (2004). Natural mortality of Asian citrus psyllid (Homoptera: Psyllidae) in central Florida. *Biological Control* 29(2): 260-269.
- Michener C.D. (2000). The bees of the world, Johns Hopkins University Press, Baltimore USA, 952 p.
- Michon G. (2007). Domesticating forest, Editions IRD.
- Mikola J., Setälä H. (1998). Productivity and trophic-level biomasses in a microbial-based soil food web. *Oikos* 82: 158-168.
- Mikola J., Setälä H. (1998). Relating species diversity to ecosystem functioning - Mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos* 83: 180-194.
- Mikola J., Yeates G.W., Barker G.M., Wardle D.A., Bonner K.I. (2001). Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community. *Oikos* 92(2): 333-343.
- Milbau A., Nijs I., De Raedemaeker F., Reheul D., De Cauwer B. (2005). Invasion in grassland gaps: the role of neighbourhood richness, light availability and species complementarity during two successive years. *Functional Ecology* 19: 27-37.
- Millan de la Pena N.M., Butet A., Delettre Y., Morant P., Burel F. (2003). Landscape context and carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 94(1): 59-72.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-Being. Synthesis, Island Press: 155 p. <http://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Miller A. (1961). The Mouth Parts and Digestive Tract of Adult Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), with Reference to the Ingestion of Helminth. *Journal of Parasitology* 47(5): 735-744.
- Miller B.L., Perry H.B., M.A. F., de Gregorio R.M. (1993). The effect of vitamin E addition on calves fed milk replacer. *Journal of Dairy Science* 76(Suppl 1): 221.
- Miller R.M., Jastrow J.D. (2000). Mycorrhizal fungi influence soil structure. In *Arbuscular mycorrhizas: Molecular biology and Physiology*, (Kapulnik Y., Douds D.D., eds.), Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands: 3-18.
- Min B.R., Hart S.P. (2003). Tannins for suppression of internal parasites. *Journal of animal science* 81(14): E102-109.
- Min B.R., McNabb W.C., Barry T.N., Peters J.S. (2000). Solubilization and degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (EC 4.1.1.39; Rubisco) protein from white clover (*Trifolium repens*) and *Lotus corniculatus* by rumen microorganisms and the effect of condensed tannins on these processes. *Journal of Agricultural Science* 34: 305-317.
- Minarro M., Hemptinne J.L., Dapena E. (2005). Colonization of apple orchards by predators of *Dysaphis plantaginea*: sequential arrival, response to prey abundance and consequences for biological control. *Biocontrol* 50(3): 403-414.
- Misgav A. (2000). Visual preferences of the public for vegetation groups in Israel. *Landscape and Urban Planning* 48: 143-159.
- Mitchell C.E., Tilman D., Groth J.V. (2002). Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology* 83(6): 1713-1726.
- Mochizuki A., Mitsunaga T. (2004). Non-target impact assessment of the introduced green lacewing, *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) on the indigenous sibling species, *C-nipponensis* (Okamoto) through interspecific predation. *Applied Entomology and Zoology* 39(2): 217-219.
- Mohamed A.H., Lester P.J., Holtzer T.O. (2000). Abundance and effects of predators and parasitoids on the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) under organic farming conditions in Colorado. *Environmental Entomology* 29(2): 360-368.
- Mols C.M.M., Visser M.E. (2002). Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. *Journal of Applied Ecology* 39: 888-899.
- Monclus R., Dreyer E., Villar M., Delmotte F.M., Delay D., Petit J.-M., Barbaroux C., Le Thiec D., Bréchet C., Brignolas F. (2006). Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra*. *New Phytologist* 169: 765-777.
- Monetti L.N., Fernandez N.A. (1995). Seasonal population dynamics of the European red mite (*Panonychus ulmi*) and its predator *Neoseiulus californicus* in a sprayed apple orchard in Argentina (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Acarologia* 36(4): 325-331.

- Montané F., Rovira P., Casals P. (2007). Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian peninsula: Effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global Biogeochemical Cycles* 21.
- Monzón V.H., Bosch J., Retana J. (2004). Foraging behavior and pollinating effectiveness of *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) on 'Comice' pear. *Apidologie* 35: 575-585.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M. (2001). Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages. *Oikos* 94: 303-314.
- Morandin L., Winston M. (2005). Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications* 15(3): 871-881.
- Moreira F. (1999). Relationships between vegetation structure and breeding bird densities in fallow cereal steppes in Castro Verde, Portugal. *Bird Study* 46: 309-318.
- Morel I., Wyss U., Collomb M., Butikofer U. (2006). Influence de la composition botanique de l'herbe ou du foin sur la composition du lait. *Revue suisse Agriculture* 38: 9-15.
- Moretto A.S., Distel R.A., Didoné N.G. (2001). Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* 18(1): 31-37.
- Morishima H., Oka H.J. (1979). Genetic diversity in rice populations of Nigeria: influence on community structure. *Agro-ecosystems* 5: 263-269.
- Morlat R., Jacquet A., Asselin C. (1993). Principaux effets de l'enherbement permanent contrôlé du sol, dans un essai de longue durée en Anjou. *Progrès Agricole et Viticole* 110: 406-410.
- Morse R.A., Calderone N.W. (2000). The value of honeybees as pollinators of US crops in 2000. *Bee Culture* 128(3): 1-15.
- Mortensen D.A., Coble H.D. (1989). Influence of soil water content on Common Cocklebur (*Xanthium strumarium*) interference in soybean (*Glycine max*). *Weed Science* 37: 76-83.
- Mougel C., Offre P., Ranjard L., Corberand T., Gamalero E., Robin C., Lemanceau P. (2006). Dynamic of the genetic structure of bacterial and fungal communities at different developmental stages of *Medicago truncatula* Gaertn. cv. Jemalong line J5. *New Phytologist* 170(1): 165-175.
- Moulin C.H., Girard N., Dedieu B. (2001). Apport de l'analyse fonctionnelle des systèmes d'alimentation. *Fourrages* 167: 337-363.
- Mouquet N., Leadley P., Mériquet J., Loreau M. (2004). Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment. *Oikos* 104: 77-90.
- Mouquet N., Moore J.C., Loreau M. (2002). Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters* 5: 56-65.
- Moyer-Henry K.A., Burton J.W., Israel D.W., Rufty T.W. (2006). Nitrogen transfer between plants: a ¹⁵N natural abundance study with crop and weed species. *Plant and Soil* 282: 7-20.
- Mulder C.P.H., Bazeley-White E., Dimitrakopoulos P.G., Hector A., Scherer-Lorenzen M., Schmid B. (2004). Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos* 107(1): 50-63.
- Mulder C.P.H., Jumpponen A., Högborg P., Huss-Danell K. (2002). How plant diversity and legumes affect nitrogen dynamics in experimental grassland communities. *Oecologia* 133: 412-421.
- Mulder C.P.H., Koricheva J., Huss-Danell K., Högborg P., Joshi J. (1999). Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2: 237-246.
- Mulia R., Dupraz C. (2005). Unusual fine root distributions of two deciduous tree species observed in Southern France: what consequences for root dynamics modelling? *Plant and Soil* 281: 71-85.
- Muller C.B., Fellowes M.D.E., Godfray H.C.J. (2005). Relative importance of fertiliser addition to plants and exclusion of predators for aphid growth in the field. *Oecologia* 143(3): 419-427.
- Muller C.B., Godfray H.C.J. (1999). Predators and mutualists influence the exclusion of aphid species from natural communities. *Oecologia* 119(1): 120-125.
- Müller-Schärer H., Scheepens P.C., Greaves M.P. (2000). Biological control of weeds in European crops: recent achievements and future work. *Weed Research* 40(1): 83-98.
- Mundt C.C. (2002). Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology* 40: 381-410.
- Mundt C.C., Cowger C., Garrett K.A. (2002). Relevance of integrated disease management to resistance durability. *Euphytica* 124(2): 245-252.
- Munkvold L., Kjeller R., Vestberg M., Rosendahl S., Jakobsen I. (2004). High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 164: 357-364.
- Muradian R. (2001). Ecological thresholds: a survey. *Ecological Economics* 38: 7-24.
- Mwangi P.N., Schmitz M., Scherber C., Roscher C., Schumacher J., Scherer-Lorenzen M., Weisser W.W., Schmid B. (2007). Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* 95: 65-78.
- Myers N. (1996). Environmental services of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93(7): 2764-2769.
- Naeem M., Compton S.G., Incoll L.D., Wright C., Corry D.T. (1997). Responses of aphids to a silvoarable agroforestry landscape. *Agroforestry Forum* 8(3): 18-20.
- Naeem S. (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83: 1537-1552.
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., Woodfin R.M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., Woodfin R.M. (1995). Biodiversity and ecosystem functioning: empirical evidence from experimental microcosms. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B* 347: 249-262.
- Nakashima Y., Birkett M.A., Pye B.J., Powell W. (2006). Chemically mediated intraguild predator avoidance by aphid parasitoids: Interspecific variability in sensitivity to semiochemical trails of ladybird predators. *Journal of Chemical Ecology* 32(9): 1989-1998.
- Nauleau F. (1995). Nouvelles techniques d'entretien des sols viticoles - conséquences œnologiques. *Phytoma, La Défense des Végétaux* 478: 47-48.

- Nazzi F., Paoletti M.G., Lorenzoni G.G. (1989). Soil invertebrate dynamics of soybean agroecosystems encircled by hedgerows or not in Friuli, Italy. First data. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 27(1-4): 163-176.
- Neff J.C., Asner G.P. (2001). Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- Nentwig W. (1988). Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 1. Succession of predacious arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predacious arthropods in a meadow. *Oecologia* 76(4): 597-606.
- Nentwig W. (1992). The promotive effect of weeds in sown strips on beneficial arthropods. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz* 13: 33-40.
- Nentwig W. (1998). Weedy plant species and their beneficial arthropods: potential for manipulation in field crops. In *Conservation Biological Control*, (Barbosa P., ed.), Academic Press, San Diego: 49-71.
- Nentwig W., Frank T., Lethmayer C. (1998). Sown weed strips: artificial ecological compensation areas as an important tool in conservation biological control. In *Conservation Biological Control*, (Barbosa P., ed.), Academic Press, San Diego: 133-153.
- Neuens F., Reheul D. (2001). Crop rotation versus monoculture; yield, N yield and ear fraction of silage maize at different levels of mineral N fertilization. *Njas-Wageningen Journal of Life Sciences* 49(4): 405-425.
- Nicholls C.I., Altieri M.A. (2004). The agroecological bases of ecological engineering for pest management. In *Ecological engineering for pest management - Advances in habitat manipulation for Arthropods*, (Gurr G.M. et al., eds.), CSIRO Publishing - CABI Publishing, Collingwood - Oxon: 33-54.
- Nicodemo D., Nogueira-Couto R.H. (2004). Use of repellents for honeybees (*Apis mellifera* L.) in vitro in the yellow passion-fruit (*Passiflora edulis* Deg) crop and in confined beef cattle feeders. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases* 10(1): 77-85.
- Nicolaisen M.H., Risgaard-Petersen N., Revsbech N.P., Reichardt W., Ramsing N.B. (2004). Nitrification-denitrification dynamics and community structure of ammonia oxidizing bacteria in a high yield irrigated Philippine rice field. *FEMS Microbiology Ecology* 49(3): 359-369.
- Niehoff B., Poehling H.M. (1995). Population dynamics of aphids and syrphid larvae in winter wheat treated with different rates of pirimicarb. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52(1): 51-55.
- Niemala P., Tahvanainen J., Sorjonen J., Hokkanen T., Neuvonen S. (1982). The influence of host plant growth from and phenology on the life strategies of Finnish microlepidopterous larvae. *Oikos* 39: 164-170.
- Niezen J.H., Waghorn G.C., Graham T., Carter J.L., Leathwick D.M. (2002). The effect of diet fed to lambs on subsequent development of *Trichostrongylus colubriformis* larvae in vitro and on pasture. *Veterinary Parasitology* 105(4): 269-283.
- Niezen J.H., Waghorn T.S., Charleston W.A.G., Waghorn G.C. (1995). Growth and gastrointestinal nematode parasitism in lambs grazing either lucerne (*Medicago sativa*) or sulla (*Hedysarum coronarium*) which contains condensed tannins. *Journal of Agricultural Science* 125(2): 281-289.
- Nijs I., Roy J. (2000). How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos* 88: 57-66.
- Niklaus P.A., Leadley P.W., Schmid B., Körner C. (2001). A long-term field study on biodiversity x elevated CO₂ interactions in grassland. *Ecological Monographs* 71(3): 341-356.
- Nilsson C. (1985). Impact of ploughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation. *Journal of Applied Entomology* 100: 302-308.
- Nilsson C. (2003). Parasitoids of pollen beetles. In *Biocontrol of Oilseed Rape Pests*, (Alford D.V., ed.), Blackwell Science, Oxford, UK: 73-85.
- Nocera J.J., Parsons G.J., Milton G.R., Fredeen A.H. (2005). Compatibility of delayed cutting regime with bird breeding and hay nutritional quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107(2-3): 245-253.
- Nohl W. (2001). Sustainable landscape use and aesthetic perception – preliminary reflections on future landscape aesthetics. *Landscape and Urban Planning* 54: 223-237.
- Norberg J., Swaney D.P., Dushoff J., Lin J., Casagrandi R., Levin S.A. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *PNAS* 98(20): 11376-11381.
- Nordlund D.A., Chalfant R.B., Lewis W.J. (1984). Arthropod populations, yield and damage in monocultures and polycultures of corn, beans and tomatoes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 11(4): 353-367.
- Norris R., F. (2005). Ecological bases of interactions between weeds and organisms in other pest categories. *Weed Science* 53: 909-913.
- Norris R.F., Kogan M. (2005). Ecology of interactions between weeds and arthropods. *Annual Review of Entomology* 50: 479-503.
- Noss R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4(4): 355-364.
- Nozières M.O., Dulphy J.P., Peyraud J.L., Baumont R. (2006). Prediction of forage rumen protein degradability from an *in situ* degradability database, 21. *General Meeting of the European Grassland Federation*, Badajoz, Spain, Lloveras J., ed.: 531-533.
- Nuernberg K., Dannenberger D., Nuernberg G., Ender K., Voigt J., Scollan N.D., Wood J.D., Nute G.R., Richardson R.I. (2005). Effect of a grass-based and a concentrate feeding system on meat quality characteristics and fatty acid composition of longissimus muscle in different cattle breeds. *Livestock Production Science* 94: 137-147.
- Oades J.M. (1993). The Role of Biology in the Formation, Stabilization and Degradation of Soil Structure. *Geoderma* 56(1-4): 377-400.
- Oberholzer F., Frank T. (2003). Predation by the carabid beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on slugs and slug eggs. *Biocontrol Science and Technology* 13(1): 99-110.
- Ockinger E., Smith H.G. (2007). Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 50-59.
- O'Connors P.J., Smith S.E., Smith F.A. (2002). Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist* 154: 209-218.
- Odat N., Jetschke G., Hellwig F.H. (2004). Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. *Molecular Ecology* 13: 1251-1257.
- Odhambo J.J.O., Bomke A.A. (2000). Short term nitrogen availability following overwinter cereal/grass and legume cover crop monocultures and mixtures in south coastal British Columbia. *Journal of Soil and Water Conservation* 55(3): 347-354.

- Oelmann Y., Wilcke W., Temperton V.M., Buchmann N., Roscher C., Schumacher J., Schulze E.-D., Weisser W.W. (2007). Soil and Plant Nitrogen Pools as Related to Plant Diversity in an Experimental Grassland. *Soil Science Society of America Journal* 71(3): 720-729.
- Offre P., Pivato B., Siblot S., Gamalero E., Corberand T., Lemanceau P., Mougé C. (2007). Identification of bacterial groups preferentially associated with mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Applied and Environmental Microbiology* 73(3): 913-921.
- Ogren R.E., Kawakatsu M. (1998). American Nearctic and Neotropical land planarian (Tricladida : Terricola) faunas. *Pedobiologia* 42(5-6): 441-451.
- Ohgushi T., Sawada H. (1985). Arthropod predation limits the population density of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica* (Lewis). *Researches on Population Ecology* 27(2): 351-359.
- Oksanen L., Oksanen T. (2000). The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155(6): 703-723.
- Oldroyd G.E.D. (2001). Dissecting symbiosis: Developments in Nod factor signal transduction. *Annals of Botany* 87(6): 709-718.
- Olesen J.M., Bascombe J., Dupont Y.L., Jordano P. (2007). The modularity of pollination networks. *PNAS* 104(50): 19891-19896.
- Olkowski W., Zhang A. (1998). Habitat management for biological control, examples from China. In *Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*, (Pickett C.H., Bugg R.L., eds.), University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London: 255-270.
- Ollerton J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84: 767-769.
- Olofsson J., Oksanen L. (2002). Role of litter decomposition for increased primary productivity in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment *Oikos* 96: 507-515.
- Olsson G.A., Ronningen K. (1999). Environmental values in traditional agricultural landscapes in Norway. *Landbruksökonomisk Forum* 16(4).
- O'Neal M.E., Zontek E.L., Szendrei Z., Landis D.A., Isaacs R. (2005). Ground predator abundance affects prey removal in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) fields and can be altered by aisle ground covers. *BioControl* 50(2): 205-222.
- Oreszczytyn S. (2000). A systems approach to the research of people's relationships with English hedgerows. *Landscape and Urban Planning* 50: 107-117.
- Orth D., Loiseau P., Loisel A., Perrin O., Balay C. (2004). Un cas d'évaluation physionomique de la biodiversité: options et questions. *Fourrages* 179: 335-352.
- Osoro K., Mateos-Sanz A., Frutos P., Garcia U., Ortega-Mora L.M., Ferreira L.M.M., Celaya R., Ferre I. (2007). Anthelmintic and nutritional effects of heather supplementation on Cashmere goats grazing perennial ryegrass-white clover pastures. *Journal of animal science* 85(3): 861-870.
- Ostman O. (2004). The relative effects of natural enemy abundance and alternative prey abundance on aphid predation rates. *Biological Control* 30(2): 281-287.
- Ostman O., Ekblom B., Bengtsson J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* 2(4): 365-371.
- Ostman O., Ekblom B., Bengtsson J., Weibull A.C. (2001). Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications* 11(2): 480-488.
- Otte A., Simmering D., Wolters V. (2007). Biodiversity at the landscape level: recent concepts and perspectives for multifunctional land use. *Landscape Ecology* 22: 639-642.
- Otway S., Hector A., Lawton J.H. (2005). Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74: 234-240.
- Paine T.D., Millar J.G. (2005). Invasion biology and management of insects feeding on eucalyptus in California. In *Entomological research in Mediterranean forest ecosystems*, (Lieutier F., Ghaïoule D., eds.), Versailles France: 221-228.
- Palmberg C., Scherer-Lorenzen M., Jumpponen A., Carlsson G., Huss-Danell K., Högborg P. (2005). Inorganic soil nitrogen under grassland plant communities of different species composition and diversity. *Oikos* 110: 271-282.
- Palmer M., Maurer T.A. (1997). Does diversity beget diversity: a case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science* 8: 235-240.
- Panter K.E., James L.F. (1989). Death camas-early grazing can be hazardous. *Rangelands* 11: 147-149.
- Paoletti M.G., Hu D.X., Marc P., Huang N.X., Wu W.L., Han C.R., He J.H., Cai L.W. (1999). Arthropods as bioindicators in agroecosystems of Jiang Han Plain, Qianjiang City, Hubei China. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(3): 457-465.
- Paolini V., De La Farge F., Prevot F., Dorchies P., Hoste H. (2005). Effects of the repeated distribution of sainfoin hay on the resistance and the resilience of goats naturally infected with gastrointestinal nematodes. *Veterinary Parasitology* 127(3-4): 277-283.
- Paolini V., Fouraste I., Hoste H. (2004). In vitro of tree woody plant and sainfoin extracts on 3rd- stage larvae and adult worms of three gastrointestinal nematodes. *Parasitology* 129: 69-77.
- Parisi L., Didelot F., Brun L. (2003). Raisonner la lutte contre la tavelure du pommier, un enjeu majeur pour une arboriculture durable, *Septième Conférence Internationale sur les Maladies des Plantes*, Tours, France, 3-4-5 décembre 2003, Plantes A.F.d.P.d., ed.
- Park R.J. (1972). Flavour differences in meat from lambs grazed on lucerne (*Medicago sativa*) or phalaris (*Phalaris tuberosa*) pastures. *Journal of Agricultural Science* 78: 47-52.
- Parkin T.B., Kaspar T.C. (2006). Nitrous oxide emissions from corn-soybean systems in the Midwest. *Journal of Environmental Quality* 35(4): 1496-1506.
- Pastor J., Cohen Y. (1997). Herbivores, the Functional Diversity of Plant Species, and the Cycling of Nutrients in Ecosystems. *Theoretical Population Biology* 51: 165-179.
- Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., McInnes P.F., Cohen Y. (1993). Moose Browsing and Soil Fertility in the Boreal Forests of Isle Royale National Park *Ecology* 74: 467-480.
- Patra A.K., Abbadie L., Clays-Josserand A., Degrange V., Grayston S.J., Guillaumaud N., Loiseau P., Louault F., Mahmood S., Nazaret S., Philippot L., Poly F., Prosser J.I., Le Roux X. (2006). Effects of management regime and plant species on the enzyme activity and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environmental Microbiology* 8(6): 1005-1016.

- Paulsen H.M., Schochow M., Ulber B., Kuhne S., Rahmann G. (2006). Mixed cropping systems for biological control of weeds and pests in organic oilseed crops. *Aspects of Applied Biology* 79: 215-219.
- Pell J.K., Vandenberg J.D. (2002). Interactions among the aphid *Diuraphis noxia*, the entomopathogenic fungus *Paecilomyces fumosoroseus* and the coccinellid *Hippodamia convergens*. *Biocontrol Science and Technology* 12(2): 217-224.
- Peng R.K., Christian K., Gibb K. (1999). The effect of colony isolation of the predacious ant, *Oecophylla smaragdina* (F.) (Hymenoptera: Formicidae), on protection of cashew plantations from insect pests. *International Journal of Pest Management* 45(3): 189-194.
- Peng R.K., Incoll L.D., Sutton S., Wright L.C., Chadwick A. (1993). Diversity of airborne arthropods in a silvoarable agroforestry system. *Journal of Applied Ecology* 30(3): 551-562.
- Peoples M.B., Herridge D.F., Ladha J.K. (1995). Biological dinitrogen fixation: an efficient source of nitrogen for sustainable agriculture production. *Plant and Soil* 174: 3-28.
- Pérès G., Cluzeau D., Curmi P., Hallaire V. (1998). Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyard systems. *Biology and Fertility of Soils* 27(4): 417-424.
- Pérez-de-Luque A.J., Sillero C., Moral A., Cubero J.I., Rubiales D. (2004). Effect of sowing date and host resistance on the establishment and development of *Orobanche crenata* in faba bean and common vetch. *Weed Research* 44(4): 282-288.
- Perez-Piqueres A., Edel-Hermann W., Alabouvette C., Steinberg C. (2006). Response of soil microbial communities to compost amendments. *Soil Biology & Biochemistry* 38(3): 460-470.
- Perfecto I., Vandermeer J.H., Lopez Bautista G., Ibarra Nunez G., Greenberg R., Bichier P., Langridge S. (2004). Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology* 85(10): 2677-2681.
- Personeni E., Loiseau P. (2005). Species strategy and N fluxes in grassland soil - A question of root litter quality or rhizosphere activity? *European Journal of Agronomy* 22(2): 217-229.
- Pesson P., Louveaux J. (1984). Pollinisation et productions végétales, Editions Inra Paris, 663 p.
- Petanidou T. (2003). Introducing plants for bee-keeping at any cost? - Assessment of *Phacelia tanacetifolia* as nectar source plant under xeric Mediterranean conditions. *Plant Systematics and Evolution* 238(1-4): 155-168.
- Peters D.P.C., Pielke R.A.S., Bestelmeyer B.T., Allen C.D., Munson-McGee S., Havstad K.M. (2004). Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)* 101: 15130-15153.
- Peterson T.A., Shapiro C.A., Flowerday A.D. (1990). Rainfall and previous crop effects on crop yields. *American journal of alternative agriculture* 5: 33-37.
- Petrie G.A., Seguin-Swartz G., Gugel R.K. (1995). Latent infection of Brassicaceae in the field by *Leptosphaeria maculans* (blackleg). *Canadian journal of plant pathology* 17(1): 75-81.
- Petsikos C., Dalias P., Troumbis A.Y. (2007). Effects of *Oxalis pes-caprae* L. invasion in olive groves *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120(2-4): 325-329.
- Pfammatter W., Vuignier R. (1998). Amélioration de la lutte biologique dans les cultures fruitières au moyen de bandes de plantes sauvages, *Colloque transnational sur Les lutttes biologique, intégrée et raisonnée. Bilan et perspectives au regard d'expériences régionales et européennes*, Lille, France, 21-23 janv. 98, Nord-Pas-de-Calais R., ed.: 71-72.
- Pfiffner L., Luka H. (2000). Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78(3): 215-222.
- Pfiffner L., Wyss E. (2004). Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests. In *Ecological engineering for pest management - Advances in habitat manipulation for Arthropods*, (Gurr G.M. et al., eds.), CSIRO Publishing - CABI Publishing, Collingwood - Oxon: 165-186.
- Pfisterer A.B., Balvanera P., Buchmann N., He J.-S., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. (2005). The Role of Biodiversity for Ecosystem Services: Current Knowledge, SCOPE, SCNAT: 33 p. http://www.biodiversity.ch/about_us/activities/synthesis_project/documents/PfistererEtalWhitePaper2005.pdf
- Pfisterer A.B., Diemer M., Schmid B. (2003). Dietary shift and lowered biomass gain of a generalist herbivore in species poor experimental plant communities. *Oecologia* 135: 234-241.
- Pfisterer A.B., Joshi J., Schmid B., Fischer M. (2004). Rapid decay of diversity-productivity relationships after invasion of experimental plant communities *Basic and Applied Ecology* 5: 5-14.
- Pfisterer A.B., Schmid B. (2002). Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416: 84-86.
- Pfimlin A. (1993). Conduite et utilisation des associations graminées - trèfle blanc. *Fourrages* 135: 407-428.
- Philippot L., Kuffner M., Cheneby D., Depret G., Laguerre G., Martin-Laurent F. (2006). Genetic structure and activity of the nitrate-reducers community in the rhizosphere of different cultivars of maize. *Plant and Soil* 287(1-2): 177-186.
- Pichot A. (1991). Evolution de la flore adventice et de son contrôle en Beauce depuis 50 ans. *Compte Rendus de l'Académie Françaises* 77(2): 117-127.
- Pickett C.H., Bugg R.L. (1998). Enhancing biological control - Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests, University of California Press, Berkeley - Los Angeles - London, 422 p.
- Pielke Sr. R.A. (2001). Influence of the spatial distribution of vegetation and soils on the prediction of cumulus convective rainfall. *Reviews of Geophysics* 39: 151-177.
- Pielke Sr. R.A., Avissar R. (1990). Influence of landscape structure on local and regional climate. *Landscape Ecology* 4(2/3): 133-155.
- Piggin C.M. (1982). The biology of Australian weeds. 8. *Echium plantagineum* L. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 48: 3-16.
- Pimentel D. (1961). Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America* 54: 76-86.
- Pimentel D., Hepperly P., Hanson J., Douds D., Seidel R. (2005). Environmental, energetic, and economic comparisons of organic and conventional farming systems. *BioScience* 55(7): 573-582.
- Pimentel D., Wilson C., McCullum C., Huang R., Dwen P., Flack J., Tran Q., Saltman T., Cliff B. (1997). Economic and Environmental Benefits of Biodiversity. *BioScience* 47: 747-757.
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52: 273-288.

- Pineda A., Morales I., Marcos-Garcia M.A., Fereres A. (2007). Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. *Biological Control* 42: 274-280.
- Piotrowski J.S., Denich T., Klironomos J.N., Graham J.M., Rillig M.C. (2004). The effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species. *New Phytologist* 164(2): 365-373.
- Piper J.K. (1999). Natural systems agriculture. In *Biodiversity in agroecosystems*, (Collins W.W., Qualset C.O., eds.), CRC Press, Boca Raton: 167-196.
- Piutti S., Hallet S., Rousseaux S., Philippot L., Soulas G., Martin-Laurent F. (2002). Accelerated mineralisation of atrazine in maize rhizosphere soil. *Biology and Fertility of Soils* 36(6): 434-441.
- Plancquaert P. (1990). Création des prairies temporaires et artificielles. In *Encyclopédie des techniques agricoles*, Techniques Agricoles, Paris: fasc. 2220, 1-19.
- Platt J.O., Caldwell J.S., Kok L.T. (1999). Effect of buckwheat as a flowering border on populations of cucumber beetles and their natural enemies in cucumber and squash. *Crop Protection* 18(5): 305-313.
- Pointereau P., Bazile D. (1995). Arbres des champs : haies, alignements, prés, vergers ou l'art du bocage, Solagro, Toulouse, 150 p.
- Polis G.A., Holt R.D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 151-154.
- Pollard K.A., Holland J.M. (2006). Arthropods within the woody element of hedgerows and their distribution pattern. *Agricultural and Forest Entomology* 8(3): 203-211.
- Polley H.W., Wilsey B.J., Derner J.D. (2003). Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant mixtures. *Ecology Letters* 6: 248-256.
- Pontes L.D.S., Soussana J.F., Louault F., Andueza D., Carrere P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional ecology* 21: 844-853.
- Pontin D.R., Wade M.R., Kehrli P., Wratten S.D. (2006). Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems. *Annals of Applied Biology* 148(1): 39-47.
- Porter P.M., Huggins D.R., Perillo C.A., Quiring S.R., Crookston R.K. (2003). Organic and other management strategies with two and four-year crop rotations in Minnesota. *Agronomy Journal* 95: 233-244.
- Porter P.M., Lauer J.G., Lueschen W.E., Ford J.H., Hoverstad T.R., Oplinger E.S., Crookston R.K. (1997). Environment affects the corn and soybean rotation effect. *Agronomy Journal* 89: 441-448.
- Postma-Blaauw M.B., Bloem J., Faber J.H., van Groenigen J.W., de Goede R.G.M., Brussaard L. (2006). Earthworm species composition affects the soil bacterial community and net nitrogen mineralization. *Pedobiologia* 50(3): 243-256.
- Potts S., Petanidou T., Roberts S., O'Toole C., Hulbert A., Willmer P.G. (2006). Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex mediterranean landscape. *Biological Conservation* 129(4): 519-529.
- Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G., O'Toole C., Roberts S., Willmer P.G. (2003). Response of plant-pollinator communities following fire: changes in diversity, abundance and reward structure. *Oikos* 101: 103-112.
- Potts S.G., Vulliamy B., Roberts S., O'Toole C., Dafni A., Ne'eman G., Willmer P.G. (2004). Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113: 103-107.
- Potvin C., Chapin F.S.I., Gonzalez A., Leadley P., Reich P., Roy J. (2007). Plant Biodiversity and Responses to Elevated Carbon Dioxide. In *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, (Canadell J. et al., eds.), Springer-Verlag: 125-134.
- Poudel D.D., Horwath W.R., Lanini W.T., Temple S.R., van Bruggen A.H.C. (2002). Comparison of soil N availability and leaching potential, crop yields and weeds in organic, low-input and conventional farming systems in northern California. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 90(2): 125-137.
- Powell W., Pickett J.A. (2003). Manipulation of parasitoids for aphid pest management: progress and prospects. *Pest Management Science* 59(2): 149-155.
- Prache S., Gordon I.J., Rook A.J. (1998). Foraging behaviour and diet selection in domestic herbivores. *Annales de Zootechnie* 47: 335-345.
- Prache S., Priolo A., Grolier P. (2003). Persistence of carotenoid pigments in the blood of concentrate-finished grazing sheep: Its significance for the traceability of grass-feeding. *Journal of animal science* 81: 360-367.
- Prasad R.P., Snyder W.E. (2004). Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biological Control* 31(3): 428-437.
- Prasad R.P., Snyder W.E. (2006). Diverse trait-mediated interactions in a multi-predator, multi-prey community. *Ecology* 87(5): 1131-1137.
- Prasad R.P., Snyder W.E. (2006). Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *Journal of Applied Ecology* 43(2): 343-352.
- Prasifka J.R., Schmidt N.P., Kohler K.A., O'Neal M.E., Hellmich R.L., Singer J.W. (2006). Effects of living mulches on predator abundance and sentinel prey in a corn-soybean-forage rotation. *Environmental Entomology* 35(5): 1423-1431.
- Prévosto B., Dambrine E., Coquillard P., Robert A. (2006). Broom (*Cytisus scoparius*) colonization after grazing abandonment in the French Massif Central: impact on vegetation composition and resource availability. *Acta Oecologica* 30(2): 258-268.
- Prew R.D., Dyke G.V. (1979). Experiments comparing "break crops" as a preparation for winter wheat followed by spring barley. *Journal of Agricultural Science* 92: 189-201.
- Prieur-Richard A.-H., Lavorel S. (2000). Invasions : the perspective of diverse plant communities - a review. *Austral Ecology* 25(1): 1-7.
- Prieur-Richard A.-H., Lavorel S., Grigulis K., Dos Santos A. (2000). Plant community diversity and invasibility by exotics: invasion of Mediterranean old fields by *Conyza bonariensis* and *Conyza canadensis*. *Ecology Letters* 3(5): 412-422.
- Prieur-Richard A.-H., Lavorel S., Linhardt Y., Dossantos A. (2002). Plant diversity, herbivory and resistance of plant community to invasion in Mediterranean annual communities. *Oecologia* 130: 93-104.
- Priolo A., Vasta V. (2007). Effects of tannin containing diets on small ruminant meat quality. *Italian Journal of animal science* 6(suppl 1): 527-530.
- Proctor M., Yeo P., Lack A. (1996). The natural history of pollination, Timber Press, Portland, OR, 487 p.
- Prokopy R.J., Mason J.L., Christie M., Wright S.E. (1995). Arthropod pest and natural enemy abundance under second-level versus first-level integrated pest management practices in apple orchards: a 4-year study. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 57(1): 35-47.

- Propp G.D., Morgan P.B. (1985). Effect of host distribution on parasitoidism of house-fly (Diptera: Muscidae) pupae by *Spalangia* spp. and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Canadian Entomologist* 117(5): 515-524.
- Pullaro T.C., Marino P.C., Jackson D.M., Harrison H.F., Keinath A.P. (2006). Effects of killed cover crop mulch on weeds, weed seeds, and herbivores. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115(1-4): 97-104.
- Pulleman M.M., Six J., Uyl A., Marinissen J.C.Y., Jongmans A.G. (2005). Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Applied Soil Ecology* 29(1): 1-15.
- Putman R.J., Moore N.P. (1998). Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal Review* 28(4): 141-163.
- Pyšek P., Müllerová J., Jarošík V. (2007). Historical dynamics of *Heracleum mantegazzianum* invasion at regional and local scales. In *Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, (Pyšek P. et al., eds.), CAB International: 42-54.
- Pywell R.F., Bullock J.M., Walker K.J., Coulson S.J., Gregory S.J., Stevenson M.J. (2004). Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *Journal of Applied Ecology* 41(5): 880-887.
- Pywell R.F., James K.L., Herbert I., Meek W.R., Carvell C., Bell D., Sparks T.H. (2005). Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation* 123(1): 79-90.
- Pywell R.F., Warman E.A., Hulmes L., Hulmes S., Nuttall P., Sparks T.H., Critchley C.N.R., Sherwood A. (2006). Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* 129(2): 192-206.
- Quested H.M., Callaghan T.V., Cornelissen J.H.C., Press M.C. (2005). The impact of hemiparasitic plant litter on decomposition: direct, seasonal and litter mixing effects. *Journal of Ecology* 93(1): 87-98.
- Quested H.M., Eriksson O., Fortunel C., Garnier E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21(6): 1016 - 1026.
- Quétier F., Lavorel S., Thuiller W., Davies I.D. (2007). Plant trait-based assessment of ecosystem service sensitivity to land-use change in mountain grasslands. *Ecological Applications* 17: 2377-2386.
- Quétier F., Rivoal F., Marty P., de Chazal J., Lavorel S. (soumis). Descriptions of a mountain grassland landscape by locals and visitors: an inquiry into narratives on ecosystem services. *Regional Environmental Change*.
- Quimby P.C., Bruckart W.L., Deloach C., J., Knutson L., Ralphs M.H. (1991). Biological control of rangeland weeds. In *Noxious Range Weeds*, Westview Press, Boulder: 83-102.
- Raaijmakers J.M., Weller D.M. (1998). Natural plant protection by 2,4-diacetylphloroglucinol - producing *Pseudomonas* spp. in take-all decline soils. *Molecular Plant-Microbes Interactions* 11: 144-152.
- Radosevich S.R., Holt J.S. (1984). *Weed Ecology: implications for vegetation management*, Wiley & Sons, New York, 265 p.
- Raghua S., Dhileepan K., Scanlan J.C. (2007). Predicting risk and benefit a priori in biological control of invasive plant species: A systems modelling approach. *Ecological Modelling* 208(2-4): 247-262.
- Rajcan I., Swanton C. (2001). Understanding maize-weed competition: resource competition, light quality and the whole plant. *Field Crops Research* 71: 139-150.
- Ramdhani N., Bux F. (2007). Functional characterization of heterotrophic denitrifying bacteria in activated sludge. *South African Journal of Science* 103(3-4): 113-116.
- Ranjard L., Lejon D.P.H., Mougel C., Schehrer L., Merdinoglu D., Chaussod R. (2003). Sampling strategy in molecular microbial ecology: influence of soil sample size on DNA fingerprinting analysis of fungal and bacterial communities. *Environmental Microbiology* 5(11): 1111-1120.
- Rao M.R., Singh M.P., Day R. (2000). Insect pest problems in tropical agroforestry systems: contributory factors and strategies for management. *Agroforestry Systems* 50(3): 243-277.
- Rasmont P., Ebmer P.A., Banaszak J., van der Zanden G. (1995). Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de la Société entomologique de France* 100(HS): 98 p.
- Rasolo F., Raunet M. (1998). Gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture, *Gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture. Atelier international*, Antsirabe, 1998/03/23-28, CIRAD: 658 p.
- Raworth D.A., Robertson M.C., Bittman S. (2004). Effects of dairy slurry application on carabid beetles in tall fescue, British Columbia, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103(3): 527-534.
- Raymond B., Darby A.C., Douglas A.E. (2000). Intraguild predators and the spatial distribution of a parasitoid. *Oecologia* 124(3): 367-372.
- Rea J.H., Wratten S.D., Sedcole R., Cameron P.J., Davis S.I., Chapman R.B. (2002). Trap cropping to manage green vegetable bug *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) in sweet corn in New Zealand. *Agricultural and Forest Entomology* 4(2): 101-107.
- Reau R., Bodet J.M., Bordes J.P., Dore T., Ennaifar S., Moussart A., Nicolardot B., Pellerin S., Plenchette C., Quinsac A., Sausse C., Seguin B., Tivoli B. (2005). Effets allélopathiques des Brassicacées via leurs actions sur les agents pathogènes telluriques et les mycorhizes : analyse bibliographique. *OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides* 12(3): 314-319.
- Rebek E.J., Sadof C.S., Hanks L.M. (2005). Manipulating the abundance of natural enemies in ornamental landscapes with floral resource plants. *Biological Control* 33(2): 203-216.
- Recous S. (2005). Soil microbial biomass: its role in nitrogen cycling and efficiency, Cambridge, 2005/12/14-16, IFS Proceedings 566: 20 p.
- Reeleder R.D. (2003). Fungal plant pathogens and soil biodiversity. *Canadian Journal of Soil Science* 83(3): 331-336.
- Reich P.B., Knops J., Tilman D., Craine J., Ellsworth D., Tjoelker M.G., Lee T.D., Wedin D., Naeem S., Bahaeddin D., Hendrey G., Jose S., Wraga K., Goth J., Bengtson W. (2001). Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature* 410: 809-812.
- Rengel Z., Ross G., Hirsch P. (1998). Plant genotype and micronutrient status influence colonization of wheat roots by soil bacteria. *Journal of Plant Nutrition* 21(1): 99-113.
- Restrepo-Saenz C., Muhammad I., Harvey C., Harmand J.M., Morales J. (2004). Relationships between tree cover in pastures and cattle productivity in livestock farms in the dry tropics, Canas, Costa Rica. *Agroforesteria en las Americas* 41/42: 29-36.

- Reznik S.Y. (1991). The effects of feeding damage in ragweed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) on populations of *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Oecologia* 88(2): 204-210.
- Rhainds M., English-Loeb G. (2003). Testing the resource concentration hypothesis with tarnished plant bug on strawberry: density of hosts and patch size influence the interaction between abundance of nymphs and incidence of damage. *Ecological Entomology* 28(3): 348-358.
- Rhine E.D., Fuhrmann J.J., Radosovich M. (2003). Microbial community responses to atrazine exposure and nutrient availability: Linking degradation capacity to community structure. *Microbial Ecology* 46(2): 145-160.
- Ricketts T.H., Daily G.C., Ehrlich P.R., Michener C.D. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 12579-12582.
- Ricklefs R.E., Miller T.E. (2005). Ecology, De Boeck University, Paris, 821 p.
- Ridsdill-Smith T.J. (1981). Some effects of three species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia on the survival of the bush fly *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae) in dung pads. *Bulletin of Entomological Research* 71(3): 425-433.
- Ridsdill-Smith T.J., Matthiessen J.N. (1988). Bush fly *Musca vetustissima* (Diptera: Muscidae) control in relation to seasonal abundance of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia. *Bulletin of Entomological Research* 78(4): 633-639.
- Riechert S.E., Bishop L. (1990). Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology* 71(4): 1441-1450.
- Rieux R., Simon S., Defrance H. (1999). Role of hedgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73(2): 119-127.
- Riley R.H., Brick M.A., Conniff K.L., Wood D.R., Pearson C.H., Chapman P.L. (1993). Response of Seed Yield and Yield Components in Mixtures of Dry Edible Bean. *Field Crops Research* 33(3): 283-292.
- Rillig M.C. (2004). Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters* 7: 740-754.
- Rillig M.C., Lutgen E.R., Ramsey P.W., Klironomos J.N., Gannon J.E. (2005). Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isoates influence soil aggregation. *Pedobiologia* 49: 251-259.
- Rillig M.C., Mummey D.L., Ramsey P.W., Klironomos J.N., Gannon J.E. (2006). Phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi predicts community composition of symbiosis-associated bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 57(3): 389-395.
- Rillig M.C., Wright S.F., Eviner V.T. (2002). The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil* 238: 325-333.
- Risch S.J. (1981). Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62: 1325-1340.
- Risch S.J., Andow D.A., Altieri M.A. (1983). Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions and new research directions. *Environmental Entomology* 12: 625-629.
- Ritchie M.E., Tilman D., Knops J.H.M. (1998). Herbivore Effects on Plant and Nitrogen Dynamics in Oak Savanna *Ecology* 79: 165-177.
- Rixen C., Huovinen C., Huovinen K., Stöckli V., Schmid B. (2008). A plant diversity x water chemistry experiment in subalpine grassland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10(1): 51-61.
- Rizvi S.J., Rizvi V. (1992). Allelopathy: basic and applied aspects Chapman & Hall, 504 p.
- Robertson L.N. (1986). Experimental studies of predation on grassland populations of Australian soldier fly, *Inopus rubriceps* (Macquart) (Diptera: Stratiomyidae). *New Zealand Journal of Zoology* 13(1): 75-81.
- Robson M.C., Fowler S.M., Lampkin N.H., Leifert C., Leitch M., Robinson D., Watson C.A., Litterick A.M. (2002). The agronomic and economic potential of break crops for ley/arable rotations in temperate organic agriculture. *Advances in Agronomy* 77: 369-427.
- Rochette P., Janzen H.H. (2005). Towards a revised coefficient for estimating N₂O emissions from legumes. *Nutrient cycling in agroecosystems* 73(2/3): 171-179.
- Rochon J.J., Doyle C.J., Greef J.M., Hopkins A., Molle G., Sitzia M., Scholefield D., Smith C.J. (2004). Grazing legumes in Europe: a review of their status, management, benefits, research needs and future prospects. *Grass & Forage Science* 59: 197-214.
- Roder W., Mason, S. C., Clegg M.D., Knip K.R. (1989). Yield-soil water relationships in sorghum-soybean cropping systems with different fertilizer regimes. *Agronomy Journal* 81(3): 470-475.
- Rodrigues A., Andueza D., Picard F., Cecato U., Farruggia A., Baumont R. (2007). Valeur alimentaire et composition floristique des prairies permanentes : premiers résultats d'une étude conduite dans le Massif Central, 14. *Rencontres Recherches Ruminants*: 241.
- Rodriguez M.A., Hawkins B.A. (2000). Diversity, function and stability in parasitoid communities. *Ecology Letters* 3(1): 35-40.
- Roesch L.F.W., Camargo F.A.O., Bento F.M., Triplett E.W. (2008). Biodiversity of diazotrophic bacteria within the soil, root and stem of field-grown maize. *Plant and Soil* 302(1-2): 91-104.
- Roininen H., Price P.W., Tahvanainen J. (1996). Bottom-up and top-down influences in the trophic system of a willow, a galling sawfly, parasitoids and inquilines. *Oikos* 77(1): 44-50.
- Roose T., Fowler A.C. (2004). A mathematical model for water and nutrient uptake by plant root systems. *Journal of Theoretical Biology* 228: 173-184.
- Root R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43(1): 95-124.
- Roschewitz I., Hucker M., Tschamtké T., Thies C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 218-227.
- Rosecrance R.C., McCarty G.W., Shelton D.R., Teasdale J.R. (2000). Denitrification and N mineralization from hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) and rye (*Secale cereale* L.) cover crop monocultures and bicultures. *Plant and Soil* 227(1-2): 283-290.
- Rosenheim J.A., Wilhoit L.R., Armer C.A. (1993). Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96(3): 439-449.
- Rosi-Marshall E.J., Tank J.L., Royer T.V., Whiles M.R., Evans-White M., Chambers C., Griffiths N.A., Pokelsek J., Stephen M.L. (2007). Toxins in transgenic crop byproducts may affect headwater stream ecosystems. *PNAS* 104(41): 16204-16208.

- Rossi M.N., Reigada C., Godoy W.A.C. (2006). The role of habitat heterogeneity for the functional response of the spider *Nesticodes rufipes* (Araneae : Theridiidae) to houseflies. *Applied Entomology and Zoology* 41(3): 419-427.
- Rossignol N., Bonis A., Bouzai J.B. (2006). Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology* 31(1-2): 62-72.
- Rotheray G.E. (1993). Color guide to hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae). *Dipterist Digest* 9: 1-158.
- Rothermel R.C. (1972). A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels., US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station Research Paper INT-115.
- Rowe E.C., Hairiah K., Giller K.E., van Noordwijk M., Cadish G. (1999). Testing the safety-net role of hedgerow tree roots by 15N placement at different soil depths. *Agroforestry Systems* 43: 81-93.
- Roy H.E., Pell J.K. (2000). Interactions between entomopathogenic fungi and other natural enemies: Implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology* 10(6): 737-752.
- Rudolf V.H.W., Antonovics J. (2005). Species coexistence and pathogens with frequency-dependent transmission. *American Naturalist* 166(1): 112-118.
- Rukayadi Y., Suwanto A., Tjahjono B., Harling R. (2000). Survival and epiphytic fitness of a nonpathogenic mutant of *Xanthomonas campestris* pv. *glycines*. *Applied and Environmental Microbiology* 66(3): 1183-1189.
- Russell E.P. (1989). Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18(4): 590-599.
- Rustamani M.A., Kanehisa K., Tsumuki H., Shiraga T. (1992). Additional observations on aphid densities and gramine contents in barley lines. *Applied Entomology and Zoology* 27: 151-153.
- Rutledge C.E., Eigenbrode S.D. (2003). Epicuticular wax on pea plants decreases instantaneous search rate of *Hippodamia convergens* larvae and reduces attachment to leaf surfaces. *Canadian Entomologist* 135(1): 93-101.
- Ryan J., Ryan M.F., McNaedhe F. (1980). The effect of interrow plant cover on populations of the cabbage root fly *Delia brassicae* (Wiedemann). *Journal of Applied Ecology* 17: 31-40.
- Ryszkowski L., Kędziora A. (2007). Modification of water flows and nitrogen fluxes by shelterbelts *Ecological Engineering* 29(4): 388-400.
- Sacco D., Zavattaro L., Grignani C. (2003). Nitrogen balance in alfalfa and orchard grass meadows. *Rivista di Agronomia* 37(1): 69-74.
- Sadeghi A.M., Starr J.L., Teasdale J.R., Rosecrance R.C., Rowland R.A. (2007). Real-time soil profile water content as influenced by weed-corn competition. *Soil science* 172(10): 759-769.
- Sadler E.J., Turner N.C. (1994). Water relationships in a sustainable agricultural system. In *Sustainable Agriculture Systems*, (Hatfield J.L., Karlen D.L., eds.), Lewis Publishers, Boca Raton: 21-45.
- Sagarra L.A., Peterkin D.D. (1999). Invasion of the Caribbean by the hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* green [Homoptera: Pseudococcidae]. *Phytoprotection* 80(2): 103-113.
- San Emeterio L., Arroyo A., Canals R., M. (2004). Allelopathic potential of *Lolium rigidum* Gaud. on the early growth of three associated pasture species. *Grass & Forage Science* 59: 107-112.
- San Martin G., Adriaens T., Hautier L., Ottart N. (2005). la Coccinelle asiatique - *Harmonia axyridis*. *Insectes* 139(1): 7-11.
- San Miguel Ayanz A. (1994). La dehesa española – Origen, tipología, características y gestion, Fundacion Conde del Valle de Salazar ed., Escuela Tecnica Superior de Ingenieros de Montes, 96 p.
- Sanchez-Moreno S., Ferris H. (2007). Suppressive service of the soil food web : Effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119(1-2): 75-87.
- Sanderson M.A., Goslee S.C., Soder K.J., Skinner R.H., Tracy B.F., Deak A. (2007). Plant species diversity, ecosystem function, and pasture management - A perspective. *Canadian Journal of Plant Science* 87(3): 479-487.
- Sanderson M.A., Soder K.J., Muller L.D., Klement K.D., Skinner R.H., Goslee S.C. (2005). Forage mixture productivity and botanical composition in pastures grazed by dairy cattle. *Agronomy Journal* 97(5): 1465-1471.
- Sandskar B. (2003). Apple scab (*Venturia inaequalis*) and pests in organic orchards. Doctoral Thesis, Department of Crop Science, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, 39.
- Sankaran M., McNaughton S.J. (1999). Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401: 691-693.
- Sarfraz M., Keddie A.B., Dossall L.M. (2005). Biological control of the diamondback moth, *Plutella xylostella*: A review. *Biocontrol Science and Technology* 15(8): 763-789.
- Sarthou J.P. (2006). *Typha latifolia* Funck, une héliophyte hôte de Pucerons de substitution pour des Syrphidés, Cécidomyidés et Coccinellidés auxiliaires des cultures. *L'Entomologiste* 62(3-4): 117-118.
- Sarthou J.P., Ouin A., Arrignon F., Barreau G., Bouyjou B. (2005). Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology* 102(3): 539-545.
- Sarvari M., El Hallof N. (2006). Effect of crop rotation and nutrient supply on the yield of maize. *Cereal Research Communications* 34(1): 545-548.
- Sauvant D., Grolier P., Azais-Braesco V. (2002). Nutritional significance of vitamine A in dairy products. In *Encyclopaedia of Dairy Science*, Academic Press, London: 2657-2664.
- Scarratt S.L., Wratten S.D., Lavendero B., Irvin N.A. (2004). A hierarchy of research approaches to the successful use of "resource subsidies" to improve parasitoid performance. In *California Conference on Biological Control IV*, Berkeley, California, USA, 13-15 July, 2004, (Hoddle M.S., ed.), Berkeley USA: 88-94.
- Scehovic J. (1990). Tanins et autres polymères phénoliques dans les plantes de prairies : détermination de leur teneur et de leur activité biologique. *Revue Suisse d'Agriculture* 22(3): 179-184.
- Schausberger P. (2003). Cannibalism among phytoseiid mites: a review. *Experimental & Applied Acarology* 29(3-4): 173-191.
- Scheepens P.C., Müller-Schärer H., Kempenaar C. (2001). Opportunities for biological weed control in Europe. *BioControl* 46: 127-138.
- Schellhorn N.A., Sork V.L. (1997). The impact of weed diversity on insect population dynamics and crop yield in collards, Brassica oleracea (Brassicaceae). *Oecologia* 111(2): 233-240.
- Scherber C., Mwangi P.N., Temperton V.M., Roscher C., Schumacher J., Schmid B., Weisser W.W. (2006). Effects of plant diversity on invertebrate herbivory in experimental grassland. *Oecologia* 147(3): 489-500.

- Scherer-Lorenzen M., Palmberg C., Prinz A., Schulze E.-D. (2003). The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology* 84: 1539-1552.
- Scheu S. (2001). Plants and generalist predators as links between the below-ground and above-ground system. *Basic and Applied Ecology* 2(1): 3-13.
- Schlöpfer F., Erickson J.D. (2001). A biotic control perspective on nitrate contamination of groundwater from agricultural production. *Agricultural and Resource Economic Review* 30: 113-126.
- Schlöpfer F., Pfisterer A.B., Schmid B. (2005). Non-random species extinction and plant production: implications for ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology* 42: 13-24.
- Schmaedick M.A., Shelton A.M. (2000). Arthropod predators in cabbage (Cruciferae) and their potential as naturally occurring biological control agents for *Pieris rapae* (Lepidoptera : Pieridae). *Canadian Entomologist* 132(5): 655-675.
- Schmid B. (2002). The species richness-productivity controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 113-114.
- Schmid B., Hector A. (2004). The value of biodiversity experiments. *Basic and Applied Ecology* 5(6): 535-542.
- Schmid B., Joshi J., Schlöpfer F. (2002). Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships. In *Linking biodiversity and ecosystem functioning*, (Kinzig A. et al., eds.), Monographs in Population Ecology, 33, Princeton University Press: 120-150.
- Schmidt M.H., Roschewitz I., Thies C., Tschamtk T. (2005). Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* 42(2): 281-287.
- Schmidt M.H., Thewes U., Thies C., Tschamtk T. (2004). Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113(2): 87-93.
- Schmidt M.H., Tschamtk T. (2005). The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 105(1-2): 235-242.
- Schmidt N.P., O'Neal M.E., Singer J.W. (2007). Alfalfa living mulch advances biological control of soybean aphid. *Environmental Entomology* 36(2): 416-424.
- Schmitz M., Mwangi P.N., Scherer-Lorenzen M., Weisser W.W., Schmid B. (in review). Density and evenness effects on biodiversity-ecosystem functioning relationships.
- Schmitz O.J., Hamback P.A., Beckerman A.P. (2000). Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155(2): 141-153.
- Schroeder D. (1983). Biological control of weeds. In *Recent Advances in Weed Research*, (Fletcher W.W., ed.), Commonwealth Agricultural Bureaux: 41-78.
- Schroeder J., Thomas S.H., Murray L.W. (2005). Impacts of crop pests on weeds and weed-crop interactions. *Weed Science* 53(6): 918-922.
- Schroth G., Krauss U., Gasparotto L., Aguilar J., Duarte A., Vohland K. (2000). Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforestry Systems* 50: 199-241.
- Schuld M., Schmuck R. (2000). Effects of thiacloprid, a new chloronicotinyl insecticide, on the egg parasitoid *Trichogramma cacoeciae*. *Ecotoxicology* 9(3): 197-205.
- Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D., Lyons K.G., Hills M.H., van Mantgem P.J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem functioning: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122: 297-305.
- Schweitzer J.A., Bailey J.K., Hart S.C., Whitham T.G. (2005). Nonadditive effects of mixing cottonwood genotypes on litter decomposition and nutrient dynamics. *Ecology* 86(10): 2834-2840.
- Schweitzer J.A., Bailey J.K., Hart S.C., Wimp G.M., Chapman S.K., Whitham T.G. (2005). The interaction of plant genotype and herbivory decelerate leaf litter decomposition and alter nutrient dynamics. *Oikos* 110: 133-145.
- Schweitzer J.A., Bailey J.K., Rehill B.J., Martinsen G.D., Hart S.C., Lindroth R.L., Keim P., Whitham T.G. (2004). Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology Letters* 7: 127-134.
- Schweitzer P. (2004). Mauvaises herbes et apiculture. *L'abeille de France* 904: 293-295.
- Sebillotte M. (1990). Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In *Les systèmes de culture*, (Combe L., Picard D., eds.), Inra: 165-196.
- Sebolt D.C., Landis D.A. (2004). Arthropod predators of *Galerucella californiensis* L. (Coleoptera: Chrysomelidae): an assessment of biotic interference. *Environmental Entomology* 33(2): 356-361.
- Seeber J., Seeber G.U.H., Kossler W., Langel R., Scheu S., Meyer E. (2005). Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing. *Pedobiologia* 49(3): 221-228.
- Seelmann L., Auer A., Hoffmann D., Schausberger P. (2007). Leaf pubescence mediates intraguild predation between predatory mites. *Oikos* 116(5): 807-817.
- Selje N., Hoffmann E.M., Muetzel S., Ningrat R., Wallace R.J., Becker K. (2007). Results of a screening programme to identify plants or plant extracts that inhibit ruminal protein degradation. *British Journal of Nutrition* 98: 45-53.
- Sellenet P. (2000). L'ivraie, l'ivresse et le bon grain. *La Garance Voyageuse* 52: 52-55.
- Senapati B.K., Lavelle P., Giri S., Pashanasi B., Alegre J., Decaëns T., Jiménez J.J., Albrecht A., Blanchart E., Mahieux M., Rousseaux L., Thomas R.J., Panigrahi P.K., Venkatachalam M. (1999). Soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. In *Earthworm management in tropical agroecosystems*, (Lavelle P. et al., eds.), CAB International, Oxford: 199-237.
- Senmartin M., Aguiar M.R., Distel R., Moretto A.S., Ghersa C.M. (2004). Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos* 107: 148-160.
- Setälä H., Iiäksö J., Mikola J., Huhta V. (1998). Functional diversity of decomposer organisms in relation to primary production. *Applied Soil Ecology* 9(1-3): 25-31.
- Setälä H., McLean M.A. (2004). Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139(1): 98-107.
- Shaik S.A., Terrill T.H., Miller J.E., Kouakou B., Kannan G., Kaplan R.M., Burke J.M., Mosjidis J.A. (2006). Sericea lespedeza hay as a natural deworming agent against gastrointestinal nematode infection in goats. *Veterinary Parasitology* 139(1-3): 150-157.
- Shankaraiah C. (2007). Nitrogen management through biological process on nitrogen use efficiency in sugarcane and environmental protection. *Sugar Tech* 9(2/3): 132-136.

- Sharma S., Szele Z., Schilling R., Munch J.C., Schlöter M. (2006). Influence of freeze-thaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil. *Applied and Environmental Microbiology* 72(3): 2148-2154.
- Shaw C., Pawluk S. (1986). The development of soil structure by *Ocotylasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* and its relation to carbon budgets of three artificial soils. *Pedobiologia* 29: 327-339.
- Shea K., Chesson P.L. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17(4): 170-176.
- Sheath G.W., Coulon J.B., Young O.A. (2001). Grassland management and animal product quality, *Grassland Ecosystems: an outlook into the 21st century*. 19. *International Grassland Congress*, Sao Paulo, Brazil, Gomide J.A. *et al.*, eds.: 1019-1026.
- Sheehan C., Kirwan L., Connolly J., Bolger T. (2008). The effects of earthworm functional diversity on microbial biomass and the microbial community level physiological profile of soils. *European Journal of Soil Biology* 44(1): 65-70.
- Shelton M.D., Edwards C.R. (1983). Effects of weeds on the diversity and abundance of insects in soybeans. *Environmental Entomology* 12: 296-298.
- Shiel C.B., McAney C.M., Fairley J.S. (1991). Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology* 223: 299-305.
- Shiskoff N., Bruckart W.L. (1993). Evaluation of infection of target and non-target hosts by isolates of the potential biocontrol agent *Puccinia jaceae* that infect *Centaurea* spp. *Phytopathology* 83: 894-898.
- Shrewsbury P.M., Raupp M.J. (2006). Do top-down or bottom-up forces determine *Stephanitis pyrioides* abundance in urban landscapes? *Ecological Applications* 16(1): 262-272.
- Silvy C. (1999). Quantifications... le phytosanitaire III. *Dossier de l'environnement* 19: 201-212.
- Simon S. (1999). Incidence de l'environnement végétal sur les populations d'arthropodes du verger de poiriers. Thèse de doctorat, Biologie des populations et écologie, Université de Montpellier 2, Montpellier, 438 p.
- Six J., Elliot E.T., Paustian K. (2000). Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 2099-2103.
- Six J., Frey S.D., Thiet R.K., Batten K.M. (2006). Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 70(2): 555-569.
- Smart S.M., Bunce R.G.H., Marrs R.H., 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.
- Smeding F.W., Joenje W. (1999). Farm-Nature Plan: landscape ecology based farm planning. *Landscape and Urban Planning* 46(1): 109-115.
- Smith J.G. (1976). Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on Brussels sprouts. *Annals of Applied Biology* 83: 1-13.
- Smith J.G. (1976). Influence of crop background on natural enemies of aphids on Brussels sprouts. *Annals of Applied Biology* 83: 15-29.
- Smith M.D., Hartnett D.C., Wilson G.W.T. (1999). Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia* 121: 574-582.
- Smith M.D., Knapp A.K. (2003). Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6: 509-517.
- Smith P. (2008). Land use change and soil organic carbon dynamics. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 81(2): 1573-1587.
- Smith R.G., Gross K.L. (2006). Weed community and corn yield variability in diverse management systems. *Weed Science* 54: 106-113.
- Smith R.G., Gross K.L., Robertson G.P. (2008). Effects of Crop Diversity on Agroecosystem Function: Crop Yield Response. *Ecosystems* 11: 355-366.
- Smith S.E., Read D.J. (1997). *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd ed., Academic Press, London, 605 p.
- Snyder W.E., Clevenger G.M., Eigenbrode S.D. (2004). Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia* 140(4): 559-565.
- Snyder W.E., Wise D.H. (1999). Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol. *Biological Control* 15(3): 283-292.
- Soder K.J., Rook A.J., Sanderson M.A., Goslee S.C. (2007). Interaction of plant species diversity on grazing behavior and performance of livestock grazing temperate region pastures. *Crop Science* 47(1): 416-425.
- Soder K.J., Sanderson M.A., Stack J.L., Muller L.D. (2006). Intake and performance of lactating cows grazing diverse forage mixtures. *Journal of Dairy Science* 89(6): 2158-2167.
- Sokol-Hessner L., Schmitz O.J. (2002). Aggregate Effects of Multiple Predator Species on a Shared Prey. *Ecology* 83(9): 2367-2372.
- Soliva R., Ronningen K., Bella I., Bezak P., Cooper T., Flo B.E., Marty P., Potter C. (2008). Envisioning upland futures: Stakeholder responses to scenarios for Europe's mountain landscapes. *Journal of Rural Studies* 24(1): 56-71.
- Soltner D. (1995). L'arbre et la haie. Pour la production agricole, pour l'équilibre écologique et le cadre de vie rurale, Collection Sciences et Techniques Agricoles, 208 p.
- Soon Y.K., Arshad M.A. (2004). Tillage, crop residue and crop sequence effects on nitrogen availability in a legume-based cropping system. *Canadian Journal of Soil Science* 84(4): 421-430.
- Souchère V., Cerdan O., Dubreuil N., Le Bissonnais Y., King C. (2005). Title: Modelling the impact of agri-environmental scenarios on runoff in a cultivated catchment (Normandy, France). *Catena* 61: 229-240.
- Souchère V., King C., Dubreuil N., Lecomte-Morel V., Le Bissonnais Y., Chalat M. (2003). Grassland and crop trends: role of the European Union Common Agricultural Policy and consequences for runoff and soil erosion. *Environmental Science & Policy* 6(1): 7-16.
- Soussana J.F., Lüscher A. (2007). Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. *Grass & Forage Science* 62: 127-134.
- Soussana J.-F., Teyssieyre F., Picon-Cochard C., Dawson T.E. (2005). A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO₂ in infrequently cut mixed C3 grasses. *New Phytologist* 166: 217-230.
- Spahillari M., Hammer K., Gladis T., Diederichsen A. (1999). Weeds as part of agrobiodiversity. *Outlook on Agriculture* 28(4): 227-232.
- Spehn E.M., Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Höglberg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Palmberg C., Pereira J.S., Pfisterer A.B., Prinz

- A., Read D.J., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. (2005). Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs* 75: 37-63.
- Spehn E.M., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Hector A., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Jumpponen A., O'Donovan G., Pereira J.S., Schulze E.-D., Troumbis A.Y., Körner C. (2002). The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *Oikos* 98: 205-218.
- Speight M.C.D., Castella E., Sarthou J.-P., Monteil C. (2006). Syrph the Net on CD. In The database of European Syrphidae, Syrph the Net Publications, Dublin: Issue 5.
- Sprent J.I., t'Mannetje L. (1996). The role of legumes in sustainable farming systems: past, present and future, *Legumes in sustainable farming systems*, Occasional symposium No.30, Younie D., ed., British Grassland Society: 2-14.
- Spring J.L., Delabays N. (2006). Research experiment on weakly competitive cover cropping in vineyard: agronomical aspects. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et Horticulture* 38(6): 355-359.
- Stahl W., Sies H. (2005). Bioactivity and protective effects of natural carotenoids. *Biochimica et biophysica acta. Molecular basis of disease* 1740(2): 101-107.
- Stamps W.T., Linit M.J. (1997). Plant diversity and arthropod communities: Implications for temperate agroforestry. *Agroforestry Systems* 39(1): 73-89.
- Stark J.D., Banks J.E., Acheampong S. (2004). Estimating susceptibility of biological control agents to pesticides: influence of life history strategies and population structure. *Biological Control* 29(3): 392-398.
- Steffan-Dewenter I. (2003). Seed set of male-sterile and male-fertile oilseed rape (*Brassica napus*) in relation to pollinator density. *Apidologie* 34: 227-235.
- Steffan-Dewenter I., Munzenberg U., Burger C., Thies C., Tschamtkke T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83(5): 1421-1432.
- Steffan-Dewenter I., Tschamtkke T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121(3): 432-440.
- Steffan-Dewenter I., Tschamtkke T. (2000). Butterfly community structure in fragmented grasslands. *Ecology Letters* 3: 449-456.
- Steinberg C., Edel-Hermann V., Alabouvette C., Lemanceau P. (2007). Soil suppressiveness to plant diseases. In *Modern Soil Microbiology*, (van Elsas J.D. et al., eds.), CRC Press: 455-478.
- Stephan A., Meyer A.H., Schmid B. (2000). Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88: 988-998.
- Stephens M.J., France C.M., Wratten S.D., Frampton C. (1998). Enhancing biological control of leafrollers (Lepidoptera : Tortricidae) by sowing buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) in an orchard. *Biocontrol Science and Technology* 8(4): 547-558.
- Stephens P.M., Davoren C.W. (1997). Influence of the earthworms *Aporrectodea trapezoides* and *A. rosea* on the disease severity of *Rhizoctonia solani* on subterranean clover and ryegrass. *Soil Biology & Biochemistry* 29(3-4): 511-516.
- Stevens M.H.H., Carson W.P. (2001). Phenological complementarity, species diversity, and ecosystem function. *Oikos* 92(2): 291-296.
- Stock W.D., Wienand K.T., Baker A.C. (1995). Impacts of invading N₂-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and 15N natural abundance values. *Oecologia* 101: 375-382.
- Stockdale E.A., Lampkin N.H., Hovi M., Keatinge R., Lennartsson E.K.M., Macdonald D.W., Padel S., Tattersall F.H., Wolfe M.S., Watson C.A. (2001). Agronomic and environmental implications of organic farming systems. *Advances in Agronomy* 70: 261-325.
- Stocker R., Körner C.H., Schmid B., Niklaus P.A., Leadley P.W. (1999). A field study of the effects of elevated CO₂ and plant species diversity on ecosystem-level gas exchange in a planted calcareous grassland. *Global Change Biology* 5(1): 95-105.
- Stohlgren T.J., Binkley D., Chong G.W., Kalkhan M.A., Schell L.D., Bull K.A., Otsuki Y., Newman G., Bashkin M., Son Y. (1999). Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- Stohlgren T.J., Jarnevitch C., Chong G.W., Evangelista P.H. (2006). Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia* 78: 405-426.
- Stokstad E. (2007). The case of the empty hives. *Science* 316(5827): 970-972.
- Stolcova J. (2007). Insect injury and mortality of weed seedlings on early abandoned field, 14th EWRS Symposium, Hamar (Norway), 18-21 June 2007: 233.
- Stone G.N., Sunnucks P. (1993). Genetic consequences of an invasion through a patchy environment - the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Molecular Ecology* 2(4): 251-268.
- Stopes C., Millington S., Woodward L. (1996). Dry matter and nitrogen accumulation by three leguminous green manure species and the yield of a following wheat crop in an organic production system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 57(2-3): 189-196.
- Storkey J. (2006). A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46: 513-522.
- Storkey J., Westbury D.B. (2007). Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Management Science* 63(6): 517-523.
- Stout J.C. (2007). Reproductive biology of the invasive exotic shrub, *Rhododendron ponticum* L. (Ericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 155(3): 373-381.
- Straub C.S., Snyder W.E. (2006). Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* 87(2): 277-282.
- Stromberg K.D., Kinkel L.L., Leonard K.J. (2004). Quantifying the effect of bacterial antagonists on the relationship between phyllosphere population sizes of *Xanthomonas translucens* pv. *translucens* and subsequent bacterial leaf streak severity on wheat seedlings. *Biological Control* 29(1): 58-65.
- Sturz A.V., Christie B.R. (2003). Beneficial microbial allelopathies in the root zone: the management of soil quality and plant disease with rhizobacteria. *Soil & Tillage Research* 72(2): 107-123.
- Sturz A.V., Ryan D.A.J., Coffin A.D., Matheson B.G., Arsenault W.J., Kimpinski J., Christie B.R. (2004). Stimulating disease suppression in soils: sulphate fertilizers can increase biodiversity and antibiosis ability of root zone bacteria against *Streptomyces scabies*. *Soil Biology & Biochemistry* 36(2): 343-352.
- Suding K.N., Collins S.L., Gough L., Clark C., Cleland E.E., Gross K.L., Milchunas D.G., Pennings S. (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)* 102: 4387-4392.

- Sung D.G., Lim S.H., Ko J.W., Cho G.S. (2001). Scenic evaluation of landscapes for urban design purposes using GIS and ANN. *Landscape and Urban Planning* 56: 75-85.
- Sutherland J.P., Sullivan M.S., Poppy G.M. (2001). Distribution and abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agricultural and Forest Entomology* 3(1): 57-64.
- Swift M.J., Andren O., Brussaard L., Briones M., Couteaux M.M., Ekschmitt K., Kjoller A., Loiseau P., Smith P. (1998). Global change, soil biodiversity, and nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Global Change Biology* 4(7): 729-743.
- Swift M.J., Izac A.M.N., van Noordwijk M. (2004). Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104(1): 113-134.
- Symondson W.O.C., Cesarini S., Dodd P.W., Harper G.L., Bruford M.W., Glen D.M., Wiltshire C.W., Harwood J.D. (2006). Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bulletin of Entomological Research* 96(6): 637-645.
- Symondson W.O.C., Glen D.M., Ives A.R., Langdon C.J., Wiltshire C.W. (2002). Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five years. *Ecology* 83(1): 137-147.
- Symstad A.J. (2000). A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* 81(1): 99-109.
- Symstad A.J., Chapin III F.S., Wall D.H., Gross K.L., Huenneke L.F., Mittelbach G.G., Peters D.P.C., Tilman D. (2003). Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *BioScience* 53: 89-98.
- Symstad A.J., Tilman D. (2001). Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos* 92: 424-435.
- Symstad A.J., Tilman D., Willson D., Knops J.M.H. (1998). Species loss and ecosystem functioning : effects of species identity and species composition. *Oikos* 81: 389-397.
- Szente K., Tuba Z., Nagy Z., Csintalan Z. (1993). Competition between *Chenopodium album* and *Helianthus annuus* as reflected in photosynthesis and transpiration. *Photosynthetica* 28(3): 465-472.
- Taghavi S., Barac T., Greenberg B., Borremans B., Vangronsveld J., van der Lelie D. (2005). Horizontal gene transfer to endogenous endophytic bacteria from poplar improves phytoremediation of toluene. *Applied and Environmental Microbiology* 71(12): 8500-8505.
- Tahvanainen J.O., Root R.B. (1972). The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- Tahvanainen L., Tyrväinen L., Ihalainen M., Vuorela N., Kolehmainen O. (2001). Forest management and public perceptions – visual versus verbal information. *Landscape and Urban Planning* 53: 53-70.
- Takayanagi H., Yamamoto Y., Takeda N. (1986). An ovary-stimulating factor in the shrimp *Paratya compressa*. *Journal of experimental zoology* 240(2): 203-209.
- Tamene L., Vlek P.L.G. (2007). Assessing the potential of changing land use for reducing soil erosion and sediment yield of catchments: a case study in the highlands of northern Ethiopia. *Soil Use and Management* 23(1): 82-91.
- Tanaka S., Nishida T., Ohsaki N. (2007). Sequential rapid adaptation of indigenous parasitoid wasps to the invasive butterfly *Pieris brassicae*. *Evolution* 61(8): 1791-1802.
- Tasser E., Mader M., Tappeiner U. (2003). Effects of land use in alpine grasslands on the probability of landslides. *Basic and Applied Ecology* 4: 271-280.
- Tasser E., Tappeiner U. (2005). New model to predict rooting in diverse plant community compositions. *Ecological Modelling* 185(2-4): 195-211.
- Temperton V.M., Mwangi P.N., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Buchmann N. (2007). Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. *Oecologia* 151: 190-205.
- Theunissen J., Booij C.J.H., Lotz L.A.P. (1995). Effects of intercropping white cabbage with clovers on pest infestation and yield. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74(1): 7-16.
- Thibaudon M., Elias K., Besancenot J.P. (2004). Ambroisie et allergie : Le cas de la France *Environnement risques & santé* 3(6): 353-367.
- Thiébaud F., Cozic P., Véron F., Brau-Nogué C., Bornard A. (2001). Intérêts et limites des différents couverts fourragers et pratiques associées vis-à-vis de l'environnement. Analyse bibliographique. *Fourrages* 168: 449-475.
- Thiele J., Otte A. (2007). Impact of *Heracleum mantegazzianum* on invaded vegetation and human activities. In *Ecology and management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, (Pysek P. et al., eds.), CABI, Wallingford: 144-156.
- Thies C., Roschewitz I., Tschamtké T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272(1559): 203-210.
- Thies C., Steffan Dewenter I., Tschamtké T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101(1): 18-25.
- Thies C., Tschamtké T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- Thiet R.K., Frey S.D., Six D.L. (2006). Do growth yield efficiencies differ between soil microbial communities differing in fungal:bacterial ratios? Reality check and methodological issues. *Soil Biology & Biochemistry* 38(4): 837-844.
- Thirup L., Johnsen K., Torsvik V., Spliid N.H., Jacobsen C.S. (2001). Effects of fenpropimorph on bacteria and fungi during decomposition of barley roots. *Soil Biology & Biochemistry* 33(11): 1517-1524.
- Thomas M.B., Wratten S.D., Sotherton N.W. (1992). Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *Journal of Applied Ecology* 29(2): 524-531.
- Thomas S., H., Schroeder, J., Murray, L. W. (2005). The role of weeds in nematode management. *Weed Science* 53: 923-928.
- Thomas S.R., Goulson D., Holland J.M. (2000). Spatial and temporal distributions of predatory Carabidae in a winter wheat field. *Aspects of Applied Biology* 62: 55-60.
- Thomas S.R., Goulson D., Holland J.M. (2001). Resource provision for farmland gamebirds: the value of beetle banks. *Annals of Applied Biology* 139(1): 111-118.
- Thomas S.R., Noordhuis R., Holland J.M., Goulson D. (2002). Botanical diversity of beetle banks: Effects of age and comparison with conventional arable field margins in southern UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93(1-3): 403-412.

- Thompson I.P., Bailey M.J., Fenlon J.S., Fermor T.R., Lilley A.K., Lynch J.M., McCormack P.J., McQuilken M.P., Purdy K.J., Rainey P.B., Whipps J.M. (1993). Quantitative and qualitative seasonal changes in the microbial community from the phyllosphere of sugar beet (*Beta vulgaris*). *Plant and Soil* 150: 177-191.
- Thompson K., Askew A.P., Grime J.P., Dunnett N.P., Willis A.J. (2005). Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology* 19: 355-358.
- Thompson K., Jones A. (1999). Human population density and prediction of local plant extinction in Britain. *Conservation Biology* 13: 185-189.
- Thomson J.D. (2001). Using pollination deficits to infer pollinator declines: Can theory guide us? *Conservation Ecology* 5(1): U199-U209.
- Thomson L.J., Hoffmann A.A. (2006). Field validation of laboratory-derived IOBC toxicity ratings for natural enemies in commercial vineyards. *Biological Control* 39(3): 507-515.
- Tichit M., Durant D., Kernéis E. (2005). The role of grazing in creating suitable sward structures for breeding waders in agricultural landscapes. *Livestock Production Science* 96(1): 119-128.
- Tichit M., Havet A., Renault O., Potter T. (2008). Gérer l'hétérogénéité des prairies à différentes échelles : une clé pour la conception d'un système d'élevage performant sur le plan environnemental. In Les exploitations d'élevage en mouvement. Flexibilités et dynamiques face aux aléas et aux nouveaux enjeux des filières et territoires (Dedieu B., Chia, E., Moulin, C.H., Leclerc, B., Tichit, M., ed.), QUAE, Paris: 253-264.
- Tietjen W.J., Cady A.B. (2007). Sublethal exposure to a neurotoxic pesticide affects activity rhythms and patterns of four spider species. *Journal of Arachnology* 35(2): 396-406.
- Tietjen W.J., Cady A.B. (2007). Sublethal insecticide exposure influences behaviors of web-building spiders, *Oral presentation at the American Arachnology Society 31st annual meeting, July 2007, Susquehanna University (Pennsylvania)*.
- Tilman D., Downing J.A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman D., Knops J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379(6567): 718-720.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E. (1998). Diversity - stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist* 151: 277-282.
- Tilman D., Lehman C.L., Thomson K.T. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity : Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 94: 1857-1861.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J.M.H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629-632.
- Timms-Wilson T.M., Kilshaw K., Bailey M.J. (2004). Risk assessment for engineered bacteria used in biocontrol of fungal disease in agricultural crops. *Plant and Soil* 266(1-2): 57-67.
- Tisdall J.M., Odes J.M. (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Sciences* 33: 141-163.
- Tiunov A.V., Scheu S. (2005). Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities. *Ecology Letters* 8(6): 618-625.
- Toljander J.F., Artursson V., Paul L.R., Jansson J.K., Finlay R.D. (2005). Attachment of different soil bacteria to arbuscular mycorrhizal fungal extraradical hyphae is determined by hyphal vitality and fungal species. *FEMS Microbiology Letters* 254(1): 34-40.
- Toljander J.F., Lindahl B.D., Paul L.R., Elfstrand M., Finlay R. (2007). Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS Microbiology Ecology* 61: 295-304.
- Tonhasca A. (1993). Effects of agroecosystem diversification on natural enemies of soybean herbivores. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 69(1): 83-90.
- Tonhasca A., Byrne D.N. (1994). The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology* 19(3): 239-244.
- Tornambe G., Cornu A., Verdier-Metz I., Pradel P., Kondjoyan N., Figueredo G., Hulin S., Bonanno A., Martin B. (2007). Effet de l'addition dans le lait d'une huile essentielle de plantes de prairie naturelle sur les caractéristiques sensorielles de fromage de type Cantal, 14. *Rencontres Recherches Ruminants*: 100.
- Tornambe G., Ferlay A., Farruggia A., Chilliard Y., Loiseau P., Garel J.P., Martin B. (2007). Effet de la diversité floristique des pâturages de montagne sur le profil en acides gras et les caractéristiques sensorielles des laits, 14. *Rencontres Recherches Ruminants*.
- Trana A., Fedele V., Cifuni G.F., Impemba G., Claps S., Rubino R. (2005). Relationships among diet botanical composition, milk fatty acid and herbage fatty acid content in grazing goats. *Options Méditerranéennes, Série A, Séminaires méditerranéens* 67: 269-273.
- Traveset A., Richardson D.M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution* 21(4): 208-216.
- Tremblay A., Mineau P., Stewart R.K. (2001). Effects of bird predation on some pest insect populations in corn. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83(1): 143-152.
- Tscharntke T. (2000). Parasitoid populations in the agricultural landscape. In Parasitoid Population Biology, (Hochberg M.E., Ives A.R., eds.), Princeton University Press, Princeton: 235-253.
- Tscharntke T., Bommarco R., Clough Y., Crist T.O., Kleijn D., Rand T.A., Tylianakis J.M., van Nouhuys S., Vidal S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43(3): 294-309.
- Tscharntke T., Rand T.A., Bianchi F. (2005). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42(4): 421-432.
- Tscharntke T., Steffan Dewenter I., Kruess A., Thies C. (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 12(2): 354-363.
- Tsitsilas A., Stuckey S., Hoffmann A.A., Weeks A.R., Thomson L.J. (2006). Shelterbelts in agricultural landscapes suppress invertebrate pests. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 46(10): 1379-1388.
- Turner M.G., Gardner R.H., Dale V.H., O'Neill R.V. (1989). Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55(1): 121-129.
- Turner M.G., Gardner R.H., O'Neill R.V. (2001). Landscape Ecology in theory and practice: Pattern and Process, Springer-Verlag, New York, 424 p.

- Umoru P.A., Powell W. (2002). Sub-lethal effects of the insecticides pirimicarb and dimethoate on the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera : Braconidae) when attacking and developing in insecticide-resistant hosts. *Biocontrol Science and Technology* 12(5): 605-614.
- Unsicker S.B., Baer N., Kahmen A., Wagner M., Buchmann N., Weisser W.W. (2006). Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia* 150(2): 233-246.
- Urano S., Abe J., Matsumura M., Nagasaka K., Takabayasi J. (2006). The number of *Cotesia plutellae* needed to suppress the population growth of diamondback moth, *Plutella xylostella*, in a greenhouse. *Bulletin OILB/SROP* 29(4): 187-190.
- Urbach G. (1990). Effect of feed on flavor in dairy foods. *Journal of Dairy Science* 73: 3639-3650.
- Urbaneja A., Garcia Mari F., Tortosa D., Navarro C., Vanaclocha P., Bagues L., Castanera P. (2006). Influence of ground predators on the survival of the Mediterranean fruit fly pupae, *Ceratitis capitata*, in Spanish citrus orchards. *BioControl* 51(5): 611-626.
- Vaast P., Van Kanten R., Siles P., Dzib B., Franck N., Harmand J.M., Génard M. (2004). Shade: A key factor for coffee sustainability and quality, *20th International Conference on Coffee Science, ASIC*, Bangalore, India: 887-896.
- Vallis I., Haydock K.P., Ross P.J., Henzell E.F. (1967). Isotopic studies on the uptake of nitrogen by pasture plants. III. The uptake of small additions of ¹⁵N-labelled fertilizer by Rhodes grass and Townsville lucerne. *Australian Journal of Agricultural Research* 18: 865-877.
- Valone T.J., Hoffman C.D. (2003). A mechanistic examination of diversity-stability relationships in annual plant communities. *Oikos* 103(3): 518-527.
- Vamosi J.C., Knight K.M., Steets J.A., Mazer S.J., Burd M., Ashman T.I. (2006). Pollination decays in biodiversity hotspots. *PNAS* 103: 956-961.
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M., van Diepeningen A.D., de Vos O.J., Blok W.J. (2006). Relation between soil health, wave-like fluctuations in microbial populations, and soil-borne plant disease management. *European Journal of Plant Pathology* 115(1): 105-122.
- van der Heijden M.G.A., Bardgett R.D., van Straalen N.M. (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296-310.
- van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. (1998). Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79(6): 2082-2091.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396(6706): 69-72.
- van der Heijden M.G.A., Scheublin T.R., Brader A. (2004). Taxonomic and functional diversity in arbuscular mycorrhizal fungi - is there any relationship? *New Phytologist* 164(2): 201-204.
- van der Putten W.H., Klironomos J.N., Wardle D.A. (2007). Microbial ecology of biological invasions. *ISME Journal* 1(1): 28-37.
- van der Putten W.H., Mortimer S.R., Hedlund K., Van Dijk C., Brown V.K., Leps J., Rodriguez-Barrueco C., Roy J., FDiaz Len T.A., Gormsen D., Korthals G.W., Lavorel S., Santa Regina I., Smilauer P. (2000). Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia* 124(1): 91-99.
- van Elsas J.D. (1997). *Modern Soil Microbiology* CRC Press, 708 p.
- van Elsas J.D., Costa R. (2007). Molecular assessment of soil microbial communities with potential for plant disease suppression. In *Biotechnology and plant disease management*, (Punja Z.K. et al., eds.), CAB International, Wallingford UK: 498-517.
- van Elsas J.D., Garbeva P., Salles J. (2002). Effects of agronomical measures on the microbial diversity of soils as related to the suppression of soil-borne plant pathogens. *Biodegradation* 13(1): 29-40.
- van Elsen T. (2000). Species diversity as a task for organic agriculture in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 77(1/2): 101-109.
- Van Emden H.F., Williams G.F. (1974). Insect stability and diversity in agro-ecosystems. *Annual Review of Entomology* 19: 455-475.
- Van Peer L., Nijs I., Reheul D., De Cauwer B. (2004). Species richness and susceptibility to heat and drought extremes in synthesized grassland ecosystems: compositional vs physiological effects. *Functional ecology* 18: 769-778.
- van Ruijven J., Berendse F. (2003). Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters* 6: 170-175.
- Van Ruijven J., Berendse F. (2007). Contrasting effects of diversity on the temporal stability of plant populations. *Oikos* 116: 1323-1330.
- van Wijnen H.J., van der Wal R., Bakker J.P. (1999). The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia* 118(2): 225-231.
- Vanderhoeven S., Dassonville N., Chapuis-Lardy L., Hayez M., Meerts P. (2006). Impact of the invasive alien plant *Solidago Gigantea* on primary productivity, plant nutrient content and soil mineral nutrient concentrations *Plant and Soil* 286(1-2): 259-268.
- Vandermeer J. (1995). The ecological basis of alternative agriculture. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 201-224.
- Vandermeer J., Perfecto I. (1995). *Breakfast of biodiversity: the truth about rain forest destruction*, Food First Books, Oakland, 185 p.
- Vandermeer J., Perfecto Y., Philpott S.M. (2007). Clusters of ant colonies and robust criticality in a tropical agroecosystem. *Nature* 451: 457-459.
- Vandermeer J., Van Noordwijk M., Anderson J., Ong C., Perfecto I. (1998). Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues *Agriculture, Ecosystems and Environment* 67: 1-22.
- Vandermeer J.H. (1989). *The Ecology of Intercropping*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 237 p.
- Vanni M.J., Findlay D.L. (1990). Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology* 71: 921-937.
- Varchola J.M., Dunn J.P. (2001). Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera : Carabidae) activity in fields of corn. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 83(1-2): 153-163.
- Vavilov N.I. (1951). *Origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants: selected writings*, Chronica botanica, Waltham, Massachusetts.
- Vazquez A., Pérez B., Fernandez-Gonzalez F., Moreno J.M. (2002). Recent fire regime characteristics and potential natural vegetation relationships in Spain. *Journal of Vegetation Science* 13: 663-676.
- Vellend M. (2005). Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *American Naturalist* 166(2): 199-215.

- Vellend M., Geber M.A. (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8: 767-781.
- Velthuis H.H.W., van Doorn A. (2006). A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie* 37(4): 421-451.
- Verdier-Metz I., Coulon J.B., Pradel P., Viallon C., Albouy H., Berdagué J.L. (2000). Effect of the botanical composition of hay and casein genetic variants on the chemical and sensory characteristics of ripened Saint-Nectaire type cheeses. *Lait* 80: 361-370.
- Verdier-Metz I., Pradel P., Coulon J.B. (2002). Influence of the forage type and conservation on the cheese sensory properties, *Multi-function grasslands: quality forages, animal products and landscapes*. 19. General Meeting of the European Grassland Federation, 2002/05/27-30, La Rochelle, France, Durand J.L., ed.: 604-605.
- Verma M., Brar S.K., Tyagi R.D., Surampalli R.Y., Valero J.R. (2007). Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp.: Panoply of biological control. *Biochemical Engineering Journal* 37(1): 1-20.
- Verschwele A., Niemann, P. (1993). Indirect weed control by selection of wheat cultivars, *Maîtrise des adventices par voie non chimique IFOAM*, Dijon, Thomas J.-M., ed., IFOAM: 269-273.
- Vertuani S., Angusti A., Manfredini S. (2004). The antioxidants and pro-antioxidants network: an overview. *Current pharmaceutical design* 10(14): 1677-1694.
- Vessey J.K., Pawlowski K., Bergman B. (2005). Root-based N₂-fixing symbioses: Legumes, actinorhizal plants, *Parasponia* sp and cycads. *Plant and Soil* 274(1-2): 51-78.
- Vetter S., Fox O., Ekschmitt K., Wolters V. (2004). Limitations of faunal effects on soil carbon flow: density dependence, biotic regulation and mutual inhibition. *Soil Biology & Biochemistry* 36(3): 387-397.
- Viaud V., Mérot P. (2002). Nitrate and Dissolved Organic Carbon In Stream Water: Assessing The Buffer Capacities of Hedgerow Systems. Study Case In Brittany, France, *EGS XXVII General Assembly*, Nice, 21-26 April 2002: Abstract #3055.
- Vicens N., Bosch J. (2000). Pollinating efficacy of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae) on 'Red Delicious' apple. *Environmental Entomology* 29: 235-240.
- Vicens N., Bosch J. (2000). Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology* 29: 413-420.
- Vilà M., Pino F., Font X. (2007). Regional assessment of plant invasions across different habitat types. *Journal of Vegetation Science* 18: 35-42.
- Vilà M., Weiner J. (2004). Are invasive plant species better competitors than native plant species? - Evidence from pairwise experiments. *Oikos* 105: 229-238.
- Vile D., Shipley B., Garnier E. (2006). A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87(2): 504-517.
- Villénave C., Cadet P. (1998). Interactions of *Helicotylenchus dihystra*, *Pratylenchus sefaensis* and *Tylenchorhynchus gladiolatus* on two plants from the soudano-sahelian zone of West Africa. *Nematropica* 28: 31-39.
- Villénave C., Cadet P. (1999). Influence of soil organic matter and ion concentration on some Senegalese plant-parasitic nematodes. *European Journal of Soil Biology* 35: 189-197.
- 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.
- Vockeroth J.R. (1992). The flower flies of the subfamily Syrphinae of Canada, Alaska and Greenland, The Insects and Arachnids of Canada, 18, Agriculture Canada, Ottawa, 456 p.
- Volkl W., Stechmann D.H. (1998). Parasitism of the black bean aphid (*Aphis fabae*) by *Lysiphlebus fabarum* (Hym., Aphidiidae): the influence of host plant and habitat. *Journal of Applied Entomology* 122(5): 201-206.
- von Tiedemann A. (2002). The suppressiveness potential of plants - An approach for "increasing the richness of the soil". *Berichte Über Landwirtschaft*: 57-66.
- Vreeken-Buijs M.J., Hassink J., Brussaard L. (1998). Relationships of soil microarthropod biomass with organic matter and pore size distribution in soils under different land use. *Soil Biology & Biochemistry* 30(1): 97-106.
- Vulliamy B., Potts S.G., Willmer P.G. (2006). The effects of cattle grazing on plant-pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape. *Oikos* 114(3): 529-543.
- Wacker L., Baudois O., Eicheberger-Glinz S., Schmid B. (2008). Environmental heterogeneity increases complementarity in experimental grassland communities. *Basic and Applied Ecology* 9(5): 467-474.
- Wackers F.L. (2004). Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control* 29(3): 307-314.
- Waldrop M.P., Firestone M.K. (2006). Response of microbial community composition and function to soil climate change. *Microbial Ecology* 52(4): 716-724.
- Waldrop M.P., Zak D.R., Blackwood C.B., Curtis C.D., Tilman D. (2006). Resource availability controls fungal diversity across a plant diversity gradient. *Ecology Letters* 9(10): 1127-1135.
- Walker M.P., Dover J.W., Sparks T.H., Hinsley S.A. (2006). Hedges and green lanes: Vegetation composition and structure. *Biodiversity and Conservation* 15(8): 2595-2610.
- Wallace H.M., Vithanage V., Exley E.M. (1996). The Effect of Supplementary Pollination on Nut Set of Macadamia (Proteaceae) *Annals of Botany* 78: 765-773.
- Waller P.J., Ljungstrom B.L., Schwan O., Martin L.R., Morrison D.A., Rydzik A. (2006). Biological control of sheep parasites using *Duddingtonia flagrans*: Trials on commercial farms in Sweden. *Acta Veterinaria Scandinavica* 47(1): 23-32.
- Wallis de Vries M.F., Tallowin J.R.B., Dulphy J.P., Sayer M., Diana E. (2004). Effects of livestock breed and stocking rate on sustainable grazing systems: 5. Short-term effects on fauna. In Land use systems in grassland dominated regions. Proceedings of the 20th General Meeting of the European Grassland Federation, Luzern, Switzerland, 21-24 June 2004, (Lüscher A. et al., eds.), Zurich Switzerland: 626-628.
- Wang B., Qiu Y.L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16(5): 299-363.
- Wardle D.A. (2002). Communities and Ecosystems – Linking the Aboveground and Belowground Components, University Press, Princeton, NJ, Princeton, 400.

- Wardle D.A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9(7): 870-886.
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N., Setälä H., Van der Putten W.H., Wall D.H. (2004). Ecological linkage between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1634-1637.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M. (2000). Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89: 11-23.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M., Yeates G.W., Nicholson K.S., Bardgett R.D., Watson R.N., Ghani A. (1999). Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity and ecosystem properties. *Ecological Monographs* 69: 535-568.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Nicholson K.S. (1997). Biodiversity and plant litter : experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Wardle D.A., Grime J.P. (2003). Biodiversity and stability of grassland ecosystem functioning. *Oikos* 100(3): 622-623.
- Wardle D.A., Williamson W.M., Yeates G.W., Bonner K.I. (2005). Trickle-down effects of aboveground trophic cascades on the soil food web. *Oikos* 111(2): 348-358.
- Wardle D.A., Yeates G.W., Williamson W., Bonner K.I. (2003). The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups. *Oikos* 102(1): 45-56.
- Warren M.S., Hill J.K., Thomas J.A., Asher 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.
- Waser N.M., Chittka L., Price M.V., Williams N.M., Ollerton J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.
- Wasilewska L. (1995). Differences in development of soil nematode communities in single-species and multi-species grass experimental treatments. *Applied Soil Ecology* 2(1): 53-64.
- Waterhouse D.F. (1974). The biological control of dung. *Scientific American* 230: 100-109.
- Way M.J., Cammell M.E. (1981). Effects of weeds and weed control on invertebrate pest ecology. In Proc. Univ. York and Br. Ecol. Soc. and Feder. Br. Plant Pathol., Pitman, London: 443-458.
- Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B.M., Thomashow L.S. (2002). Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 40: 309-348.
- Wells W.C., Isom W.H., Waines J.C. (1988). Outcrossing rates of six common bean lines. *Crop Science* 28: 177-178.
- Weltzin J.F., Muth N.Z., Von Holle B., Cole P.G. (2003). Genetic diversity and invasibility: a test using a model system with a novel experiment design. *Oikos* 103(3): 505-518.
- Wertz S., Degrange V., Prosser J.I., Poly F., Commeaux C., Freitag T., Guillaumaud N., Le Roux X. (2006). Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environmental Microbiology* 8(12): 2162-2169.
- Wertz S., Degrange V., Prosser J.I., Poly F., Commeaux C., Guillaumaud N., Le Roux X. (2007). Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance. *Environmental Microbiology* 9(9): 2211-2219.
- West B.C., Messmer T.A. (2006). Effects of livestock grazing on duck nesting habitat in Utah. *Rangeland Ecology & Management* 59(2): 208-211.
- Westerkamp C. (1991). Honeybees are poor pollinators – why? *Plant Systematics and Evolution* 177: 71-75.
- Westerkamp C., Gottsberger G. (2000). Diversity pays in crop pollination. *Crop Science* 40: 1209-1222.
- Westerman P.R., Wes J.S., Kropff M.J., Van der Werf W. (2003). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 40(5): 824-836.
- Westgard P.H., Flexner L.J., Vanburskirk P., Gonzalves P., Hilton R. (1990). Dispersal pattern of the twospotted spider mite from orchard groundcover into pear. *Bulletin OILB/SROP* 13(2): 53-57.
- Weston L.A. (2005). History and current trends in the use of allelopathy for weed management. *HortTechnology* 15(3): 529-534.
- Westphal A., Becker J.O. (2001). Soil suppressiveness to *Heterodera schachtii* under different cropping sequences. *Nematology* 3: 551-558.
- Westphal C., Steffan-Dewenter I., Tschamtké T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* 6(11): 961-965.
- Westphal C., Steffan-Dewenter I., Tschamtké T. (2006). Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* 149: 289-300.
- White A.J., Wratten S.D., Berry N.A., Weigmann U. (1995). Habitat manipulation to enhance biological control of Brassica pests by hover flies (Diptera: Syrphidae). *Journal of Economic Entomology* 88(5): 1171-1176.
- White J., Hodgson J. (2000). New Zealand Pasture and Crop Science, OUP Australia & New Zealand, 336p.
- White P.C.L., Hassall M. (1994). Effects of Management on Spider Communities of Headlands in Cereal Fields. *Pedobiologia* 38(2): 169-184.
- Whitham T.G., Bailey J.K., Schweitzer J.A., Shuster S.M., Bangert R.K., LeRoy C.J., Lonsdorf E.V., Allan G.J., DiFazio S.P., Potts B.M., Fischer D.G., Gehring C.A., Lindroth R.L., Marks J.C., Hart S.C., Wimp G.M., Wooley S.C. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Review Genetics* 7: 510-523.
- Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J. (1998). Prokaryotes: The unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95(12): 6578-6583.
- Whitmore A.P., Schroder J.J. (2007). Intercropping reduces nitrate leaching from under field crops without loss of yield: A modelling study. *European Journal of Agronomy* 27(1): 81-88.
- Whittington F.M., Dunn R., Nute G.R., Richardson R.I., Wood J.D. (2006). Effect of pasture type on lamb product quality. New developments in Sheepmeat quality, *New Developments in Sheepmeat quality*, 2006/05/24-25, Bristol, British Society of Animal Science: 27-31.
- Whittington R., Winston M.L. (2003). Are bumble bee colonies in tomato greenhouses obtaining adequate nutrition? *Canadian Entomologist* 135(6): 883-892.

- Wiggers M.S., Pratt P.D., Tipping P.W., Welbourn C., Cuda J.P. (2005). Within-plant distribution and diversity of mites associated with the invasive plant *Schinus terebinthifolius* (Sapindales : Anacardiaceae) in Florida. *Environmental Entomology* 34(4): 953-962.
- Wijesinghe D.K., John E.A., Hutchings M.J. (2005). Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* 93: 99-112.
- Wilby A., Thomas M.B. (2002). Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters* 5(3): 353-360.
- Wilby A., Villareal S.C., Lan L.P., Heong K.L., Thomas M.B. (2005). Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Entomology* 30(5): 497-501.
- Wilhelm W., Wortmann C.S. (2004). Tillage and rotation interactions for corn and soybean grain yield as affected by precipitation and air temperature. *Agronomy Journal* 96: 425-432.
- Wilhoit L.R. (1991). Modelling the population dynamics of different aphid genotypes in plant variety mixtures. *Ecological Modelling* 55: 257-283.
- Williams I.H. (1994). The dependence of crop production within the European Union on pollination by honeybees. *Agricultural Zoology Reviews* 6: 229-257.
- Wilsey B.J., Polley H.W. (2002). Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters* 5: 676-684.
- Wilsey B.J., Polley H.W. (2004). Realistically low species evenness does not alter grassland species richness-productivity relationships. *Ecology* 85: 2693-2700.
- Wilsey B.J., Potvin C. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: The importance of species evenness and identity in a Quebec old field. *Ecology* 81(4): 887-893.
- Wilson B.J., Peters N.C.B. (1982). Some studies of competition between *Avena fatua* L. and spring barley. I. The influence of *A. fatua* on yield of barley. *Weed Research* 22: 143-148.
- Winfield A.L. (1963). A study on the effects of insecticides on parasites of larvae of blossom beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 6: 309-318.
- Winfree R., Williams N.M., Dushoff J., Kremen C. (2007). Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters* 10(11): 1105-1113.
- Wisler G.C., Norris R.F. (2005). Interactions between weeds and cultivated plants as related to management of plant pathogens. *Weed Science* 53: 914-917.
- Wolfe B.E., Husband B.C., Kironomos J.N. (2005). Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. *Ecology Letters* 8: 218-223.
- Wolfe L.M. (2002). Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist* 160(6): 705-711.
- Wolfe L.M., Elzinga J.A., Biere A. (2004). Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters* 7(9): 813-820.
- Wolfe M.S. (2000). Crop strength through diversity. *Nature* 406(6797): 681-682.
- Wolff A., Paul J.-P., Martin J.-L., Bretagnolle V. (2001). The benefits of extensive agriculture to birds : the case of the Little Bustard. . *Journal of Applied Ecology* 38: 963-975
- Wolsing M., Prieme A. (2004). Observation of high seasonal variation in community structure of denitrifying bacteria in arable soil receiving artificial fertilizer and cattle manure by determining T-RFLP of nir gene fragments. *FEMS Microbiology Ecology* 48(2): 261-271.
- Woodcock B.A., Potts S.G., Westbury D.B., Ramsay A.J., Lambert M., Harris S.J., Brown V.K. (2008). The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology* 32(3): 302-311.
- Wright D.H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- Wright J.P., Naeem S., Hector A., Lehman C.L., Reich P.B., Schmid B., Tilman D. (2006). Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9: 111-120.
- Wyss E. (1995). The effects of weed strips on aphids and aphidophagous predators in an apple orchard. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75(1): 43-49.
- Xiong Y.G. (1990). Final Technical Report of Paulownia Project (Phase II), Académie chinoise d'Agroforesterie.
- Xiong Z.Q., Xing G.X., Tsuruta H., Shen G.Y., Shi S.L., Du L.J. (2002). Field study on nitrous oxide emissions from upland cropping systems in China. *Soil Science and Plant Nutrition* 48(4): 539-546.
- Yarrow N.H., Penning P.D. (2001). The liveweight gain of Limousine x Friesian heifers grazing perennial ryegrass/white clover swards of different clover content and the effects of their grazing on sward botanical composition. *Grass & Forage Science* 56: 238-248.
- Yeates G.W., Bardgett R.D., Cook R., Hobbs P.J., Bowling P.J., Potter J.F. (1997). Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes. *Journal of Applied Ecology* 34(2): 453-470.
- Yergeau E., Bokhorst S., Huiskes A.H.L., Boschker H.T.S., Aerts R., Kowalchuk G.A. (2007). Size and structure of bacterial, fungal and nematode communities along an Antarctic environmental gradient. *FEMS Microbiology Ecology* 59(2): 436-451.
- Young O.A., Cruickshank G.J., Maclean K.S., Muir P.D. (1994). Quality of meat from lambs grazed on seven pasture species in Hawkes Bay. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 37(2): 177-186.
- Young O.A., Lane G.A., Priolo A., Fraser K. (2003). Pastoral and species flavour in lambs raised on pasture, lucerne or maize. *Journal of the science of food and agriculture* 83(2): 93-104.
- Yuan F., Ran W., Shen Q.R., Wang D.Z. (2005). Characterization of nitrifying bacteria communities of soils from different ecological regions of China by molecular and conventional methods. *Biology and Fertility of Soils* 41(1): 22-27.
- Zak D.R., Holmes W.E., White D.C., Peacock A.D., Tilman D. (2003). Plant diversity: soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology* 84: 2042-2050.
- Zamora D.S., Jose S., Napolitano K. (2007). Competition for nitrogen in a loblolly pine (*Pinus taeda*) - cotton (*Gossypium hirsutum*) alley cropping system in the Southeastern United States, *When Trees and Crops Get Together, Proceedings of the 10th North American Agroforestry Conference*, Québec City, Canada, Campeau A.O.a.S., ed.

- Zang L.S., Liu T.X. (2007). Intraguild interactions between an oligophagous predator, *Delphastus catalinae* (Coleoptera: Coccinellidae), and a parasitoid, *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae), of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Biological Control* 41(1): 142-150.
- Zannone L., Assemet L., Rotili P., Jacquard P. (1983). An experimental study of intraspecific competition within several forage crops. *Agronomie* 3(5): 451-459.
- Zavaleta E.S., Hulvey K.B. (2004). Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* 306: 1175-1177.
- Zehnder G.W., Hough-Goldstein J. (1990). Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) population development and effects on yield of potatoes with and without straw mulch. *Journal of Economic Entomology* 83(5): 1982-1987.
- Zeiter M., Stampfli A., Newbery D.M. (2006). Recruitment limitation constrains local species richness and productivity in dry grassland. *Ecology* 87: 942-951.
- Zeppa G., Giordano M., Gerbi V., Arlorio M. (2003). Fatty acid composition of Piedmont "Ossolano" cheese. *Lait* 83: 167-173.
- Zhang A., Olkowski W. (1989). Ageratum cover crop aids Citrus biocontrol in China. *IPM Practitioner* 11: 8-10.
- Zhang W., Ricketts T.H., Kremen C., Carney K., Swinton S.M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64(2): 253-260.
- Zimdahl R.L. (1980). Weed-crop competition : a review, International Plant Protection Center, Oregon State University, 195 p.
- Zobel M., Öpik M., Moora M., Pärtel M. (2006). Biodiversity and ecosystem functioning: It is time for dispersal experiments. *Journal of Vegetation Science* 17: 543-547.
- Zurbrugg C., Frank T. (2006). Factors influencing bug diversity (Insecta: Heteroptera) in semi-natural habitats. *Biodiversity and Conservation* 15(1): 275-294.

Chapitre 3.

L'insertion des objectifs de biodiversité dans les systèmes de production agricoles

Coordinateurs :

Jean Roger-Estrade
Jacques Baudry

Autres auteurs :

Sylvie Bonny
Christian Deverre
Isabelle Doussan
Philippe Fleury
Thierry Hance
Sylvain Plantureux

Sommaire

3.1. Introduction.....	3
3.2. Les facteurs jouant sur l'adoption des pratiques favorables à la biodiversité.....	5
3.2.1. Les facteurs sociaux.....	5
3.2.1.1. "Visions du monde" des agriculteurs à prendre en compte dans le cadre de l'acceptabilité des objectifs de biodiversité	5
3.2.1.2. Les facteurs sociaux affectant les choix des agriculteurs.....	7
3.2.2. Les facteurs techniques freinant l'insertion de pratiques favorables à la biodiversité dans les systèmes de production	11
3.2.2.1. L'organisation spatiale des activités agricoles.....	11
3.2.2.2. La conduite des systèmes de culture	16
3.2.2.2.1. La désintensification et la protection intégrée.....	17
3.2.2.2.2. Réduction de la fertilisation minérale et organique.....	27
3.2.2.2.3. Désintensification du mode d'utilisation des prairies	29
3.2.2.2.4. Sélection de cultivars pour des systèmes extensifs	33
3.2.2.2.5. Simplification du mode d'implantation des cultures	34
3.2.2.2.6. Diversification des cultures	37
3.2.2.3. La gestion des éléments non productifs (haies, bordures de champ, bandes enherbées).....	43
3.2.3. Les dimensions juridiques et économiques de l'adoption de pratiques favorables à la biodiversité.....	48
3.2.3.1. Facteurs économiques favorables à l'insertion des pratiques favorisant la biodiversité dans les systèmes de production	48
3.2.3.1.1. Accroissement du revenu	49
3.2.3.1.2. Réduction des coûts de production	52
3.2.3.2. Les freins de nature économique à l'insertion dans les systèmes de production de mesures favorisant la biodiversité	54
3.2.3.2.1. Freins juridiques susceptibles de gêner l'intégration, par les exploitants agricoles, de pratiques favorables à la biodiversité	54
3.2.3.2.2. Facteurs économiques freinant l'insertion des pratiques favorisant la biodiversité dans les systèmes de production.	57
3.3. L'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production agricole : un processus dynamique et collectif.....	64
3.3.1. Stratégies des agriculteurs vis-à-vis des mesures de politique publique.....	65
3.3.2. Les formes du débat public et les dynamiques collectives	68
3.3.3. L'insertion de la biodiversité dans le développement agricole : associer changement technique et dynamiques sociales	75
3.4. Conclusion générale	79
Annexe.....	82
Références bibliographiques citées dans le chapitre 3.....	86

3.1. Introduction

Le développement de systèmes de production préservant et valorisant la biodiversité dépend de la manière dont les agriculteurs intègrent cette préoccupation dans leurs pratiques et dans leurs systèmes techniques. Les déterminants de l'acceptabilité par un agriculteur de telle ou telle mesure, de telle ou telle technique innovante sont très nombreux et, de plus, très imbriqués. On peut cependant dégager trois grands groupes de facteurs.

Les facteurs sociaux : l'histoire personnelle de l'agriculteur, sa sensibilité à l'égard des problématiques environnementales, mais également le poids de son environnement social sont quelques uns des paramètres à prendre en compte pour expliquer le niveau d'acceptabilité de mesures agri-environnementales. Il existe une littérature assez abondante sur ce sujet, en particulier en Europe, où, depuis le début des années 90 et la mise en place de la PAC 92, plusieurs équipes (mêlant sociologues, anthropologues, psychologues...) ont mené des études pour identifier quel pouvaient être les freins à l'adoption de mesures agri-environnementales, à la participation à des programmes collectifs de protection de la nature, etc. Ces travaux font ressortir l'importance du facteur psychologique pour expliquer des réticences, qui, contrairement à une pensée assez répandue, ne s'expliquent pas seulement par des considérations d'ordre économique (même si celles ci jouent également, voir ci-après). En particulier plusieurs rapports ont été rendus à la commission européenne, soucieuse d'évaluer sur le terrain les freins à la mise en œuvre des mesures agri-environnementales.

Les facteurs d'ordre technique. Les travaux sur le fonctionnement de l'exploitation agricole ont montré que tout changement technique (qu'il s'agisse d'une opération culturale innovante, de la mise en place d'une nouvelle rotation ou d'un changement de calendrier de travail), devait, pour être adopté de manière durable, s'intégrer dans un schéma général de fonctionnement de l'exploitation qui décrit la logique adoptée par l'agriculteur pour produire. S'il existe plusieurs types d'approches pour décrire cette logique, on peut considérer qu'elles reposent toutes sur l'idée que l'agriculteur met en œuvre un projet répondant à un certain nombre d'objectifs pour lui et sa famille, en tenant compte d'un ensemble de contraintes et d'atouts concernant (i) l'histoire de l'exploitation, (ii) la main d'œuvre (familiale et salariée) disponible, (iii) l'équipement et les bâtiments, (iv) le milieu exploité (taille de l'exploitation, structure du parcellaire, nature des sols, du climat...). La dimension spatiale des activités devient, comme le montrent les précédents chapitres, essentielle dans la gestion de la biodiversité. Les études portant sur l'analyse de la manière dont cette logique de fonctionnement pèse sur la capacité à adopter des mesures visant à protéger la biodiversité sont très rares. Même celles qui portent dans le titre la mention "farming system & biodiversity" ne traitent pas directement cette question.

Les facteurs économiques. Le coût de l'adoption des changements techniques est un élément déterminant de leur insertion dans les systèmes de production agricoles. Les études faisant la part entre la préservation de la biodiversité et le maintien de l'efficacité économique des systèmes de production sont, là encore, très rares. La spécialisation des exploitations et l'intensification de l'utilisation des moyens de production répond à une logique économique clairement identifiée : en particulier cette évolution est liée au renchérissement du coût relatif du travail, qui a poussé à la substitution de ce facteur par des intrants d'origine industrielle, ce qui a conduit à rechercher des économies d'échelle en production céréalière, laitière ou en élevage Hors-sol... Ce mouvement a par ailleurs été favorisé par un coût relativement bas des énergies fossiles (et la non prise en compte de ses effets sur l'environnement). Si la plupart des mesures favorisant la biodiversité sont basées sur une évolution allant dans un sens inverse (désintensification de la production, diversification des espèces cultivées, réintroduction des haies, diminution des rendements et donc de la ressource alimentaire d'un certain nombre d'espèces sauvages), quelques unes vont dans le même sens (simplification du travail du sol). L'évaluation économique est donc plus délicate qu'il n'y paraît, dès lors que l'on s'intéresse à d'autres systèmes que ceux pour lesquels la biodiversité n'est pas directement rétribuée par le marché (cas de certaines productions AOC dont le cahier des charges mentionne explicitement cet aspect).

Ces trois groupes de facteurs interagissent : un agriculteur adoptera une mesure si elle ne heurte pas son système de valeurs, s'il peut l'insérer dans le schéma du fonctionnement global de son exploitation et si elle ne remet pas en cause la viabilité de l'exploitation. Mais le poids de chacun des facteurs dépendra aussi d'éléments extérieurs à l'exploitation elle-même : le type de territoire, la pression exercée par les filières de production, l'appartenance à une zone d'intérêt écologique...

Il existe diverses revues bibliographiques et méta-analyses sur les facteurs d'adoption des innovations en général par l'agriculture. Knowler et Bradshaw (2007), dans une méta-analyse de 31 articles couvrant une grande partie des agricultures de la planète, trouvent qu'il y a peu de variables explicatives universelles. Ils proposent un tableau récapitulatif des variables liées à la mise en place de pratiques de conservation des ressources ; elles sont de quatre types : 1) les variables caractérisant l'agriculteur et sa famille, 2) les caractéristiques biophysiques de l'exploitation, 3) les variables relatives à la conduite de l'exploitation et aux aspects financiers et 4) les facteurs externes. Les publications analysées donnent des résultats divergents à la fois sur les variables actives et sur le sens de leur influence. Un point important est l'analyse faite par les auteurs du niveau d'organisation pertinents à analyser pour comprendre les conséquences et les charges liées aux changements, tantôt au niveau de l'exploitation, tantôt au niveau collectif. Ceci justifie la mise en place de politiques publiques pour que la collectivité bénéficie d'actions individuelles. La revue bibliographique de Kilpatrick (2003), plus succincte, insiste sur les difficultés liées à l'adoption de pratiques de conservation, comme leur complexité, leur incompatibilité avec des pratiques existantes ou leur difficulté d'implémentation individuelle. Elle propose donc que les innovations soient diffusées via des actions collectives participatives. Ce point sera traité dans le chapitre 4 de ce document.

Ambiguïté dans l'usage de l'expression "farm management" et difficulté de la recherche de la littérature pertinente pour ce chapitre

La production scientifique sur le thème "*biodiversity & farm management*" est abondante, cependant, elle donne peu d'information sur la mise en place de stratégie de gestion au sein de l'exploitation pour atteindre des objectifs de biodiversité. Le sens commun et des points de vue normatifs tiennent lieu de raisonnement sur la gestion. Le cas le plus courant est que "*farm management*" désigne une opposition entre "agriculture conventionnelle" et "agriculture biologique" sans que l'impact sur la biodiversité des techniques différenciant l'une est l'autre soit explicité (Bengtsson et al., 2005; Roschewitz et al., 2005) ; implicitement l'agriculture biologique n'employant pas de pesticide de synthèse est jugée favorable à la biodiversité, bien que les observations puissent être contrastées (Bretagnolle & Houte, 2005; Purtauf et al., 2005).

Ainsi, la plupart des articles proposant de nouvelles formes de "gestion" des exploitations concluent à la nécessité d'implanter des haies, des bandes enherbées ou de diminuer les intrants sans s'interroger sur la faisabilité sociale, économique ou technique. Même quand l'intérêt économique est abordé, l'aspect technique peut être totalement occulté. Un exemple caricatural est donné par Farber (2006) qui montre que puisque certaines mesures d'intérêt environnemental sont rentables d'après les travaux à la parcelle, les agriculteurs peuvent les adopter. Les aspects d'emploi du temps ou de maîtrise des techniques ne sont pas abordés, le schéma de développement "normatif" continue à fonctionner.

Nous développons ces approches sur la compréhension du fonctionnement des exploitations plus bas.

3.2. Les facteurs jouant sur l'adoption des pratiques favorables à la biodiversité

3.2.1. Les facteurs sociaux

Les facteurs sociaux qui pèsent sur les décisions des agriculteurs à prendre en compte la conservation des ressources naturelles et de la biodiversité en particulier peuvent être abordés sous deux angles : ceux qui ressortent du domaine individuel (de "la vision du monde" de l'agriculteur) et les facteurs sociaux proprement dits, qui dépendent des relations avec d'autres acteurs.

3.2.1.1. "Visions du monde" des agriculteurs à prendre en compte dans le cadre de l'acceptabilité des objectifs de biodiversité

Pour le philosophe et économiste Thompson, (1995), la prise en compte par les agriculteurs occidentaux¹ des qualités de l'environnement naturel et en particulier de la biodiversité se heurte à une "vision du monde", à un "paradigme productiviste" enraciné dans l'histoire sociale, économique et technique de l'agriculture depuis la fin du XVII^{ème} siècle. Cette vision du monde dominante est concurrencée par d'autres ("*stewardship*", calcul économique, holisme), mais ces dernières ne viennent généralement que corriger ou se substituer à la marge à la première. Il considère que le développement d'une "agriculture durable" ne peut s'effectuer que graduellement, en tenant compte de ces valeurs, et qu'une des conditions de ce développement est la reconnaissance par les mouvements de protection de la nature de la légitimité de l'activité de production alimentaire, qui est constituée le noyau central de ces "visions du monde" des agriculteurs.

Le paradigme productiviste

Le paradigme productiviste peut être résumé par la formule selon laquelle **le volume de la production agricole est considéré comme la norme d'évaluation de la qualité de l'activité agricole**. Cette vision du monde est couplée avec celle qui définit la vocation de l'agriculture, souvent reprise par les politiques : "nourrir le monde". Pour Thompson, ce paradigme repose sur trois bases philosophico-religieuses issues de la pensée protestante, pensée dominante chez les pionniers du productivisme, qui se sont diffusées au-delà de la stricte sphère d'influence de cette religion.

- Le lien entre vertu et labeur ("*industriousness*"), une *éthique du travail* qui considère que le "*hard work*" est une valeur morale incontournable, mesurable à la quantité de production qui en est issue. Cette valeur, qui fait de la productivité physique du travail la mesure de la vertu, est régulièrement mise en scène dans les fêtes et les concours agricoles traditionnels.
- La *doctrine de la Grâce*. Cette doctrine pourrait rentrer en contradiction avec la première, puisqu'elle stipule que les "élus" sont choisis par le Seigneur indépendamment de leurs vertus terrestres. Cependant, une interprétation de cette doctrine soutient que des signes de Grâce future sont envoyés par Celui-ci sous la forme de la fertilité, humaine, mais aussi végétale et animale. La fertilité est un don de Dieu et ne saurait donc être découragée.
- Le mythe du *Jardin d'Eden*. Ce mythe, partagé par les autres courants du christianisme, fait de la terre idéale une demeure pour l'humanité ("*home for humanity*"), un lieu où toutes les entités non humaines sont là pour le bien-être des hommes. Il est donc impératif que tous les espaces disponibles soient mis en valeur, soient cultivés. Les terres non cultivées sont des terres perdues ("*wastelands*"), des espaces étrangers à la volonté divine de mettre la terre au service des hommes. Il est donc moralement nécessaire de les "mettre en valeur" au service de l'humanité.

Thompson souligne également que ces valeurs ont été largement partagées par les chercheurs s'occupant de l'agriculture, souvent issus eux-mêmes du monde agricole. Leur adhésion à cette vision du monde explique en partie leur intense engagement dans la voie d'innovations favorisant le productivisme.

¹ Paul B. Thompson concentre son attention sur les USA, mais il inclut explicitement dans ses analyses les autres pays anglo-saxons et ceux de l'Union Européenne.

Le point clé du paradigme productiviste est donc la valeur morale du travail, le lien entre travail et récompense. Consciemment ou inconsciemment, ce lien amène à juger négativement les espaces qui n'apparaissent pas bien entretenus, d'où une attitude pour le moins réticente face à des innovations techniques visant à incorporer des éléments de "nature sauvage" dans les systèmes cultivés (Halfacree, 1999). En Suisse, Jurt (1998) a enquêté auprès d'agriculteurs pour évaluer leur sentiment à l'égard des mesures de préservation de la biodiversité. Les paysans interrogés s'accordaient tous à dire qu'une nature non exploitée ne leur plaisait pas. S'ils n'entretennent pas le paysage, la terre va selon eux déperir, se transformer en steppe et en broussailles, les plantes vont se développer de façon anarchique et tout sera plein d'épines. Ces vues esthétiques se reflètent bien sûr également dans les modes de production paysans. Toute l'exploitation doit être "ordonnée, propre et en ordre", afin que l'agriculteur puisse parler d'une "belle exploitation". Et seule une "belle exploitation" permet d'être un "bon paysan", méritant la reconnaissance de ses pairs. "L'ordre et la propreté" sur ses propres terres revêt ainsi une importance à ne pas sous-estimer pour la satisfaction intérieure ainsi que pour l'acceptation au sein de la communauté paysanne (étude citée par Klaus et al., 2001). Ce sentiment freine l'adoption de mesures favorables à la biodiversité lorsqu'elles impliquent de maintenir des zones refuges non cultivées sur le territoire de l'exploitation.

Le "ménagement" ("*Agricultural stewardship*")

Cette autre vision du monde (qui tempère plus qu'elle ne concurrence le paradigme productiviste), s'appuie également sur un devoir religieux, celui de protéger et reproduire l'intégrité de la création divine. Thompson souligne l'attention et les vertus accordées par les sociétés agricoles traditionnelles aux soins portés au sol, à l'eau, aux plantes et aux animaux par l'agriculteur, qui est le superviseur de leurs interactions. Il juge que les agriculteurs qui pratiquent ce "ménagement" le font en mobilisant une connaissance implicite des processus écologiques qui régissent ces relations. Mais cette éthique ne s'applique pas aux espaces "sauvages", puisqu'elle intègre également le mythe du Jardin d'Eden. "Le ménagement n'a jamais concerné l'ensemble des valeurs environnementales"². Il ne s'applique qu'aux éléments nécessaires à la bonne réalisation de l'activité agricole. Il est davantage une contrainte au productivisme qu'une alternative à celui-ci. Par certains aspects, il est possible de rattacher un concept comme celui de "l'agriculture durable" à cette vision du monde, du moins tel qu'il est véhiculé par certains courants agricoles s'en réclamant (Deléage, 2004).

Le calcul économique

Cette vision du monde (qui va au-delà d'une simple technique comptable) issue du développement du capitalisme et de l'économie positive met au cœur de l'organisation de la production l'optimisation de l'ensemble des facteurs et non uniquement le travail comme dans la version de base du productivisme. Ce calcul peut remettre en cause certains choix de maximisation des volumes lorsque les coûts des intrants nécessaires viennent réduire les marges bénéficiaires. Ceci peut jouer comme modérateur du productivisme, notamment en cas de baisse des prix. Pour Thompson, cette vision du monde calculatrice, souvent dénoncée par les mouvements naturalistes comme moteur du productivisme, peut au contraire être un facteur de rupture avec celui-ci si elle est couplée avec des politiques incitatives à la transformation des systèmes de production ou qui sanctionnent les externalités négatives. "Si nous voulons que les agriculteurs poursuivent des objectifs environnementaux, nous devons construire des politiques qui leur donnent des incitations à le faire"³. Ces politiques peuvent peser sur les marchés pour faire prendre en compte "le vrai coût de l'alimentation".

En période de baisse des prix agricoles et de maintien des soutiens publics liés à la superficie de l'exploitation, le calcul économique, ainsi "incité", a pu amener certains agriculteurs à adopter des pratiques jugées favorables aux ressources naturelles et à la biodiversité qui faisaient baisser les coûts de production proportionnellement davantage que les rendements bruts, comme les itinéraires bas intrants, le non travail du sol ou la mise en jachère d'une partie des terres. Mais ce même calcul économique peut rendre ces décisions réversibles en cas de renversement du marché, comme ce fut le cas en 2007 avec l'envolée des prix des céréales.

² "Stewardship has never addressed the full range of environmental values" (p. 88)

³ "If we want farmers to pursue environmental goals, we should construct policies that give them initiatives to do so" (p. 117)

Les alternatives holistiques

Pour la plupart des mouvements naturalistes protectionnistes, les écosystèmes naturels ont des valeurs en eux-mêmes⁴, et il est nécessaire de maintenir leur intégrité. L'agriculture est par définition perturbatrice de ces écosystèmes naturels et ne saurait donc intégrer ces valeurs. La vision holiste écosystémique peut pousser à davantage de productivisme, de manière à réduire les surfaces agricoles et à réserver plus de place aux milieux non anthropisés. Cette vision du monde est portée par exemple par le biologiste E.O Wilson (2002).

A moins de considérer les milieux agricoles comme des communautés biotiques à part entière, ce que soutiennent certains mouvements adoptant des approches systémiques de la production agricole (organic farming, perennial polyculture. cf. Jackson, 1985). C'est aussi l'approche choisie en Europe en 1955 par les fondateurs de l'OILB (Organisation Internationale de Lutte Biologique et intégrée contre les animaux et plantes nuisibles (cf. <http://www.iobc-wprs.org>) Mais cette vision du monde se heurte alors pour Thompson aux échelles auxquelles on considère ces agro-écosystèmes et à leur insertion dans l'espace des milieux naturels.

Vers une agriculture durable ?

Bien qu'il soit très prudent, Thompson paraît assumer le fait que c'est en s'appuyant sur une combinaison des trois visions du monde alternatives au productivisme que peut se construire une agriculture durable, en particulier face à des questions comme celle de la protection de la biodiversité. Mais pour lui, il est impératif que les mouvements naturalistes acceptent l'idée que la production agricole est un impératif moral aussi important que la conservation des milieux naturels. Et il rappelle la formule d'Aldo Leopold (1949, p. 6), considéré (sans doute à tort) par certains de ces mouvements comme le fondateur de la "Deep Ecology" (Potter, 1988) : "Imaginer que le petit déjeuner vient de chez l'épicier et que la chaleur vient du fourneau font partie des dangers spirituels de ceux qui ne possèdent pas de ferme"⁵

3.2.1.2. Les facteurs sociaux affectant les choix des agriculteurs

Les approches en terme de "visions du monde" permettent de comprendre certaines des réticences des agriculteurs face aux objectifs de conservation de la biodiversité, mais, pour comprendre les décisions concrètes qu'ils prennent, elles doivent être resituées dans un contexte faisant davantage appel à la situation de leur exploitation et aux interactions sociales qu'ils entretiennent avec leur famille, leurs pairs, leurs voisins, l'administration ou les organisations environnementalistes (Busck, 2002). Cette situation et ces interactions viennent renforcer ou au contraire contrecarrer les orientations dictées par les systèmes de valeur qui sous-tendent ces visions du monde. Siebert et al. (2006)⁶, synthétisant un ensemble substantiel de travaux (plus de 160 publications et rapports de recherche concernant l'Europe et plus spécifiquement la Finlande l'Allemagne, la Hongrie, les Pays-Bas, l'Espagne et la Royaume Uni⁷), de différentes disciplines (sociologie, anthropologie, économie, psychologie social, agronomie, science politique...) présentent une analyse des facteurs sociaux qui freinent ou favorisent l'adoption de mesures agri-environnementales par les agriculteurs européens, en mobilisant un nombre significatif d'études qualitatives portant sur des observations de terrain. Le cadre conceptuel de cette étude longitudinale consiste à distinguer trois niveaux (en interaction) de facteurs influant sur la décision de participer ou non aux programmes de conservation : le niveau individuel de l'agriculteur

⁴ Thompson écrit avant le Millenium Ecosystem Assessment (www.millenniumassessment.org) qui a amené des organisations environnementalistes à davantage mettre l'accent sur les "services" rendus par la biodiversité que sur sa valeur intrinsèque.

⁵ "The spiritual dangers of not owning a farm include assuming that breakfast comes from the grocery and that heat comes from the furnace."

⁶ Cette étude présente l'avantage d'être la plus récente et de couvrir une littérature dans des langues peu familières aux rédacteurs de cette expertise (allemand, néerlandais, finnois notamment). Nous l'avons complétée par des références en langues anglaise et française. Sauf en cas de référence à d'autres travaux, les affirmations contenues dans cette section proviennent de cet article.

⁷ La France n'y est abordée qu'à partir de publications portant sur des comparaisons internationales (Drake et al., 1999; Fay, 1999; Schramek et al., 1999; Deffuant, 2001; Brouwer et al., 2002).

(en distinguant la volonté – "*willingness*" - et la capacité – "*ability*"), le niveau de l'interaction sociale directe ou indirecte ("*wider social influences*") et le niveau de l'influence des politiques (prenant en compte en particulier la façon dont celles-ci sont configurées – "*designed*").

La volonté

Il s'agit ici d'identifier les facteurs favorables ou défavorables à l'adoption des politiques de conservation au niveau individuel de l'agriculteur (intérêts, valeurs, normes, image de soi, implication dans le problème...). Les auteurs rappellent que pour certaines disciplines (sociologie, anthropologie, et même psychologie sociale), ce niveau d'analyse qui réduit la décision à des "attitudes" individuelles est hautement problématique (on lui préfère des analyses qui mettent davantage l'accent sur les contextes historiques, culturels ou sociaux -identités, valeurs et pressions sociales ; Cf. par exemple Lind & Tyler, 1988; Ajzen, 1991; Law, 2004), alors qu'il est très largement adopté par l'économie standard (théorie de l'acteur rationnel cf. Simon, 1955).

Il n'est pas surprenant que les travaux conduits à ce niveau, souvent par des économistes, conduisent à estimer que l'incitation économique est un facteur essentiel dans la propension des agriculteurs à accepter ou à refuser les politiques de conservation (Drake et al., 1999; Schramek et al., 1999; Deffuant, 2001). Cet intérêt économique peut cependant être décliné en termes variables selon que l'on considère la maximisation du profit immédiat, la viabilité à long terme de l'exploitation (ce qui renvoie aux plans de développement de celle-ci) ou la minimisation du risque. Cette dimension de l'intérêt économique semble prévaloir dans les décisions des agriculteurs des pays du sud de l'Europe (Espagne, Portugal, Grèce), sans que l'on puisse démêler ce qui serait une variable culturelle ou l'effet du type d'enquête menée (d'avantage d'enquêtes quantitatives, moins de travaux d'observation de terrain).

Une autre dimension d'intérêt économique, plus indirecte, peut conduire les agriculteurs à avoir une attitude positive face aux politiques de conservation, comme la possibilité de développer l'agrotourisme ou de tirer profit d'activités de plein air (chasse, observation de la nature... ; Morris et al., 2000; Walford, 2002).

On peut cependant remarquer qu'à ce niveau individuel interviennent d'autres facteurs que celui du seul intérêt économique. Des travaux mettent en avant des raisons comme l'adoption de valeurs environnementales, le souci du maintien de l'exploitation pour les générations futures, la recherche de la satisfaction dans le travail ou la volonté de reconquérir la légitimité sociale du métier d'agriculteur (Velde et al. 2002).

Un facteur qui peut jouer dans un sens favorable ou défavorable face aux politiques de conservation est la perception qu'en ont les agriculteurs par rapport au maintien de leurs droits à poursuivre leur activité sur le long terme (Aarts & van Woerkum, 1999). S'ils ont l'impression que le soutien économique est attribué à contrecœur (avec notamment des délais de paiement qui s'allongent ou des conditions bureaucratiques en augmentation) ou que celui-ci n'est qu'une transition avant la confiscation pure et simple du droit de cultiver (comme cela semble le cas en Finlande, ce qui heurte fondamentalement la valeur du devoir de transmettre l'exploitation aux enfants, cf. Nieminen, 1999), leur attitude sera très négative, voire totalement contraire aux objectifs de la politique (retour à une agriculture minière).

Un biais (que ne relèvent pas les auteurs de l'article) dans ces études au niveau individuel et qu'ils considèrent que l'unité de décision à ce niveau est "l'agriculteur" et qu'elles ne prennent pas en compte l'influence du ménage (conjoint, enfants...) sur la décision.

La capacité

Il s'agit à ce niveau de prendre en compte les aspects individuels qui ne relèvent pas de la volonté de l'agriculteur à s'engager ou non dans les programmes environnementaux, mais à sa capacité objective à le faire ou non.

Les résultats sur ces facteurs sont contrastés et ne permettent pas de distinguer des facteurs qui seraient structurants à l'échelle européenne. Le seul facteur qui pourrait apparaître comme assez régulier serait

le type de système de production, les secteurs de l'élevage (à viande, mais aussi laitiers comme aux Pays-Bas) et de la production fourragère apparaissant plus réceptifs que celui des cultures sur les terres arables (mais ceci tient sans doute en grande partie à la différence des soutiens hors agri-environnement dont bénéficient ces différents systèmes) (Schramek et al., 1999; Buller, 2000).

Les autres variables examinées (éducation, âge, taille de l'exploitation, faire-valoir, existence ou non de successeurs rendent des résultats variables selon les pays. Ceci ne doit pas conduire à conclure qu'elles n'ont pas d'importance, mais à lier ces variables à d'autres dimensions, appartenant au niveau social et historique plus qu'individuel (par exemple le fait que les propriétaires fonciers s'impliquent davantage que les fermiers en Grande-Bretagne (Walford, 2002), ou que les grandes fermes participent davantage dans les petites dans les pays où, pour des raisons "d'efficacité", la mise en œuvre des politiques va se concentrer sur celles-ci (Schramek et al., 1999).

Les auteurs remarquent avec raison que la variable "genre" n'est pas prise en compte dans la littérature examinée et que cela vaudrait la peine de le faire (des travaux ont largement démontré l'influence décisive des femmes dans l'innovation agricole, en particulier dans la transition des exploitations vers l'agriculture biologique, du moins dans la première phase du développement de celle-ci (Inhetveen, 1998; Wells, 1998; Bransholm Pedersen & Kjaergard, 2004).

Influences sociales directes et indirectes

Les facteurs retenus ici, presque exclusivement pris en compte dans des travaux de terrain, incluent les influences dérivées des interactions sociales directes qu'entretiennent les agriculteurs entre eux ou avec leur voisinage, et les influences tenant davantage au cadre socio-culturel, politique et juridique dans lequel ils exercent leurs activités.

La communauté agricole locale, les voisins agriculteurs et non agriculteurs ont une influence souvent décisive sur l'attitude des agriculteurs face aux politiques de conservation (Drake et al., 1999; Deffuant, 2001). Klaus et al., (2001) citent ainsi le cas d'un agriculteur biologique dont le voisin était en colère parce que de temps à autre les graines de la jachère florale étaient soufflées sur son champ, raison pour laquelle il a ensuite refusé de prêter sa benne pour décharger les betteraves. L'agriculteur concerné émettait alors l'idée que de nombreux paysans allaient abandonner ce type de production biologique extensive car "tout cela provoque l'anarchie dans le pays". Ces auteurs concluent que très peu d'agriculteurs finalement se sentent prêts à adopter les méthodes de culture favorables à la biodiversité, montrant même une attitude hostile à la promotion de la diversité biologique, estimant que près de la moitié des paysans (suisses) jugent les prairies extensives comme "laidées" ou «défigurant le paysage». Même si, pour des raisons personnelles, un agriculteur est tenté d'adopter une attitude plus positive face à des demandes environnementales, si le jugement des pairs est négatif, il s'alignera sur celui-ci. Cependant, le contraire peut être également observé, quoique moins fréquemment. Un levier utile dans cette perspective semble être la constitution (comme en Allemagne et aux Pays-Bas, à la suite de pays comme l'Australie ou le Canada) de groupes locaux d'agriculteurs s'emparant des dimensions techniques de la conservation pour les intégrer comme catégories constitutives de l'excellence professionnelle, par exemple le mouvement "Landcare" (Prager & Vanclay, 2007).

De même, le type de relation que les agriculteurs entretiennent avec les autres résidents ruraux joue un rôle important : négatif quand ces relations sont mauvaises, plus positif lorsqu'elles sont meilleures. On souligne ici le rôle important que peuvent avoir certains acteurs comme les maires, dont les opinions servent souvent de système de référence public, mais surtout les agents locaux de mise en œuvre des politiques de conservation (et singulièrement les conseillers) comme possibles catalyseurs d'adoption des orientations politiques (Drake et al., 1999; Schramek et al., 1999; Deffuant, 2001).

Dans ce domaine, les nouvelles formes de "gouvernance territoriale", comme les programmes LEADER, apparaissent jouer un rôle favorable quant à l'adoption par les agriculteurs des orientations des politiques de conservation, à l'opposé des démarches "top-down" qui sont encore dans la majorité des pays européens dominantes dans la mise en œuvre des politiques de biodiversité (à ce titre, il semble que l'expérience française d'élaboration concertée des documents d'objectifs Natura 2000 reste une exception européenne (Pinton et al., 2007).

La réception par les agriculteurs des discours sur la multifonctionnalité apparaît donner lieu chez eux à des réactions contradictoires (Wiggering et al., 2003). D'un côté, ce discours est valorisant dans la mesure où il les constitue comme les meilleurs conservateurs de la nature, comme les gardiens de la terre et comme les partenaires privilégiés des politiques de conservation. Mais dans le même temps ces discours s'accompagnent d'autres qui font des agriculteurs les épouvantails de l'opinion publique en raison des "ravages" que l'agriculture productive – et néanmoins nourricière – fait subir aux écosystèmes. Quand ces discours négatifs s'accompagnent en outre de mesures réglementaires et d'interdictions, la figure de la victime s'impose davantage à eux que celle du sauveur (Burton, 2004).

Enfin, une dimension pesant sur l'attitude globale des agriculteurs face aux politiques de protection est la confiance dans la pérennité des politiques de conservation, pérennité dans l'absolu ou dans leur dimension multi-fonctionnelle.

La conception des politiques, leur contenu et leurs résultats

Ce dernier niveau de facteurs influençant l'attitude des agriculteurs est essentiellement analysé par la littérature sur l'aspect conception, car le contenu et les résultats des politiques de biodiversité apparaissent encore comme trop embryonnaires (dans ce domaine, la littérature la plus élaborée concerne la Grande-Bretagne et fait état des critiques adressées par les agriculteurs quant à la pertinence des mesures au regard des objectifs et quant aux résultats (Fish et al., 2003).

Sans surprise, les analyses rapportent que les agriculteurs préfèrent les politiques basées sur des mesures volontaires (incluant paiements directs de compensation) aux mesures réglementaires (Schramek et al., 1999). Les solutions marchandes (valorisation des produits cultivés dans de bonnes conditions environnementales), l'éco-conditionnalité et les limitations de chargements sont également préférées aux taxations et réglementations (ibid.).

Plus significatif en matière de conception des politiques publiques est la préférence des agriculteurs pour des mesures caractérisées par la flexibilité, c'est-à-dire intégrant les caractéristiques particulières de leurs conditions de production, plutôt que pour des mesures prêt-à-porter élaborées sans tenir compte de celles-ci (une fois encore le "*top-down*"). D'où l'intérêt pour les institutions locales de co-construction de la mise en œuvre des politiques de conservation, comme les Nature Conservation Associations des Pays-Bas qui associent au niveau local agriculteurs, collectivités locales, organisations environnementalistes. En France, un ensemble d'études sociologiques avait mis en évidence la complexité, mais aussi parfois l'efficacité, de la mise en débat au plan local des objectifs et des mesures visant à protéger des milieux sensibles lors de la mise en place des premières générations d'Opérations locales agri-environnementales (1989-95) (Alphandéry & Billaud, 1995). On peut aussi penser, toujours en France, quoi que ce soit sous une forme différente et aux résultats mitigés, aux comités de pilotage mis en place sur les sites Natura 2000 (Pinton et al., 2007).

Siebert et al. (2006) concluent leur article en insistant sur cet important facteur d'attitude et de décision des agriculteurs, l'adaptation des mesures de protection et de conservation de la biodiversité au contexte économique, technique, social, culturel et écologique local. Ceci passe par leur co-construction avec les agriculteurs concernés (Kaljonen, 2006). Mais ils relèvent que cette orientation va à l'encontre des recommandations de la commission européenne quant à la réduction des "coûts de transaction" de la mise en œuvre des politiques (sur le thème que l'argent doit aller directement aux agriculteurs et non via des agences de conservation). La même logique de réduction des coûts de transaction tend à écarter dans certains pays des catégories d'agriculteurs rentrant mal dans les clous de l'éligibilité (double actifs, retraités, systèmes de production "atypiques"...) et à privilégier les grandes exploitations où les économies d'échelle sont importantes (Kazenwadel et al., 1998).

3.2.2. Les facteurs techniques freinant l'insertion de pratiques favorables à la biodiversité dans les systèmes de production

3.2.2.1. L'organisation spatiale des activités agricoles

Les chapitres précédents font clairement ressortir à la fois les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité et les effets de la structure des paysages. Ces structures sont fortement liées aux décisions des agriculteurs en matière d'allocation spatiale des usages. Ces derniers déterminent à la fois les couverts végétaux et les pratiques de production. On verra également, dans la section consacrée à la gestion des bordures de champ que leur entretien est aussi lié à l'usage des parcelles adjacentes.

Il n'existe pas, à notre connaissance, de publications reliant les décisions d'allocation des usages au sein des mosaïques paysagères et les caractéristiques de la biodiversité de ces paysages. Ces travaux sont développés au niveau régional à des résolutions spatiales grossières, aussi bien en Europe (Zebisch et al., 2004), qu'en Amérique du Nord (Baker et al., 2004). A ces échelles les pratiques ne peuvent être prises en compte. Dans cette partie, nous présentons les travaux sur l'analyse et la modélisation de l'utilisation des terres à la fois pour donner des explications quand à la structure des paysages et des pistes pour définir des modes de gestion des paysages favorables à la biodiversité.

L'organisation territoriale des activités agricoles est la manière d'organiser dans l'espace des activités qui concernent les objets spatiaux et leurs interactions : répartition des systèmes de culture, localisation des parcelles, combinaisons d'assolements, localisation des troupeaux, des clôtures, des haies, des points d'eau... Ces objets (dont le rôle par rapport à la biodiversité, quel que soit le niveau que l'on considère, est central) sont agencés dans des espaces décisionnels multiples, en interaction, que Benoît et al. (2006) nomment "espaces d'activités". Pour agir en faveur de la biodiversité sur la gestion de ces espaces, il faut comprendre comment s'y organisent les activités agricoles. Il existe peu de travaux traitant explicitement de ces questions dans le cadre d'adoption de mesures visant une meilleure gestion de la biodiversité. Nous nous baserons essentiellement sur des recherches dont l'objectif finalisé est la mise en relation de ces logiques avec la durabilité des systèmes techniques de production. Deux niveaux d'organisation seront abordés : celui de la région, pour expliquer la diversité régionale et son lien aux politiques publiques et celui de l'exploitation agricole et de son immédiat environnement pour le lequel les décisions sont prises individuellement ou au sein de petits collectifs.

On peut classer les activités agricoles concernées en deux grandes catégories : la première concerne les pratiques de conduite des champs et des troupeaux ainsi que les modes de gestion des espaces interstitiels non cultivés (haies, bordures de champs, fossés...). Elles modifient de manière rapide les états du milieu et peuvent avoir un impact sur la biodiversité qui fluctue assez rapidement. La seconde catégorie renvoie aux pratiques de configuration du territoire, qui touchent la forme, la taille, la nature des limites de parcelles, le maillage hydrologique (fossés, mares, rus...), les grandes classes d'utilisation (cultures, vergers, pâturages...). Les conséquences sur la biodiversité de ce second type d'activité ont une certaine pérennité.

Trois grandes catégories de travaux abordent la constitution des mosaïques paysagères :

- 1) la recherche de corrélation entre les modes d'occupation du sol ou les usages et des variables géographiques telles que la qualité du sol, l'altitude, la distance aux routes ; c'est généralement une approche régionale ;
 - 2) la recherche de corrélations avec des variables de structure interne aux exploitations agricoles ;
 - 3) l'analyse du processus de décision, qui intègre la plupart des variables des deux autres approches.
- Ce dernier type d'analyse ne peut porter que sur un nombre restreint d'exploitations.

La première catégorie de travaux a été développée par les géographes et les chercheurs en planification du territoire et gestion des ressources, elle repose largement sur la modélisation, partir de processus inférés d'observations faites par images satellites ou photographies aériennes.

Agarwal et al (2002) proposent une revue de 13 articles traitant de la modélisation des changements d'utilisation des terres dans une perspective de décision publique. Ils notent, à ce propos, qu'il est

important que les modèles disent ce qu'il ne faut pas faire car *"il est peu probable que les décideurs publiques prennent les décisions préconisées par les modèles"*. Pour notre objectif, deux points sont importants : 1) les critères de classification des modèles et 2) le traitement des échelles.

Les modèles sont classés selon : a) leur échelle spatiale et temporelle (cf. infra), b) leur complexité. Pour la complexité spatiale, trois niveaux sont retenus 1) un résultat global non spatialisé, 2) une spatialisation sans interactions entre les éléments spatiaux et 3) une spatialisation avec interactions ; c) le cadre d'application. Les six degrés de complexité dans la prise en compte de la décision sont présentés dans le tableau suivant.

Tableau 3.2-1. Les six niveaux de complexité de la prise en compte de la décision dans les modèles.

Niveau	Description
1	No human decisionmaking — only biophysical variables in the model
2	Human decisionmaking assumed to be related determinately to population size, change, density
3	Human decisionmaking seen as a probability function depending on socioeconomic and/or biophysical variables beyond population variables without feedback from the environment to the choice function
4	Human decisionmaking seen as a probability function depending on socioeconomic and/or biophysical variables beyond population variables with feedback from the environment to the choice function
5	One type of agent whose decisions are modeled overtly in regard to choices made about variables that affect other processes and outcomes
6	Multiple types of agents whose decisions are modeled overtly in regard to choices made about variables that affect other processes and outcomes; the model might also be able to handle changes in the shape of domains as time steps are processed or interaction between decisionmaking agents at multiple human decisionmaking scales

Schröder et Seppelt (2006) discutent les relations possibles entre démarche de modélisation partant de l'observation de patrons de paysages et celles partant de processus supposés produire ces patrons. La place réservée aux systèmes de décision est fort réduite.

Les systèmes de décision, les interactions sociales, c'est ce que mettent en avant les promoteurs de la modélisation multi-agent des dynamiques d'utilisation des terres (Matthews et al., 2007). Les auteurs ont construit leur revue autour de quatre thèmes : l'analyse des politiques, la modélisation participative, l'explication des patrons spatiaux et l'explication des fonctions d'usage des terres. Pour eux, ces modèles ont, jusqu'à présent, surtout servi aux chercheurs à structurer leurs données et à conduire des explications théoriques. L'application à des cas réels de gestion des terres sont à démontrer.

La seconde catégorie nécessite une cartographie du territoire des exploitations agricoles et des enquêtes sur l'usage des parcelles. Ce type de recherche initié par Benoît (Benoît, 1985; Benoît & Morlon, 1990) a été repris par Thenail. Celle-ci a développé une approche à deux niveaux dans son analyse de la structuration des paysages bocagers de Haute-Bretagne. Dans un premier temps (1996; 2002) Thenail a étudié la relation entre trois paysages caractérisés par des bocages de densité différentes et les types d'exploitations présents. Elle montre ainsi qu'un type de paysage correspond à un ensemble d'exploitations de même type. Ce qui est lié, en partie, aux relations entre agriculteurs pour l'utilisation de matériel en commun ou pour demander un aménagement foncier. Dans un second temps (Thenail & Baudry, 2004) les auteurs ont analysé les facteurs internes aux exploitations dans l'allocation des usages aux parcelles.

Des régularités statistiques sont trouvées au sein de chacun des trois paysages, les variables explicatives de la localisation des usages varient selon que l'éloignement ou la taille des parcelles sont la contrainte majeure. Dans ces systèmes d'élevages laitiers, il faut minimiser le déplacement des vaches laitières au pâturage, l'autre contrainte est les déplacements lors de l'ensilage (maïs en l'occurrence) ; ces champs ne doivent pas être trop éloignés de l'exploitation. La localisation des céréales ou des jeunes bovins est moins contraignante. On peut ainsi montrer : 1) qu'il est possible de mettre à jour des règles valables pour un groupe d'exploitations, mais que 2) la hiérarchie des variables intervenant change selon le paysage, en fait la structure du parcellaire.

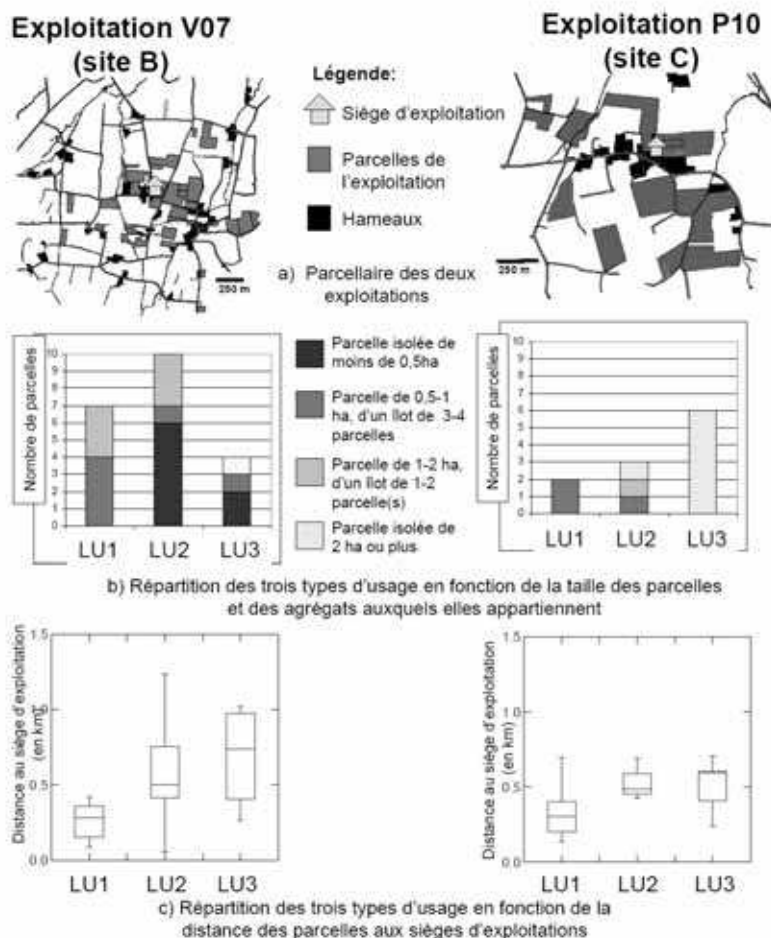


Figure 3.2-1. Différences d'utilisation des parcelles dans deux exploitations aux parcellaires contrastés (Thenail, 2003).

Légende des types d'usage:
LU1: Prairie de courte durée (2-3 ans) pâturées par des vaches laitières, suivies de cultures de maïs puis de céréales. **LU2:** Prairie de longue durée (4-7 ans) ou prairie permanente pâturée par des génisses. **LU3:** succession de cultures.

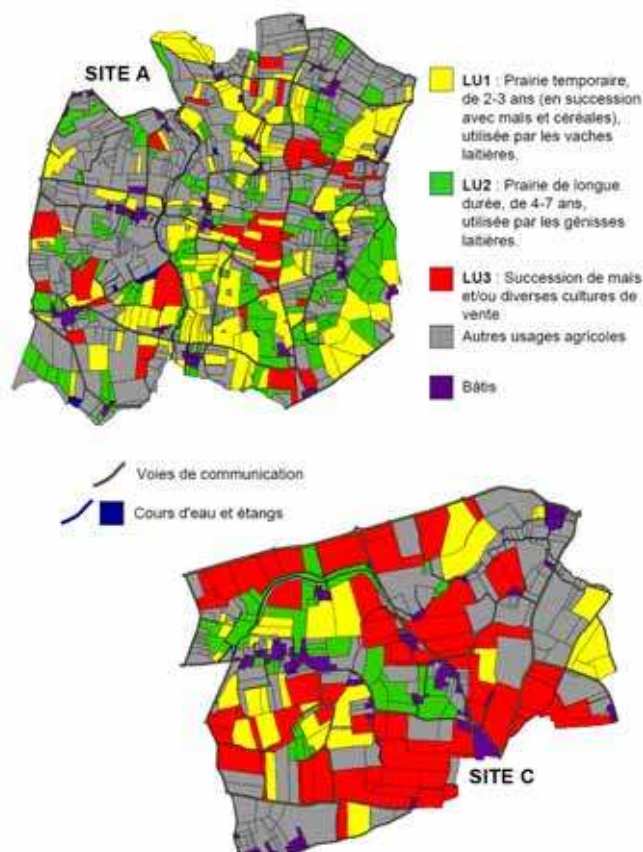


Figure 3.2-2. Carte des types d'usage LU1, LU2 et LU3 associés aux parcelles, dans deux paysages ayant des parcellaires différents : petites parcelles dispersées (site A) et grandes parcelles groupées (site C). Les données ne pouvant être obtenues que par enquêtes, les cartes sont incomplètes (Thenail, 2003).

Joannon et al. (2008) ont analysé l'hétérogénéité des cultures dans une petite région de Beauce ; l'hétérogénéité est, a priori, un facteur favorable aux populations de perdrix. Sur 22 agriculteurs enquêtés, 51 successions de culture ont été trouvées. Les facteurs de diversification et de localisation des successions sont la pierrosité du sol, la possibilité d'irriguer ou non les parcelles et la taille de ces parcelles. L'irrigation est un facteur intéressant du point de vue de la biodiversité avec des effets contradictoires : elle permet de diversifier les cultures (effet positif), mais peut conduire à l'agrandissement des parcelles (négatif) et diminuer la qualité du milieu pour les perdrix du fait de l'arrosage.

On a vu plus haut l'importance des dynamiques locales dans l'adoption de nouvelles pratiques. Le travail en groupe d'agriculteurs, en CUMA (coopérative d'utilisation du matériel agricole) par exemple, permet une certaine souplesse dans l'utilisation des parcelles qui pourrait être mise à profit pour résoudre des problèmes d'environnement (Capitaine, 2005). Ces recherches font ressortir l'importance de la gestion du temps dans l'organisation du travail ; ceci conduit à une spatialisation différenciée des travaux agricoles. La localisation même des cultures peut être modifiée comme pour l'ensilage du maïs ; l'implication d'un nombre important d'agriculteurs permet d'avoir plus de tracteurs pour ramener le maïs à l'exploitation, donc le maïs peut être implanté dans des parcelles plus éloignées que dans les situations où l'agriculteur fait appel à l'entreprise.

Baudry et al (2003) ont utilisé les règles d'allocation spatiale définies par Thenail et Baudry (2004) pour simuler des effets de modifications de systèmes de production ; en prenant une espèce qui utilise les champs de maïs comme couvert pour se déplacer entre les éléments boisés du paysage, ils montrent que la disposition des cultures a un effet sur la connectivité du paysage. Cette connectivité change si les exploitations s'agrandissent, ce qui conduit à un nouvel ensemble de règles d'allocation des usages. On peut utiliser les règles d'usages des terres pour contrôler la connectivité d'un paysage. Les simulations font aussi ressortir la production de structures paysagères spatio-temporelles, produisant des différenciations internes aux paysages. Ces différenciations ont été également trouvées par Burel et Baudry (2005) en analysant les paysages réels. Alors que d'une année à l'autre le maïs paraît réparti de façon uniforme dans le paysage, le cumul sur cinq années fait ressortir des zones où il est fréquent et d'autres absentes. On pourrait ainsi tester les effets cumulés d'une culture pour les différencier de ses effets annuels (Figure 3.2-3).

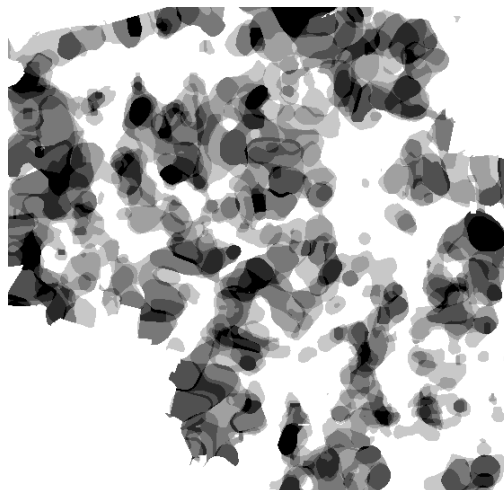


Figure 3.2-3. Taches montrant le degré de fréquence de retour du maïs sur des groupes de parcelles : plus la tache est sombre, plus le maïs est fréquent dans la succession (Burel & Baudry, 2005).

Le troisième type d'approche permet une analyse des mécanismes de décision interne aux exploitations. Cette analyse intègre :

1. Les objectifs des membres de la famille en terme de projet d'exploitation mais aussi d'exigence quand au mode de vie (e.g. choix de l'élevage, souci de prendre des vacances...) ou quant à la transmission de l'outil de travail...
2. Les éléments du territoire aménagés (parcellaire, chemins, cours d'eau...)
3. les matériels et bâtiments pour mettre en pratique les objectifs de production évoqués ci-dessus.

Les structures spatiales sont ainsi constituées par le parcellaire bâti et non bâti qui influence les temps de travaux à l'intérieur des parcelles, et entre les parties de l'exploitation et des terrains, qui déterminent les potentialités culturelles et les contraintes à leur mise en valeur (Morlon & Benoît, 1990). L'organisation territoriale d'une exploitation évolue au fil du temps, le moteur interne (c'est à dire en l'absence de pression de type réglementaire) de cette évolution est le résultat de la confrontation entre le jugement porté par l'agriculteur sur l'organisation spatiale de son exploitation et les projets qu'il nourrit.

Deux types de changement peuvent intervenir (Benoît, 2006) :

- changer la localisation des systèmes de culture sans changer les caractéristiques du territoire (aménagement interne par permutation spatiale des activités)
- changer les caractéristiques du territoire : aménagement interne de caractère plus permanent (remembrement, drainage, installation de l'irrigation, achat de terres...) : dans la plupart des cas cet aménagement conduit à revoir les systèmes de culture pratiqués.

Plusieurs concepts permettent d'aborder la logique d'action sur un agrosystème (Aubry, 2007). A l'échelle de la parcelle ou du groupe de parcelles, *le système de culture* (Sebillotte, 1990) est "l'ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur des parcelles traitées de manière identique. Il se définit par (i) la nature des cultures et leur ordre de succession (ii) les itinéraires techniques appliqués à ces différentes cultures, ce qui inclut le choix des variétés pour les cultures retenues". *L'itinéraire technique*, concept associé au précédent (Sebillotte, 1974), est défini par "la combinaison logique et ordonnée des techniques culturales appliquées à une culture en vue d'une production donnée". Ces concepts, initialement conçus pour les cultures annuelles s'appliquent également aux cultures pérennes ou à la conduite des prairies.

A l'échelle de l'exploitation agricole, les concepts qui permettent d'étudier la décision sont *le système d'action* qui offre un cadre de représentation des décisions techniques comprenant (i) un ou plusieurs objectifs généraux qui définissent le terme vers lequel convergent les décisions de l'agriculteur (ii) un programme prévisionnel et des états objectifs intermédiaires qui définissent des points de passage obligés et des moments où l'agriculteur pourra faire des bilans pour mesurer où il en est de la réalisation de ses objectifs généraux (fixant les indicateurs qui serviront aux décisions) (iii) un corps de règles de décision qui, en vertu d'un champ d'évènements perçu comme possibles par l'agriculteur, définit pour chaque étape du programme la nature des décisions à prendre pour parvenir au déroulement souhaité des opérations et la nature des solutions de rechange à mettre en œuvre si, à certains moments, ce déroulement souhaité n'est pas réalisable (Duru & Gibon, 1988). *Le système de décision* se réfère aux variables qui influencent les décisions des agriculteurs, aux unités de gestion (ensemble de parcelles) et aux règles de décisions (Aubry, 2007). Enfin, les *jours disponibles* désignent les périodes durant lesquelles il est possible de faire une opération technique, en fonction de l'état du sol et du climat (Papy, 1987). Il s'agit donc d'une contrainte forte pour l'agriculteur dans ses possibilités d'intervenir sur une culture, quel que soit l'objectif.

Cet ensemble de concepts permet de cerner les *marges de manœuvre* d'un agriculteur dans la conduite de ses couverts végétaux. Ils réfèrent aux types de couverts mis en place (système de culture), à leur gestion (itinéraire technique) et aux prises de décision. **Ces concepts n'ont pas, à notre connaissance, été utilisés pour des recherches sur la biodiversité.**

Les logiques d'action mises en œuvre peuvent procéder de niveaux de raisonnement : un premier niveau concerne la mise en œuvre des techniques : chaque portion de territoire doit permettre le meilleur déroulement possible des techniques culturales. Le cas le plus évident est celui du parcellaire : la taille des parcelles, leur forme, leur regroupement, doivent faciliter la mécanisation des opérations culturales. Un second niveau concerne l'exploitation dans son ensemble, car c'est dans ce cadre que se gèrent complémentarité et compétition entre systèmes de culture (Bellon et al., 2006). Ainsi par exemple pâturages seront localisés près des bâtiments d'élevage, les cultures de vente seront éloignées, etc. Cette répartition n'est pas sans conséquence sur les modes de conduite : par exemple les parcelles les plus éloignées reçoivent moins de fumier que les plus proches ou sont traitées moins souvent.

La structure du parcellaire joue donc un rôle déterminant. Un parcellaire se caractérise par son morcellement (son découpage). Souvent le fruit d'une longue histoire, ce découpage n'est pas forcément un handicap : il permet d'exploiter des milieux différents, de disperser les risques. Il induit des déplacements. Ceux-ci, avec l'agrandissement des exploitations et de la taille du matériel qui devient de plus en plus difficile à déplacer sur des routes étroites, deviennent un problème majeur. Dans un grand nombre de cas, ces contraintes jouent fortement sur les modes de conduite des cultures : les dates, les doses de traitement ne sont plus celles que les agronomes considéreraient comme optimales, mais le résultat de l'adaptation aux contraintes d'organisation. L'assolement, les rotations sont également pensées pour minimiser les contraintes de déplacement. Enfin, le travail dans les parcelles dépend beaucoup de leur forme : allongées pour les cultures de plein champ, avec des largeurs correspondant si possible à des multiples des largeurs de travail des outils, plutôt carrées (optimisation du rapport surface sur périmètre) pour le pâturage et l'installation de clôtures.

L'hétérogénéité des terrains, joue sur les productions possibles (réserve en eau, cailloux...) et la praticabilité pour un certain nombre de techniques (pente). Là encore, l'hétérogénéité des sols peut être un atout : dans de nombreux cas, les agriculteurs ne recherchent pas forcément à faire la même chose partout : caractériser les terrains d'une exploitation revient donc non pas à préciser ce qu'on pourrait y faire dans l'absolu mais à préciser quelle est la place de chacun dans l'organisation générale du processus de production (Guillot et al., 1998). En d'autres termes, vus par l'agriculteur, les critères d'hétérogénéité du milieu sont souvent très différents de ceux du pédologue.

Au niveau régional, la diversité des paysages est en partie liée à l'agrégation des types d'activités agricoles (Mignolet et al., 2004) ; on retrouve cette diversité au niveau local (Thenail, 2002) ce qui montre la dimension collective de l'adoption de nouveaux systèmes.

3.2.2.2. La conduite des systèmes de culture

L'intensification⁸ de la production agricole est très souvent considérée comme un des facteurs majeurs de la perte de biodiversité des espaces ruraux. Beaucoup d'études sur les relations entre agriculture et biodiversité concluent donc à la nécessaire **désintensification** des systèmes de production pour restaurer la biodiversité. Cette désintensification qui concerne d'abord les intrants chimiques (fertilisation et produits phytosanitaires) pose bien entendu des questions d'ordre économique, qui seront abordés plus loin, mais également technique : maintien de la fertilité des sols, maîtrise des populations d'adventices, de ravageurs, de pathogènes.

De nombreux travaux sur la désintensification ont été conduits sur prairies (Marriott et al., 2004) ou sur grande culture. La désintensification n'est cependant pas la seule voie possible et certaines études proposent la co-existence d'une production intensive pour répondre aux défis du besoin alimentaire croissant à l'échelle de la planète et d'un maintien de la biodiversité, en spécialisant le territoire (exemple étudié en Angleterre par Potts (2002) de systèmes céréaliers intensifs associés au nourrissage de populations de perdrix menacées d'extinction). On peut ranger également dans cette rubrique, la simplification du travail du sol (ou, plus largement, du mode d'implantation des cultures), bien qu'il soit un peu discutable de parler en la matière de désintensification (il s'agit au contraire dans bien de cas d'intensifier l'utilisation d'un facteur de production essentiel, le travail). Etant donné le statut particulier de la simplification (en termes d'impact sur la biodiversité somme en termes de changement technique) nous en ferons une partie à part...

La **diversification** des productions constitue le deuxième levier pour accroître la biodiversité, tant sur le plan de la diversité des espèces sauvages que des espèces domestiques (espèces, races et variétés). Si cette diversification pose des problèmes économiques (limitation des cultures ou des catégories d'animaux dégageant les plus fortes marges brutes), les obstacles techniques relèvent plutôt de la technicité supplémentaire que requiert une telle diversification. Elle peut également se heurter à des

⁸ Ce terme et celui de désintensification sont définis dans la section 3.2.2.2.1., page suivante.

limites relatives à l'organisation du travail (compétition entre ateliers) et de forte diversification des besoins en équipements.

La troisième composante majeure réside dans la **gestion des éléments "non productifs"** que constituent par exemple les bords de champs, les arbres, les talus, les fossés. L'importance en surface, la nature et la localisation de ces éléments constituent des éléments clés d'une gestion de la biodiversité. Ils peuvent cependant s'opposer à la production, par la surface qu'ils représentent, mais également par le réservoir d'organismes végétaux et animaux nuisibles. Des pertes de rendement sont d'ailleurs généralement observées à proximité immédiate de ces bordures.

Les sections qui suivent ont donc pour but de faire l'état des connaissances quant aux possibilités et à l'acceptabilité de la mise en œuvre de ces trois grands types de modifications de l'agriculture

3.2.2.2.1. La désintensification et la protection intégrée

Il existe plusieurs définitions de l'intensification en agriculture, mais nous retenons ici la définition qu'en donne Tirel (1987) : *"la notion d'intensification n'a de sens que rapportée à un facteur de production, disons pour simplifier la terre, le travail ou le capital. Un facteur est exploité de façon intensive lorsqu'on combine à une quantité donnée de ce facteur des doses croissantes d'autres facteurs. Cette notion est étroitement liée à celle de productivité d'un facteur. Si ce facteur est relativement rare (...), la recherche d'un revenu global maximum par exemple passe par des choix assurant une productivité élevée de ce facteur"*.

Historiquement en France et en Europe de l'Ouest, la terre a longtemps constitué le facteur limitant, voire très limitant. Pour accroître la production ou les revenus, on a donc cherché à augmenter sa productivité en lui combinant des quantités importantes d'autres facteurs. Ces derniers ont été notamment autrefois du travail, puis avec la modernisation de l'agriculture, après 1945, des intrants et du capital fixe (matériel, bâtiments). On aboutit ainsi à la définition courante actuelle : une *"agriculture intensive est une agriculture qui utilise davantage de facteurs de production par unité de surface. Plus une agriculture est intensive, plus la production par hectare est élevée"* (Commission de terminologie, 1993). C'est la même idée qui transparaît dans "Le Trésor de la Langue Française informatisé" (ATILF, sd) : "Intensif (*ÉCONOMIE RURALE*). [En parlant d'un secteur ou d'un système de production] *Qui, par la mise en œuvre de moyens importants en hommes et en équipements divers, donne de hauts rendements*". Souvent on met l'accent sur l'utilisation de deux facteurs de production pour accroître la productivité de la terre : le travail et le capital. Selon le cas, on a alors des agricultures *labor-intensive* (où beaucoup de travail est dépensé par ha) ou des agricultures *capital-intensive* (employant beaucoup d'intrants et de capital fixe par ha). Mais d'autres facteurs de production existent...

Par définition symétrique, une **agriculture extensive** utilise de faibles quantités de facteurs de production par hectare, en particulier peu d'intrants, peu de capital fixe et/ou peu de travail. **L'extensification** est donc un processus d'évolution où l'on va chercher à produire moins par ha, en utilisant moins de facteurs de production. Mais pour que les revenus de l'agriculteur soient suffisants, cela suppose qu'il dispose d'une vaste surface. De son côté, la **désintensification** est le processus où l'on va progressivement réduire les intrants et le capital fixe par unité de surface (INRA Dossiers de l'environnement 2003).

On peut cependant élargir cette vision des processus d'intensification ou de désintensification. En effet, l'approche économique conventionnelle considère quasi exclusivement trois facteurs de production : terre, travail, capital (intrants, matériel, bâtiments) que l'on combine pour obtenir une production. Or en fait il existe d'autres facteurs de production. Ainsi, si l'on considère à nouveau la terre, sa production dépend de l'utilisation combinée de nombreux autres facteurs :

– **le savoir, les connaissances.** Il peut s'agir de savoirs traditionnels ou de connaissances scientifiques et techniques (besoins des plantes et des animaux en nutriments, leur mode de conduite, leur protection sanitaire, etc.). Les savoirs traditionnels peuvent être tacites ou codifiés, les connaissances

scientifiques et techniques peuvent être librement accessibles (mais elles nécessitent un apprentissage parfois difficile) ou incorporées dans divers biens et services qu'il faudra se procurer ;

- **l'information**, facteur de production assez proche du précédent mais concernant notamment l'environnement (climat, pressions sanitaires) ou l'état des cultures et des élevages (par exemple teneur du sol en reliquat azoté, probabilité de développement de certains parasites vu les conditions climatiques) ;

- **l'énergie** (force motrice ou chaleur) ;

- **les services des écosystèmes** : apports d'eau, action des microorganismes, des auxiliaires, processus d'interactions, de symbioses, de régulation, etc.

Un aspect essentiel à considérer est que les facteurs de production sont en partie **substituables** ou au contraire complémentaires comme la théorie économique l'a montré. Ainsi avec de l'information et des connaissances sur les besoins des plantes ou des animaux à divers stades, on peut économiser des intrants en adaptant de façon précise les apports aux besoins (raisonnement fin des apports d'intrants qui évitent les pertes). Avec la valorisation des régulations biologiques à l'œuvre dans les agroécosystèmes (cf. Chapitre 2), l'information, les connaissances, les mécanismes du vivant se substituent en partie aux intrants chimiques.

Dans le contexte de l'agriculture française, où l'on envisage pas de systèmes de production qui exploitent de manière très extensives de très grandes surfaces (modèle australien par exemple), nous éviterons le terme d'extensification et retiendrons celui de désintensification, même s'il n'est pas totalement satisfaisant lui non plus, étant défini par la négative ("moins d'intrants...") et ne mettant pas l'accent sur les nouveaux facteurs à utiliser (savoirs, services immatériels, services écologiques).

Pour cette raison, plusieurs vocables ont été proposés pour caractériser cette forme d'agriculture où l'on utilise davantage de services immatériels et de services écologiques à la place des intrants conventionnels (engrais, produits de traitement, etc.) : agriculture écologiquement intensive, agriculture à haute intensité écologique, agriculture à haute qualité environnementale, agriculture à haute valeur environnementale, agriculture intégrée, agriculture écologique, écoagriculture, etc. Mais aucun de ces termes ne paraît assez englobant et systémique car l'accent est mis à chaque fois, sur une seule dimension. De ce fait le meilleur terme serait peut-être "**agriculture doublement verte**" qui fait référence à deux aspects essentiels : Le niveau de production par ha doit être assez élevé vu les pressions sur les usages des terres, la nécessité de dégager un certain revenu et la nécessité de produire pour une population en croissance. C'est ce que visait la première révolution verte. La production doit se faire au maximum en harmonie et en symbiose avec l'environnement, en valorisant les ressources naturelles sans les dégrader, d'où le terme de **doublement verte**.

Si la désintensification pose des problèmes d'ordre économique (cf. infra), elle en pose également sur le plan technique que ce soit pour le maintien de la fertilité des sols ou pour la gestion des adventices, ravageurs et pathogènes. En revanche, la désintensification des systèmes de culture peut également contribuer à mieux maîtriser certains aspects techniques, dans le domaine de la protection phytosanitaire ou de la qualité des produits.

L'objectif de cette partie est d'évaluer les problèmes liés à la faisabilité de la désintensification et les freins à son adoption par les agriculteurs, lorsqu'ils concernent la maîtrise des bioagresseurs, le rendement ou la qualité des produits. D'autre part, si la désintensification peut être mise en œuvre dans des objectifs variés (réduction des pollutions chimiques, diminution du volume de production...), nous n'envisageons que les éléments réputés comme favorable à la biodiversité (cf. Chapitre 1). La question de la désintensification de la conduite des ateliers animaux (réduction des aliments concentrés, emploi de races "rustiques"...), ne sera pas abordée ici.

En matière de désintensification, trois thèmes constituent la majeure partie de la littérature scientifique : 1) la réduction des traitements pesticides et/ou leur remplacement par des techniques alternatives, 2) la réduction de la fertilisation, principalement dans le cas des prairies et 3) la désintensification de la conduite des prairies (chargement animal, date et fréquence des coupes). Ces trois aspects ont ainsi été retenus comme critères majeurs dans une étude européenne récente sur le niveau d'intensification de l'agriculture (Herzog et al., 2006). Nous envisagerons également

l'amélioration des plantes qui peut être conduite dans une perspective de créations de variétés adaptées à des conditions extensives.

Abandon, réduction ou substitution des traitements phytosanitaires

La réduction des traitements phytosanitaires constitue l'une des solutions de désintensification envisageable pour améliorer la biodiversité des espaces agricoles. Il existe notamment deux voies importantes pour limiter les apports de pesticides tout en maintenant la compétitivité économique des systèmes de production :

- le raisonnement des apports qui dépend de l'état des connaissances sur l'état sanitaire des cultures, des outils d'aide à la décision disponibles, du contexte économique et du comportement des agriculteurs face au risque ;
- la conception de systèmes de cultures peu ou pas dépendants de l'apport de pesticides.

En outre, un certain nombre d'éléments de la gestion des systèmes de production agricole et du paysage peuvent, en limitant le transfert des pesticides, atténuer les impacts sur la biodiversité des zones non agricoles (cours d'eau, zones naturelles...). Nous distinguerons dans la suite du texte, la lutte contre les mauvaises herbes et la protection contre les autres bioagresseurs.

a) Lutte contre les adventices

Réduction des apports d'herbicides

Les plantes adventices, "mauvaises herbes" que l'on cherche à contrôler par les herbicides sont des compétitrices pour les ressources trophiques (lumière, eau, éléments minéraux) des cultures, compétition qui entraîne un risque de réduction du rendement. Mais elles constituent aussi un risque pour la bonne réalisation des opérations et la qualité de la récolte (perturbation du fonctionnement des engins de récolte, humidité moyenne trop élevée, déclassement commercial des lots riches en semences d'adventices...).

Les méthodes mises en place en agriculture qui prévoient une limitation des apports d'herbicides n'ont pas toutes pour objectif de favoriser la biodiversité. Ainsi, dans les systèmes d'agriculture biologique où l'usage des herbicides est interdit, il y a, comme dans les systèmes intensifs un objectif de limitation des adventices. Dans une contribution récente, Storkey et Westbury (2007) posent la question de la gestion des adventices en ces termes : "*Managing arable weeds for biodiversity*". Une des solutions préconisées consiste à gérer les adventices en détruisant sélectivement les espèces potentiellement préjudiciables pour les cultures, et en préservant des adventices d'intérêt écologique. L'usage d'herbicides sélectifs semble permettre ce compromis dans certains cas, mais de nombreuses espèces bénéfiques pour la biodiversité (e.g. contribuant à la ressource trophique pour les oiseaux) peuvent entraîner des pertes de rendement sur les cultures. Ce concept reste donc largement à tester, mais constitue une perspective intéressante pour la recherche d'un compromis entre production et environnement. Le développement d'outils d'aide à la décision permettant d'évaluer les impacts des herbicides sur la biodiversité (des adventices et des organismes qui leur sont liés) serait par ailleurs très utile.

La lutte chimique contre les adventices a été le principal moyen mis en œuvre au cours des dernières décennies en agriculture, avec une réelle efficacité agronomique et une pertinence économique dans le contexte récent. En dehors des dommages engendrés par ces herbicides sur l'environnement (biodiversité, qualité de l'eau de l'air et des sols) et sur la santé humaine, on note depuis quelques années un accroissement inquiétant des phénomènes de résistance des adventices aux herbicides qui devient un réel problème agronomique (cas du vulpin en particulier). Tous ces éléments ont conduit à envisager plusieurs stratégies alternatives :

- l'abandon total de la lutte chimique et son remplacement par des techniques telles que le désherbage mécanique ou thermique,
- l'optimisation des systèmes de culture en modifiant les assolements et rotations, ainsi que les itinéraires techniques (travail du sol, écartement des rangs, couverture du sol, etc.),

- la modification de la lutte chimique par une réduction des doses ou le choix de stratégies de traitement (choix de matières actives, dates de traitement, seuils de traitement différents).

Toutes ces techniques qui visent à réduire l'impact environnemental des traitements herbicides peuvent avoir un impact sur le rendement des cultures, leur rentabilité économique et la charge de travail des agriculteurs.

Dans le domaine de la gestion des adventices, Turner et al. (2007) considèrent que la mise en œuvre des résultats issus des travaux scientifiques peut se heurter au fait que les situations rencontrées par les agriculteurs sont souvent très spécifiques, liées à leur situation particulière (sol-climat-système de culture). Leurs conclusions s'appuient sur leur analyse de la situation de la recherche dans ce domaine, et sur une étude auprès d'exploitants agricoles. Dans cette enquête, les sources d'informations des agriculteurs ont été explorées. Il faut donc considérer avec beaucoup de précaution les résultats issus de sites particuliers, avant de les extrapoler.

Les modèles et systèmes d'aide à la décision proposés par la recherche peuvent constituer à cet égard des outils intéressants pour aider les agriculteurs à mieux raisonner leurs traitements. Une série de modèles et d'outils d'aide à la décision ont été proposés dans cet objectif. Ils permettent soit une évaluation sur un seul critère (ex : effet sur le rendement des cultures), soit des évaluations prenant en compte les dimensions agronomique (effet sur le rendement), économique (marge brute) et environnementale (vulnérabilité du milieu) des programmes de traitement herbicide. Le modèle Weedsoft développé par Neeser et al., (2004) ou celui développé par Berti et al. (1995) s'inscrivent dans cet objectif. En France, l'INRA et Arvalis développent l'outil DECID'HERB qui a également un objectif technico-économique. D'autres modèles se limitent à une évaluation économique comme WEEDSIM (Babu & Yaduraju, 2000) ou le modèle de Deen et al. (1993), ou à une évaluation agronomique comme SOYERB et CORNHERB (Babu & Yaduraju, 2000).

Réduction des herbicides par optimisation des systèmes de culture

Une gestion à long terme des adventices nécessite de passer d'un simple contrôle des mauvaises herbes raisonné à la parcelle, à la conception de systèmes de culture optimisés pour réduire la production de semences d'adventices, la levée des plantules et la compétition avec les plantes cultivées (Blackshaw et al., 2006). Selon Melander et al. (2005), la gestion des adventices dans les systèmes extensifs ou en agriculture biologique nécessite de prendre en compte l'ensemble du système de culture, et ceci beaucoup plus que dans le cas de l'agriculture "conventionnelle". Les travaux réalisés en agriculture biologique ont conduit à proposer en ce sens des solutions techniques de lutte contre les adventices intéressantes, qui ont démontré leur efficacité dans ce contexte (Bond & Grundy, 2001). Leur transposition en agriculture "conventionnelle" pose cependant des problèmes économiques : rotations longues et moins rentables, niveaux de rendement faibles. Une évolution des systèmes conventionnels s'inspirant des acquis de la lutte non chimique est cependant entamée par certains agriculteurs. A titre d'exemple, des essais de limitation de la distance entre rangs de soja, initialement conduits pour optimiser le rendement, montrent ainsi l'intérêt de cette technique pour réduire les adventices, et donc réduire les doses d'herbicides (Bradley, 2006).

Pour gérer les adventices, Derksen et al (2002) préconisent d'utiliser le principe de variation de pression de sélection pour éviter l'apparition de populations résistantes. La diversification des cultures, de la durée de leur implantation et des dates de semis permet cette variabilité et la réduction de l'emploi d'herbicides. Mais ces auteurs soulignent : *"Extensive efficacy data on alternative control strategies and ecological data on weed species have been collected, but this knowledge has seldom been integrated at a cropping systems level. Multiple interactions among components of a cropping system, such as crop diversity, tillage, herbicide choices, residue levels, rotation design, planting dates, and crop sequence, make it difficult to predict how weed communities or control strategies will respond in new and diverse cropping systems"*. Les approches "système" manquent donc pour atteindre complètement cet objectif.

Abandon total de la lutte chimique par développement de techniques physiques ou biologiques

En dehors de la lutte chimique et de la modification des systèmes de culture, des techniques de lutte physique et biologique sont envisageables à l'échelle de la parcelle, avec des résultats variables selon les situations (Hatcher & Melander, 2003). Les techniques mécaniques (désherbage thermique et surtout binage) sont bien éprouvées, et les trois principaux problèmes sont l'accessibilité de la culture (écartement des rangs ou hauteur des plantes), la charge de travail (passages plus nombreux et plus longs qu'un désherbage chimique) et à la rentabilité économique variable. Chicouene (2007) décrit les différentes méthodes possibles de destruction mécanique en fonction de la biologie des espèces, selon le type d'adventice et selon son stade de développement. Il faut par exemple prendre en compte la profondeur à laquelle des nouvelles tiges peuvent être formées, et la capacité à résister à un enfouissement. Les techniques biologiques sont encore peu étudiées, mais des pistes existent pour le contrôle par organismes prédateurs des semences et des pathogènes s'attaquent à l'appareil foliaire des adventices.

Réduction des doses d'herbicide

De nombreuses études ont démontré qu'il était possible de contrôler les adventices tout en réduisant les doses d'herbicide (Spandl et al., 1997; Stougaard et al., 1997; Brain et al., 1999; Hamill et al., 2004). Zhang et al. (2000) apportent plusieurs explications à ce phénomène : i) les doses d'herbicide conseillées sont généralement prévues pour assurer le contrôle d'une gamme large d'espèces, de doses, de stades de développement et de conditions pédo-climatiques, qui dépassent les conditions particulières d'une culture ii) la destruction totale des espèces n'est pas obligatoirement celle qui permet le rendement optimal, et iii) l'association de doses réduites avec d'autres techniques culturales (travail du sol dont labour, choix de cultures très couvrantes...) peut permettre un contrôle très efficace des adventices. Certaines cultures sont plus favorables que d'autres à la réduction des doses d'herbicides (Kirkland et al., 2000). Dans les cultures comme le maïs ou le soja, l'efficacité de la réduction des doses peut être liée à l'entretien (binage) des inter-rangs (Heatherly et al., 2001).

La réduction des doses d'herbicide n'est malheureusement pas une solution sans risque, et Davies et al (1994) considèrent qu'elle ne fonctionne pas dans 5 à 10% des cas pour le blé ou l'orge d'hiver, et dans 30% des cas pour l'orge de printemps. Ce risque peut cependant être réduit lorsque la réduction de dose est associée à d'autres techniques culturales. Dans un essai pluriannuel sur grandes cultures, Barberi et Bonari (2005) mettent en évidence des différences importantes de densités d'adventices entre un système intensif et un système à faible intrants, avec des comportements variables selon les cultures. Le passage du système "intensif" au système "extensif" s'est ainsi traduit par des augmentations de 15 à 470% des densités d'adventices au bout de quatre années de culture.

L'agriculture de précision, qui met en œuvre des traitements localisés aux seules zones colonisées par les adventices, est sans aucun doute une technique efficace pour réduire les doses d'herbicide sans limiter l'efficacité agronomique (Shaw, 2005; Wiles, 2005).

b) Réduction des autres pesticides et protection intégrée des cultures

La lutte biologique

La lutte biologique par conservation ou manipulation de l'habitat. Elle vise essentiellement à favoriser les populations de prédateur et de parasitoïdes qui existent normalement dans la culture mais dont les densités sont devenues particulièrement faibles en raison des pratiques agricoles telles que le labour profond, l'utilisation de pesticide et l'uniformisation du paysage. En particulier, l'aménagement de l'environnement de la culture est un outil qui permet d'augmenter la disponibilité en auxiliaires en améliorant la disponibilité des ressources (Landis et al., 2000). Cette approche joue un rôle central dans la lutte biologique et peu impliquer la totalité de l'aménagement du paysage agricole (Baudry et al., 2000). Il s'agit, en fait, de la méthode la plus écologique et à long terme la plus stable et la moins coûteuse. Les prédateurs sont particulièrement diversifiés même dans l'écosystème agricole. De nombreux travaux se sont concentrés sur les moyens de favoriser certains groupes de prédateurs généralistes comme les carabes (Hance, 2002; van Alebeek et al., 2006), les araignées (Heidger &

Nentwig, 1989; Sunderland & Samu, 2000) mais aussi des groupes plus spécialisés comme les syrphes, les chrysopes ou les parasitoïdes. Une étude récente montre qu'il est possible de maintenir les populations de pucerons d'un champ de froment sous le seuil économique en plaçant des bandes enherbées en bordure de celui-ci (Levie et al., 2005). En fait, des échantillonnages pratiqués sur le terrain ont montré qu'il existait un asynchronisme printanier entre les populations de parasitoïdes émergeant après l'hiver et les populations de pucerons sur blé arrivant bien plus tard. L'implantation de bandes enherbées permet le développement précoce d'espèces de pucerons "hôtes alternatifs" qui ne sont pas des ravageurs car il s'agit de pucerons spécialisés sur des mauvaises herbes. Grâce à leur présence, une première génération de parasitoïdes peut se développer dans la bande enherbée et puis passer sur la culture proche pour remédier à l'asynchronisme au printemps. Cette technique simple à mettre en œuvre est cependant peu utilisée. Les bandes enherbées doivent être entretenues et constituent une perte de revenu par la mise hors culture d'une superficie de terre. Il y a aussi une crainte liée au risque qu'elles représentent comme réservoir de mauvaises herbes. Pourtant, les agriculteurs peuvent recevoir une prime s'ils mettent en œuvre des bandes enherbées ou des tourtières de conservation dans leur culture. Cette prime a pour but de compenser le manque à gagner lié à l'absence de production sur cette bande enherbée. Utiliser les bandes enherbées dans un but de contrôle biologique reviendrait paradoxalement à leur donner un rôle économique et donc pourrait priver les agriculteurs de leur prime. Il faudrait donc aménager la législation actuelle pour une généralisation plus efficace de leur utilisation. Il est d'ailleurs curieux que l'impact économique global des investissements européens dans les schémas agri-environnementaux soit si peu évalué en pratique (Kleijn et al., 2001) et ne prennent pas en compte les effets positifs pour la production agricole elle-même. Ce type de bande enherbée est aussi favorable à de nombreux autres auxiliaires, mais est aussi un refuge pour le gibier comme le montre l'étude de Collins et al. (2002) concernant la culture du froment également ou plus généralement la synthèse de Landis et al. (2000). Le verger se différencie des autres cultures par son caractère permanent, ce qui peut avoir des conséquences à la fois pour les ravageurs et les prédateurs. La durée de vie d'un verger de pommiers actuellement est de 12 à 15 ans. La lutte préventive est réalisable en se basant sur le choix des variétés et l'utilisation de variétés différentes dans la même parcelle. Mais la technique la plus préconisée est l'implantation de bandes fleuries entre les lignes du verger. Il s'agit de semer une série de plantes rudérales choisies telles que des Ombellifères, de la tanaïs, de l'achillée, en bandes entre les arbres. Par rapport à des vergers témoins, on constate ainsi une augmentation de la faune aphidiphage, Coccinelle, Hémiptère, Chrysope, mais aussi une abondance plus grande des araignées (Wyss, 1995). Les toiles d'araignées piègent une grande quantité de pucerons lors des vols de migration. Elles peuvent également être efficaces contre les Psylles et les Lépidoptères. Les bandes de végétation sont fauchées en fin de saison. Cependant, le niveau de dégâts reste plus important que dans un verger traité par un insecticide (Wyss, 1995). Cela implique que l'agriculteur puisse obtenir une compensation pour ces dégâts sous forme d'un prix plus élevé à la récolte. En Suisse, cette technique est couramment appliquée pour lutter contre le puceron cendré du pommier, espèce très virulente qui provoque la déformation des fruits. Le cahier technique de la production fruitière intégrée en Suisse est disponible sur internet⁹. Par exemple des surfaces de compensation écologique incluant des jachères florales doivent atteindre 3,5% au minimum de la surface agricole utile de l'exploitation pour obtenir une certification.

La difficulté de la lutte biologique en verger est aussi liée à la multiplicité des cibles qui demande à l'arboriculteur d'appliquer des techniques différentes, par exemple la confusion sexuelle pour le carpocapse de la pomme. L'application des techniques de production fruitière intégrée connaît une assez forte résistance en France. Dans les années 80 selon Audemar (1987) une réduction de plus de 50% du nombre de traitements phytosanitaires a été obtenue par l'amélioration des connaissances de la biologie des populations des organismes phytophages, par l'utilisation des seuils économiques pour les traitements contre le carpocapse et par la démonstration de l'efficacité des prédateurs du Psylle du poirier, spécialement les Anthocoris. Les principes de la production fruitière intégrée ont été publiés par l'OILB en 1992 (El Titi et al., 1993). Cette publication a été suivie des premières demandes de certification en PFI en France et puis en 1997 par une première certification de conformité de produit utilisée comme incitant à la vente dans la grande distribution (Bellon et al., 2006). Étant mal accepté par les arboriculteurs, le terme "intégrée" a été progressivement remplacé en France par la notion de

⁹ http://www.srva.ch/files/gtpi-saio-richtlinien_2007_f.pdf.

protection raisonnée. Il ne s'agit pas seulement d'un changement sémantique, mais c'est le reflet d'un malaise plus profond. Selon Bellon et al. (2006) cette difficulté de passer à une production plus écologique est liée à un décalage entre la profession d'arboriculteur dont l'objectif est centré sur le volume de production et le monde marchand, ce qui rend difficile la valorisation d'innovations techniques conduisant à la production de fruit de qualité. Le concept même de qualité est ambigu chez le consommateur final fort attaché à l'aspect esthétique du fruit directement visualisable plutôt qu'à une absence de résidu de pesticide. En outre, selon Bellon et al. (2006), les arboriculteurs français ressentent la qualification d'une exploitation en agriculture raisonnée comme un handicap économique assorti de contraintes techniques et d'un cahier des charges.

En Belgique, un groupement d'arboriculteurs intégrés¹⁰ a été créée en 1988 dans la région francophone à l'initiative de producteurs locaux inspirés par l'expérience suisse. Cette initiative a abouti à la reconnaissance officielle de la PFI en 1996. En termes de production, les arboriculteurs en PFI ne représentent encore que 12% de la production nationale belge de pommes et de poires, même si celle-ci est reconnue par un label officiel et promue par la grande distribution.

La lutte biologique par inondation. Il existe peu d'exemples de lutte biologique par inondation d'auxiliaires en grande culture. Une des plus belles réussites est liée au lâcher massif de Trichogrammes pour lutter contre la pyrale du maïs en France. Les Trichogrammes sont des petits Hyménoptères parasitoïdes des œufs de la pyrale et de divers Lépidoptères. Les techniques de la production de masse de ces insectes et leur stratégie d'utilisation au champ ont demandé 12 années de recherche et impliqué plusieurs équipes de l'INRA et une firme privée. Cet aspect est souvent négligé, mais les techniques de lutte biologique, particulièrement par lâcher de masse, nécessitent des années de recherches avant d'aboutir à une application concrète. Actuellement, plus de 80.000 ha sont traités par cette technique, soit 20% de la superficie française de maïs (Frandon et al., 2005). Cette réussite n'a été possible que grâce à une amélioration constante de la technique et son adaptation au besoin des producteurs. Ainsi, l'application au champ a été simplifiée notamment en réduisant le nombre de points de lâcher par ha. C'est un bel exemple de coopération entre la recherche, l'industrie et les utilisateurs.

Des essais préliminaires de lâchers inondatifs de parasitoïdes ont également été effectués en céréales en Belgique pour lutter contre les pucerons. Les étapes de recherches ont pris plusieurs années et la faisabilité technique a pu être démontrée (Legrand et al., 2001; Levie et al., 2005). Cependant dans ce cas le facteur limitant l'application concrète est le coût de production des parasitoïdes. Un programme de recherche au sein de notre laboratoire est en cours en collaboration avec la Société Viridaxis S.A. pour établir une production industrielle de ces parasitoïdes de pucerons à un coût acceptable pour les agriculteurs et prenant en compte les faibles marges bénéficiaires de la culture du blé en Europe. De nouveau, c'est l'aspect économique de l'utilisation de la protection biologique qui est le facteur limitant. Une combinaison des techniques d'aménagement de l'habitat avec des lâchers de masse ou l'utilisation de plantes résistantes permettrait de réduire les coûts de ce type de lutte mais en accroissant encore la technicité (Brewer & Elliott, 2004; Levie et al., 2005).

La Protection Intégrée

Tout comme pour les herbicides, la réduction des apports de fongicides, d'insecticides ou d'autres pesticides est une piste exploitable pour les agriculteurs, mais qui doit être raisonnée en fonction des situations. En dehors de l'agriculture biologique, les solutions envisageables en agriculture s'appuient principalement sur les principes de la protection intégrée (en anglais IPM pour Integrated Pest Management).

De nombreuses définitions de l'IPM existent, dont celle donnée par la FAO : *IPM is defined as a pest management system that, in the context of the associated environment and the population dynamics of the pest species, utilizes all suitable techniques in as compatible a manner as possible, and maintains the pest populations at levels below those causing economic injury. In its restricted sense, it refers to the management of single pest species on specific crops or in particular places. In a more general*

¹⁰ <http://www.asblgawi.com>

sense, it applies to the coordinated management of all pest populations in the agricultural or forest environment. It is not only the juxtaposition or superimposition of two control techniques [...] but the integration of all suitable management techniques with the natural regulating and limiting elements of the environment (FAO, 1968).

L'expertise scientifique collective INRA-Cemagref¹¹ sur les pesticides a établi un classement relatif de l'importance des bioagresseurs des grandes cultures, et de l'efficacité des méthodes de lutte (Tableau 3.2-2). Il en ressort que les alternatives à la lutte chimique, qui constituent des éléments clés de l'IPM, se situent principalement dans le choix des systèmes de culture. La lutte physique est également un moyen de réduction des herbicides (point abordé dans les sections précédentes). Pour les maladies cryptogamiques et les ravageurs animaux, les méthodes de lutte biologique ou variétale sont par contre très ponctuelles (une culture et un bio-agresseur parmi un grand nombre de couples plante-parasite), limitant actuellement les possibilités de réduction des pesticides. Les agriculteurs ont en la matière de peu de solutions et la connaissance scientifique et technique dit progresser significativement. Les agriculteurs disposent par contre d'une assez large gamme de résistance à des champignons pathogènes dans les variétés des plantes de grande culture, plus rarement sur les insectes ou les limaces. Ces résistances ne sont cependant pas toujours disponibles sur tous les cultivars, et d'autres éléments de choix variétal doivent être pris en compte par les agriculteurs : précocité, qualité, résistance au froid, etc.

La mise en œuvre d'une lutte par le système de culture ne pose généralement pas de problème agronomique, notamment s'agissant de l'allongement des durées des rotations qui se traduit par une diversification des cultures. Des bénéfices agronomiques sont même souvent associés à ces rotations longues, qui réduisent cependant la fréquence de retour des cultures à forte marge brute économique.

Tableau 3.2-2. Efficacité actuelle des méthodes de lutte mises en œuvre sur l'ensemble des grandes cultures.

Principaux groupes de bio-agresseurs	Importance actuelle des bio-agresseurs	Efficacité actuelle des méthodes de lutte mises en œuvre				
		Lutte chimique	Résistance variétale	Lutte biologique	Lutte physique	Système de culture (7)
Champignons pathogènes (<i>sensu lato</i>)	++	+++ (1)	++	+ (4)	+	++
Adventices	+++	++ (2)	-	-	++ (6)	+++
Bactéries	+	-	+	-	-	+
Virus, viroïdes et mycoplasmes	+	+ (3)	-	-	-	++
Acarie	+	+	-	-	+	
Insectes	+	++ (1)	-	+ (5)	-	++
Nématodes	+	-	-	-	-	+
Limaces	+	++	-	-	-	+

Notes :

1. Traitements de semences ou application en culture

2. Traitements de pré-semis, de pré- ou post-levée

3. Lutte contre les vecteurs

4. Lutte contre la sclérotiniose (*Sclerotinia sclerotiorum*) de différentes cultures par un champignon (*Coniothyrium minitans*)

5. Lutte contre la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) par des trichogrammes (*Trichogramma brassicae*), 85000 ha protégés en 2004 (source : <http://www.biotop.fr/>)

6. Lutte mécanique contre les mauvaises herbes (faux semis, binage, hersage, sarclage, fauche), lutte thermique

7. L'effet des successions des cultures est important pour les organismes peu mobiles (champignons telluriques, mauvaises herbes, nématodes...). Le travail du sol permet d'enfouir les résidus porteurs d'inoculum et de gérer le stock semencier de mauvaises herbes. L'itinéraire technique permet d'adapter la réceptivité du couvert à différents bio-agresseurs et sa compétitivité face aux mauvaises herbes.

¹¹ (Aubertot et al., 2005 Pesticides, agriculture, environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux)

Dans un travail conduit par ALTERNATECH-Picardie, Vanlerberghe (2001) identifie cinq principaux freins dans l'adoption d'itinéraires techniques intégrés par les agriculteurs (enquête auprès d'agriculteurs ayant testé ces techniques) :

- 1) L'organisation du travail : date de semis tardive, retard du 1^{er} apport d'azote
- 2) La formation des agriculteurs aux techniques de protection intégrée
- 3) La possibilité de réalisation technique liée à la nature des sols et aux réglages du matériel
- 4) La perception de l'agriculteur : évaluation des risques économiques, compréhension des itinéraires techniques, bouleversement du système de production
- 5) La "pression agricole" : rôle du conseil, des fournisseurs...

Néanmoins, les essais conduits par ALTERNATECH-Picardie sur plus de 100 parcelles cultivées en blé, montrent que la marge brute des cultures "intégrées" est supérieure à celle conduite selon un mode dit "raisonné" et ce grâce à une forte diminution du coût des intrants, qui compense la diminution de rendement (Alternattech, 2005).

Du point de vue des acquis scientifiques, plusieurs expériences montrent la faisabilité technique et la rentabilité de la protection intégrée (Berrie & Cross, 1996), sans pour autant pouvoir généraliser ce résultat à toutes les situations (Encadré 3.2-1).

Encadré 3.2-1. Obstacles et incitations à la mise en œuvre du contrôle intégré des bioagresseurs

Une étude détaillée et comparative du contrôle intégré des ravageurs en Europe, aux Etats-Unis et en Australie/Nouvelle-Zélande a été effectuée par Wearing (1988) sur base de questionnaires envoyés à plus de 150 spécialistes dans ces différentes régions. L'objectif était d'identifier les éléments clés permettant l'adoption des techniques d'IPM. Le premier facteur de réussite qui se dégage de cette étude est l'importance de l'adaptation des innovations apportées pour les faire correspondre aux contraintes des utilisateurs directs, les fermiers. Le contact avec l'agriculteur, son information et l'écoute de ses besoins permettent d'ajuster les technologies aux réalités de terrain et d'assurer la réussite de leur mise en place. La formation directe de l'utilisateur final est apparue comme un point clé pour la réussite d'un programme d'IPM. Des données similaires ressortent d'une enquête auprès de 1183 agriculteurs français concernant l'adoption des mesures agri-environnementales. Pour 55% d'entre eux, le développement de l'information locale sur ce type de mesure a été l'élément crucial de leur adoption (Cnasea, 1997). La visite directe d'un consultant à la ferme facilite l'appropriation des nouvelles techniques et permet de les personnaliser. Selon les résultats de Wearing (1988), il s'agit là d'un facteur de succès. Il ajoute dans ce même cadre, les projets de démonstration et les visites collectives sur le terrain et la formation en général. Il insiste aussi sur l'utilisation de "labels" certifiant la qualité du produit et assurant un meilleur retour sur investissement. C'est un incitant courant dans plusieurs pays européens généralement lié à une législation et la mise en place d'un cahier des charges et d'un encadrement adéquat.

L'aspect financier de la lutte biologique est souligné par de nombreux auteurs comme un facteur de décision voir un frein à sa mise en place (Reichelderfer & Bottrell, 1985). Selon Menzler-Hokkanen (2006), le coût direct du traitement est un des premiers déterminant de choix de l'agriculteur dans la méthode d'intervention contre un ravageur. Il faut ajouter à cela la valeur de sa production et les contraintes de temps. Il s'agit cependant dans ce cas d'une approche économique à court terme, l'approche à plus long terme des bénéfices économiques de l'IPM est rarement prise en compte. C'est particulièrement le cas du coût économique de la résistance aux pesticides ou de la dépollution des eaux. Dans une étude consacrée à la production du blé tendre au Royaume-Uni, Webster et al. (1999) estiment les bénéfices du passage d'une agriculture classique ayant recours à des intrants pour maximiser la rentabilité vers une agriculture intégrée où l'utilisation des pesticides est réduite par l'application de techniques culturales et de monitoring. Ils montrent que les marges bénéficiaires brutes s'accroissent lorsque l'on passe d'une agriculture classique à haut inputs vers une agriculture intégrée avec réduction de l'utilisation des pesticides. Cependant, lorsqu'ils prennent en compte le prix économique du blé, c'est-à-dire celui que reflète la valeur du blé pour la société plutôt que du prix reçu par les fermiers, il apparaît que chaque Livre sterling de bénéfice que le fermier fait lors passage du système conventionnel vers le système intégré s'accompagne d'un bénéfice 6 fois plus élevé pour la société. Pour eux, cette différence permettrait de justifier un investissement public bien plus important dans la recherche et les services techniques d'aide aux agriculteurs utilisant les techniques IPM.

Selon Wearing (1988), les aspects plus agronomiques comme le fait de devoir changer le mode de protection des plantes suite à des résistances aux insecticides ne viennent qu'après l'aspect économique bien que les deux soient liés. La sensibilité aux problèmes d'environnement et les risques de santé liés aux pesticides pour l'agriculteur lui-même semblent être des facteurs de bien moindre importance. Parmi les éléments qui freinent l'adoption de technique IPM, l'enquête de Wearing (1988) met en évidence 1) les obstacles techniques, 2) le manque de définition de seuils économiques et le manque de systèmes d'avertissement, 3) l'impact sur la qualité cosmétique des produits, 4) le besoin supplémentaire de main d'œuvre, 5) la perception du fermier des risques de ne pas pulvériser, 6) le manque d'aide technique. Il souligne également les obstacles de type organisationnel, le contrôle intégré des ravageurs nécessitant la participation de plusieurs acteurs et organisation. Un des chiffres les plus inquiétants cités dans cette enquête indique que 65% des répondants estiment qu'il y a un manque de confiance des agriculteurs dans les techniques de contrôle intégré des ravageurs.

En culture sous serre, la lutte biologique est de plus en plus largement utilisée (van Lenteren & Woets, 1988), elle y a fait ses preuves et de nombreux produits sont disponibles pour faire face à la majorité des problèmes qui se posent, en tout cas dans le volet entomologique et acarologique. De plus, les marges bénéficiaires importantes des productions sous serre permettent aux producteurs de consacrer une part plus élevée de leur budget à l'achat d'auxiliaires ou à la mise de place de technique de lutte sans utilisation de pesticide. De plus, il existe de nombreux labels qui permettent de valoriser mieux ce type de production. Par contre, en grandes cultures, les expériences sont encore peu nombreuses.

La gestion du **système de culture** est sans nul doute le levier le plus accessible pour les agriculteurs, abstraction faite des conséquences économiques. Différentes composantes du système de culture peuvent être mises en œuvre (tableau 3). Parmi ces composantes, certaines s'apparentent à des techniques de lutte biologique, comme la manipulation des habitats qui influe sur les populations de régulateurs des bioagresseurs. Les éléments de lutte culturale (cf. Tableau 3.2-3) sont multiples, et ont à la fois des conséquences agronomiques et environnementales. La complexité des interactions entre ces éléments, et les situations agro-écologiques des systèmes de culture, rendent impossible une évaluation généralisée de la faisabilité pour les agriculteurs de ces techniques. De nombreuses études s'intéressent par contre à évaluer agronomiquement des situations particulières. L'ensemble de l'itinéraire technique d'une culture peut influencer la date d'apparition et l'intensité des maladies (Colbach et al., 1997; Meynard et al., 2006). Ceci permet donc d'envisager des réductions des traitements, en raisonnant la conduite des cultures dans cet objectif. L'utilisation de mélanges de variétés de sensibilités différentes aux maladies permet de réduire les traitements des céréales (Tratwal et al., 2007). Si le choix de mélanges de variétés adaptés permet de lever les questions d'homogénéité de maturité (en vue de la récolte), il existe encore un frein lié à la réticence de certaines entreprises qui collectent les céréales pour accepter ces lots mixtes.

Tableau 3.2-3. Différentes méthodes de lutte culturale contre quatre grands types d'ennemis des cultures (adapté de Bajwa & Kogan, 2004) Source : Expertise collective Pesticides (Aubertot et al., 2005)

Éléments de lutte culturale	Insectes	Mauvaises herbes	Maladies	Nématodes
Succession des cultures	X	X	X	X
Adaptation de la nutrition de la culture	X	X	X	X
Propreté des équipements agricoles	X	X	X	X
Adaptation de l'irrigation	X	X	X	X
Adaptation du travail du sol	X	X	X	X
Gestion des résidus de cultures	X	X	X	X
Choix des dates de semis et de récolte	X	X	X	X
Adaptation de la densité de semis et de l'écartement entre rangs	X	X	X	
Cultures pièges	X			
Manipulation de l'habitat pour favoriser les auxiliaires (haies, cultures de couverture, cultures associées, paillis...)	X	X	X	
Destruction des hôtes alternatifs et des repousses	X	X	X	

Conclusion

La lutte biologique a été mise en œuvre avec succès dans des cas isolés pour les grandes cultures, mais son utilisation est par contre très répandue dans des cultures sous serres comme la tomate ou le concombre. Ferron et Deguine. (2005) estiment que le type de lutte par inondation restera très limité en grandes cultures et que la conservation (ou la restauration) des habitats des organismes régulateurs est une solution plus prometteuse. Si cette solution profite à d'autres formes de biodiversité, elle peut se heurter à deux types de frein en agriculture : 1) la réduction des surfaces cultivées au profit de zones (bords de champ par exemple) ne donnant pas lieu à une production économique, 2) l'opposition à des changements dans le système de culture se traduisant par une diminution des rendements ou de la qualité des produits. Mettre en place des cultures attractives pour les bioagresseurs est une technique prometteuse mais qui nécessite de la surface entraîne une réflexion au niveau de l'ensemble de la mosaïque des cultures d'un territoire. Elle peut poser des problèmes d'organisation du travail, en concurrence avec des travaux sur des parcelles productives. Phimister et Roberts (2006) ont étudié les pratiques de fertilisation et de protection des cultures chez les agriculteurs ayant une activité professionnelle à l'extérieur de leur exploitation. La fertilisation décroît tandis que l'emploi de pesticides augmente, en lien avec les contraintes d'organisation du travail.

Concernant la protection intégrée, si, techniquement, les voies permettant de réduire l'utilisation de pesticides sont très nombreuses (travail du sol, espacements inter-rang, dates de semis, rotations...), l'adoption par les agriculteurs de ces techniques se heurte à des obstacles importants, que l'on peut regrouper en trois catégories :

- Le manque de références techniques. En effet, dans bien des cas, les connaissances font défaut pour déterminer la modalité optimale de telle ou telle technique ; même si cet état de fait évolue avec la multiplication des essais, il faut reconnaître que la recherche agronomique a pris beaucoup de retard en matière de grande culture. De même, les seuils de nuisibilité, à partir duquel le taux d'infestation ou le degré de développement de la maladie deviennent économiquement insupportables, sont bien souvent inconnus.*
- Le temps passé à lutte intégrée. Les stratégies alternatives basées sur la lutte mécanique contre les mauvaises herbes par exemple supposent de passer plusieurs fois par cycle sur la parcelle. De même, une réduction des doses suppose de surveiller étroitement la nature et l'évolution de la flore, des populations de bio agresseurs ou de la maladie dans la parcelle. Ce temps supplémentaire peut, à certaines périodes, s'avérer incompatible avec l'organisation du travail sur l'exploitation.*
- La dépendance du taux de réussite de la lutte intégrée aux conditions climatiques. En effet, l'efficacité des techniques alternatives repose beaucoup sur la vigueur des adventices, leur cinétique de levée, sur la rapidité d'apparition ou de développement des maladies, etc. Tout cela rend la réussite d'une stratégie de lutte donnée très dépendante des conditions climatiques en cours de cycle. C'était un peu vrai avec les méthodes conventionnelles de lutte chimique, cela le devient encore plus avec les méthodes alternatives.*

En définitive, malgré les obstacles mentionnés ci-dessus, il apparaît possible de diminuer très significativement l'emploi de pesticides en agriculture, L'expertise collective "Pesticides" réalisée en 2005 par l'INRA et le Cemagref a montré "qu'il existait des marges de progrès pour réduire les quantités de pesticides appliquées sur les cultures, en appliquant les principes de la protection intégrée (en jouant sur les rotations, l'itinéraire technique de la culture et le raisonnement des traitements)" et que "des références sont déjà disponibles en grande culture".

3.2.2.2. Réduction de la fertilisation minérale et organique

Le cas des prairies

La relation entre la fertilisation et la biodiversité a été très majoritairement étudiée dans le cas de la diversité végétale des prairies permanentes (naturelles). Dans ces situations, la réduction de la fertilisation se traduit généralement par une restauration progressive de la biodiversité, dans un délai parfois très long (référence au chapitre 1). Elle se traduit également par des effets plutôt négatifs sur la quantité et la qualité du fourrage produit sur ces surfaces (Marriott et al., 2004; Nickel & Achtziger,

2005; Schmidt, 2007). Les conséquences de cette diminution de la quantité de fourrage sont très liées au niveau de sécurité atteint par le système fourrager. C'est fréquemment le cas dans les zones de montagne, où les éleveurs sont souvent totalement dépendants du fourrage issu des prairies (culture du maïs impossible), et où les surfaces fauchables sont réduites (prairies de fond de vallée menacées par la pression foncière). Le degré d'acceptation d'une baisse de qualité du fourrage dépend du niveau d'exigence des animaux (espèce, race, niveau de production). Huguenin-Elie et al (2006) observent ainsi une réduction des rendements et des teneurs en P et K du fourrage de prairies du plateau suisse après 10 années de cessation de fertilisation. Fothergill et al. (2001) montrent qu'après 10 années d'arrêt de la fertilisation N, P, K et Ca, la capacité de chargement (nombre de brebis à l'ha) de prairies du pays de Galles représente 40% (arrêt de toutes les fertilisations) à 80% (arrêt de la seule fertilisation N) de la capacité de chargement au début de l'expérimentation.

La forte réduction ou l'arrêt de la fertilisation minérale (N, P ou K) ou organique ont de nombreux effets sur les prairies. Plusieurs essais ont été conduits en Europe pour tester les effets d'une telle désintensification, dans des conditions comparables à des situations rencontrées en France (Briemle & Elsaesser, 2002; Jeangros & Bertola, 2002; Marriott et al., 2004; Schmidt, 2007), mais des conclusions peuvent être également tirées des essais de fertilisation des prairies.

Le premier effet généralement constaté après réduction ou arrêt de la fertilisation est celui de la réduction des rendements fourragers. Les conséquences d'une telle diminution dépendent beaucoup des systèmes de production :

- dans les systèmes où la valorisation des surfaces en herbe est faible, du fait d'un chargement animal moyen peu élevé par rapport au potentiel des prairies, ou d'une stratégie d'alimentation majoritairement basée sur d'autres ressources (maïs ensilage), il existe des possibilités de désintensification réelles.
- dans les systèmes dont le bilan fourrager est juste équilibré, avec de faibles marges de sécurité face aux années au climat défavorable, la perte de production a des conséquences importantes. La possibilité et le coût d'acquisition de surfaces en herbe supplémentaires constitue alors la condition pour permettre une désintensification des prairies.
- en conditions de pâture, les effets sont moindres qu'en régime de fauche compte tenu des restitutions animales au pâturage (80 à 90% des minéraux ingérés) et de la forte exportation de minéraux en fauche.

En dehors de l'effet sur la production, un autre problème généré par la diminution de la fertilisation peut se situer au niveau de la qualité du fourrage produit. L'évolution la plus fréquemment observée est celle de prairies plus diverses, où la proportion de graminées décline au profit des légumineuses et des espèces diverses, et où le fourrage est plus pauvre en éléments majeurs et plus riche en micro-éléments et en métabolites secondaires (Buchgraber, 1997; Huguenin-Elie et al., 2006; Schmidt, 2007). La faible densité énergétique (UFL/UFV) ou protéique (PDI) de fourrages issus de peuplements herbacés diversifiés est peu compatible avec l'alimentation d'animaux tels que des vaches laitières fortes productrices. A contrario, la variété des ressources alimentaires, allant jusqu'à des couverts constitués de plantes herbacées et arbustives peut être un élément favorable aux ovins et aux caprins (Agreil et al., 2005). Le plus fort contenu en métabolites secondaires du fourrage des prairies extensives (peu fertilisées) modifie la qualité des produits animaux (lait et viande), et cette modification pouvant faire l'objet d'une valorisation commerciale (labels, AOC, marques).

Dans certaines situations à faible potentiel de production, comme les zones d'altitude, l'intérêt d'une fertilisation se pose, certaines expérimentations démontrant un effet minime sur la production et la fertilité du sol d'un arrêt de la fertilisation (Jeangros & Troxler, 2007).

Le cas des grandes cultures

De plus rares travaux ont concerné les effets de la fertilisation sur la biodiversité en situation de grandes cultures, en évaluant surtout les effets de la fertilisation sur les micro-organismes du sol (cf. Chapitre 1) (Lilleskov & Bruns, 2001; Garcia-Alvarez et al., 2004) ou sur les plantes adventices (Yin

et al., 2006). En ce qui concerne les cultures de vente et les cultures fourragères, la limitation des apports des engrais se traduit essentiellement au niveau de la biodiversité des organismes telluriques (cf chapitre 1), avec des conséquences agronomiques certaines, étudiées dans des microcosmes, mais encore relativement peu quantifiées à l'échelle de la parcelle et du système de culture : effet des modifications de populations bactériennes sur la nutrition minérale, effet de micro-organismes ou de la faune du sol sur la structure du sol... Parmi les effets les mieux identifiés, on peut cependant mentionner le rôle de réduction de la fixation d'azote atmosphérique joué par la fertilisation (Crews & Peoples, 2005; Singh, 2005).

La limitation de la fertilisation minérale ou organique se traduit très généralement par une baisse des rendements et des résultats variables sur la qualité des cultures. Dans le cas de l'azote, on observe ainsi généralement une baisse de la teneur en protéines chez le blé (Decau et al., 1977; Dachler et al., 2002; Lueck et al., 2006), de la teneur en sucre chez la betterave et de la teneur en huile chez le colza (Dachler et al., 2002), mais également des effets sur la teneur en métabolites secondaires (Zhao et al., 1993; Garcia et al., 2006). Réduire les apports minéraux ou organiques en limitant les impacts sur le rendement et la qualité des produits passe par une amélioration de l'efficacité de l'utilisation des engrais par les plantes (Lynch, 1998). Une telle possibilité a été testée avec succès sur des cultures très exigeantes en azote comme le colza d'hiver, en utilisant des variétés à forte efficacité et en adaptant les dates et formes des apports de fertilisants (Rathke et al., 2006). De même, Rengel (2001) montre que certaines variétés de plantes cultivées ont une plus grande capacité à mobiliser les micro-éléments tels que Zn, Fe ou Mn, leur donnant dans des conditions très extensives un avantage sur des variétés plus productives lorsque le sol est bien pourvu. Des progrès importants ont été faits dans la connaissance des mécanismes physiologiques et biochimiques, mais sans être extrapolables au contexte de la plante entière ou du champ, rendant ainsi cette amélioration de l'efficacité difficile (Hirel & Lemaire, 2005; Hirel et al., 2007).

3.2.2.3. Désintensification du mode d'utilisation des prairies

Le mode d'utilisation des prairies correspond au mode de récolte (pâture ou fauche) et aux modalités de cette récolte de la ressource fourragère : chargement animal, dates, fréquence et durée des pâtures, nombre, dates et types (ensilage, foin) des fauches. Tous ces éléments sont susceptibles de modifier la biodiversité, et la désintensification se traduit :

- en régime de pâture, essentiellement par la réduction du chargement animal
- en régime de fauche, par la diminution du nombre de fauches et par le retard de la date de première exploitation

Qu'il s'agisse de la désintensification de la fauche ou de la pâture, il y a toujours une diminution de la quantité de fourrage valorisé, ce qui se traduit par les mêmes conséquences, de ce point de vue, qu'une diminution de la fertilisation. En effet, le turn-over rapide des organes des espèces prairiales fait qu'en l'absence d'une exploitation fréquente, une partie de la production primaire rentre en sénescence et rejoint la litière sans être pâturée ou récoltée (Lemaire, 1999). La désintensification de la fauche modifie, comme la fertilisation, la quantité et la qualité du fourrage en diminuant la part des graminées, et en aboutissant à un fourrage plus pauvre en énergie et en azote, mais plus riche en métabolites secondaires (Buchgraber, 1997). Les quantités de minéraux ingérés par les animaux pourraient devenir limitant pour des vaches laitières fortes productrices (Hemingway, 1999). Les prairies ainsi extensifiées permettent de produire des laits et des viandes dont la texture, la couleur, l'odeur et le goût sont différents (Collomb et al., 2002; Coulon et al., 2004; Leconte et al., 2004; Martin et al., 2005).

La désintensification du pâturage, par diminution du chargement, accroît l'hétérogénéité des couverts prairiaux, compte tenu du fait que les animaux peuvent être plus sélectifs, délaissant certaines zones ou espèces, et accroissant la superficie couverte par des zones de refus. Pour autant, un chargement animal proche du maximum permis par le potentiel pédo-climatique ne constitue pas la solution optimale pour toutes les catégories d'animaux (Rickert, 1996). Des expérimentations de réduction du chargement peuvent ainsi montrer dans certains cas de faibles différences entre différents niveaux d'intensification (Audic et al., 2001) : deux essais ont été conduits pendant 5 ans par l'ITCF en

comparant des chargements de 1,2 et 1,5 mère+veau/ha (La Jaillère) ou 1, 2 et 0,9 mère+veau/ha (Jeu-les-bois). En dépit d'une forte réduction de la fertilisation azotée, la qualité du fourrage produit et la quantité offerte par animal n'a que très peu diminué.

Du fait de l'existence actuelle de systèmes de niveau d'intensification très variés (beaucoup plus que pour d'autres productions végétales), il est possible d'affirmer que la prairie permanente offre de réelles opportunités de désintensification. Dans un certain nombre de conditions de milieu (zones d'altitudes, zones très sèches ou très humides), le très faible niveau d'intensification s'impose à l'agriculteur du fait du potentiel très limité sur le plan fourrager. L'irrigation (extrêmement rare en raison de l'impossibilité de rentabiliser un équipement) et le drainage (déjà réalisé dans la plupart des cas dans les années 70-80) ne semblent plus constituer de "menace" forte pour la biodiversité des prairies permanentes. Les deux enjeux importants se situent donc :

- Dans le choix du niveau d'intensification des prairies et des systèmes fourragers dans les zones où cela est possible (zones de plaine, piedmonts humides, zones à climat océanique)
- Dans les choix des systèmes de production qui se traduisent par une place plus ou moins importante de la prairie permanente par rapport aux cultures fourragères (maïs-ensilage essentiellement) et aux grandes cultures.

Sur ce dernier aspect, les mesures agri-environnementales et les marges brutes des grandes cultures ont un rôle déterminant, mais la volonté d'innovation des éleveurs est aussi essentielle. Quelques exemples développés ci-dessous montrent qu'il est possible d'envisager des systèmes moins intensifs (en intrants) et qui gardent leur rentabilité. On perçoit actuellement les limites de la PHAE (prime herbagère agro-environnementale) dont le montant ne place pas les prairies en situation concurrentielle vis-à-vis des cultures (surtout avec les cours actuels des céréales), et qui ne différencie pas les prairies selon leur valeur "biodiversité". Sous le même vocable de prairie permanente de plus de 6 ans, on peut recenser une prairie permanente dominée par le Ray-grass et composé de 15 espèces, comme une prairie rassemblant 80 espèces. Les MAE territorialisées ont été, pour des questions de budget, localisées aux zones Natura 2000, ce qui limite fortement la possibilité d'utiliser ce levier des prairies permanentes pour restaurer la biodiversité notamment ordinaire à l'échelle nationale.

Suivant que l'on considère les prairies de montagne (Alpes, Vosges, Massif Central, Jura...), insérées dans un espace forestier plus ou moins dense, les prairies de zones humides ou inondables (Marais de l'ouest, Val de Saône, Camargue), qui sont sous la dépendance de la gestion hydraulique, ou les prairies de plaine et bocages associées à l'arbre d'une façon ou d'une autre (en haie ou dans les parcelles), la problématique d'une gestion des espaces favorables à la biodiversité ne se pose pas dans les mêmes termes.

Elevages de montagne : l'activité d'élevage est en elle-même la garante du maintien d'une biodiversité et d'une production fromagère sous signe de qualité

En montagne, les systèmes herbagers sont particulièrement sensibles au mode de gestion (chargement en bétail et pratiques de pâturage.) et à l'abandon de leur exploitation, qui enclenche un processus d'embroussaillage. Le maintien d'une activité d'élevage est une condition importante de préservation de la biodiversité. Plusieurs mesures le permettent, qui seront présentées dans le chapitre suivant. Dans les contextes où la dépopulation des hameaux a induit une forte progression des bois et des friches, de nombreux programmes de lutte contre l'embroussaillage ont été expérimentés. Les agriculteurs sont bénéficiaires de ces programmes, dont l'efficacité écologique et paysagère est soumise à la pérennité et à la sélectivité des efforts. Les obstacles dans la déclinaison locale de ces actions se rencontrent dans les rapports de force locaux, entre agriculteurs et chasseurs notamment. Une reconnaissance du rôle de la biodiversité elle-même dans la certification du produit existe dans le cas d'un certain nombre de fromages produits en région de montagne. Les entreprises des zones défavorisées ont en effet un potentiel réduit d'économie des coûts de production par rapport à leurs concurrentes de plaine, du fait par exemple du surcoût de la collecte de lait, qui entraîne une limitation forte de la taille des fromageries. La différenciation des produits est donc une nécessité pour ces entreprises, et constitue un atout important pour le développement durable régional. L'exemple du

comté est à cet égard le plus exemplaire. La zone de production délimitée pour l'AOC Comté est un territoire difficile au climat froid et humide dans lequel les prairies et alpages sont la seule agriculture possible. Grâce au Comté, ce massif a échappé à la désertification et à la fermeture des paysages. En 2003, 5000 familles d'agriculteurs, 182 petits ateliers de transformation (les "fruitières") et 20 maisons d'affinage vivaient essentiellement du Comté. Cette filière est un facteur d'emploi, d'aménagement du territoire et de respect de l'environnement qui repose non seulement sur la protection du nom mais aussi sur un cahier des charges très exigeant, interdisant toute intensification et toute industrialisation du produit. Il s'en suit un cercle vertueux : le consommateur apprécie un fromage authentique, fait de manière artisanale, les ventes se développent en conséquence, les prix peuvent être plus élevés. Les producteurs et les fromagers acceptent donc une discipline de production toujours plus élevée, qui fait beaucoup appel à la logique artisanale, au savoir faire de l'homme. Les exploitations laitières peuvent y être plus petites, les jeunes agriculteurs sont plus nombreux à s'y installer et les fromageries doivent employer plus de personnel : l'étude montre ainsi que dans les fromageries à Comté créent plus d'emplois que des fromageries de fromage non AOC de la région.

Elevages de plaine : l'enjeu est autour de l'augmentation de la part de l'herbe dans les systèmes fourragers et de la diversité des modes de conduite des prairies

Les élevages bovins de plaine, notamment laitiers, ont évolué au cours des dernières décennies, avec un retournement des prairies pour développer la culture des céréales à paille et du maïs destiné à l'ensilage. Cette évolution est liée au montant des primes PAC sur la SCOP par rapport aux primes bénéficiant aux prairies, ainsi qu'à la promotion d'un système quasi-unique d'alimentation hivernal des vaches laitières basé sur le maïs et une complémentation protéique (tourteaux de soja notamment). Ces systèmes sont aujourd'hui confrontés à la hausse du prix des aliments du bétail, et, dans les régions où se sont également développés des élevages hors-sol, à des problèmes de pollution des eaux et qui les obligent à disposer de surfaces d'épandage pour les déjections animales. Ces évolutions et leurs limites ont conduit certains éleveurs à envisager de retourner à des systèmes fourragers utilisant davantage les prairies. Dans d'autres cas une intensification encore plus poussée est considérée comme la solution (constitution de gros troupeaux, robots de traite limitant le pâturage...).

La plupart des exemples d'extensification montrent que la viabilité de ce système passe par un accroissement des surfaces, pour compenser les pertes de revenu animal par ha par une augmentation de la surface productive. Les performances animales individuelles sont en général peu touchées par les pratiques favorables à la biodiversité. L'extensification conduit par ailleurs à entrer dans une logique d'économie d'intrants (fertilisation, alimentation animale) pour assurer la pérennité du système.

En systèmes laitiers, une expérience (Réseau Eleveurs Bovins Demain - Lait de Loire-Atlantique) s'est ainsi intéressée à la désintensification d'exploitations laitières de l'ouest de la France et a montré les objectifs qui motivaient ces éleveurs pour désintensifier, les étapes utilisées, les résultats obtenus en 5 ans et la diversité des itinéraires. Pour les 12 exploitations du réseau, la solution centrale retenue a été l'augmentation de la durée du pâturage pour produire le quota de lait avec le coût alimentaire le plus faible possible. L'assolement a dû être modifié, en augmentant sur 3 ans (de 20 ares/UGB/an) la surface de prairies pérennes (associations graminée-légumineuse). Parallèlement, la SAU a augmenté de 20%. Au cours de cette évolution, la gestion fine du pâturage et de l'alimentation est à adapter en permanence. Les itinéraires des exploitations sont très divers mais ont tous permis une simplification du travail, une plus grande autonomie et une amélioration du revenu. Si le produit brut a légèrement baissé, malgré une augmentation des charges de structure, l'EBE a légèrement augmenté en 5 ans, grâce à la forte réduction des charges végétales et d'élevage.

En systèmes allaitants, pour inciter à la réduction de la production de viande bovine, deux types de contrats d'extensification ont été proposés en France de 1990 à 1992: un contrat d'Extensification Quantitative, supposant une réduction du troupeau d'au moins 20% des UGB, et un contrat d'Extensification-Agrandissement, applicable seulement dans les zones défavorisées, dans le cas d'un agrandissement permettant une baisse de chargement d'au moins 20%. Dans les départements de la Creuse et de l'Allier, l'évolution de 7 exploitations sous contrat a été comparée à celle de 28 exploitations "témoins" de la même région. Parmi les exploitations extensives, 5 étaient en

Extensification-Agrandissement, en ayant souscrit le contrat en 1990, 1991 ou 1992, 2 en Extensification Quantitative. L'analyse fine des motivations pour l'adhésion à ce type de contrat et des adaptations réalisées a été riche d'enseignements. Les résultats techniques et économiques observés au bout de 2 ans ont montré que les pratiques de gestion généralement plus "économes" des éleveurs extensifs ne compromettent ni les résultats zootechniques, ni les résultats économiques (la marge bovine est même supérieure de 8% chez les Extensifs-Agrandissement par rapport aux "témoins"). Ce type de mesure se montre efficace pour réduire la production de viande dans les exploitations et pour l'aménagement du territoire, en limitant les risques de déprise.

En système allaitant de vache bleu blanc belge, il a été montré qu'il est possible d'améliorer la rentabilité du système en l'extensifiant. Les conclusions de ces expériences ne peuvent être généralisées, mais elles montrent qu'il est possible de concevoir des systèmes d'élevage basés sur une gestion extensive des prairies, en conservant voire améliorant leur performance économique, même sans passer par une commercialisation sous label.

La faisabilité technico-économique d'une telle évolution a été testée dans différents réseaux d'éleveurs. Les résultats montrent qu'il est possible d'exploiter durablement un élevage par l'accroissement de la part de prairies (80% d'associations) et d'herbe pâturée, la réduction du maïs, de la fertilisation azotée et de la complémentation. Les trajectoires menant à ce résultat peuvent être très variables avec en particulier une part variable de la proportion d'herbe dans la ration (de 45 à 60%) et un degré d'autonomie à l'égard des aliments achetés (concentrées) qui varie de 58 à 80%. mais conduisent à des exploitations viables. Cette évolution s'accompagne souvent d'aménagements du territoire réduisant les risques d'érosion et réhabilitant le bocage.

Dans les prochaines années, les producteurs laitiers français vont devoir faire face à un double défi : la réforme de la PAC et de nouvelles contraintes de conditionnalité des DPU aux pratiques environnementales. Il faut prévoir également la poursuite d'un phénomène de restructuration qui va exacerber les écarts entre les régions "en demande" de lait et celles ayant déjà largement réorganisé leur tissu de collecte, dans lesquelles les transferts de quota s'annoncent importants. Enfin, la recherche d'une meilleure qualité de vie des producteurs laitiers est unanimement perçue comme déterminante dans les évolutions à venir. Elle risque de se heurter aux limites que constitue la capacité de financement des exploitations face aux besoins prioritaires d'investissement induits par l'agrandissement et/ou l'augmentation des capacités de production.

Ces perspectives relancent l'intérêt de la recherche de modes de production moins coûteux, qui passent par le retour à l'herbe pâturée. La nouvelle donne instaurée par la réforme de la PAC offre de ce point de vue une situation plus favorable. Elle sera aussi l'occasion de remettre en cause les stratégies qui menaient jusqu'à présent à des diversifications peu rémunératrices (grandes cultures, vaches allaitantes et jeunes bovins non primés...) et consommatrices de travail.

Elevages en zones humides : l'intervention des pouvoirs publics est déterminante

Dans les années 70, alors que pour la majorité des agriculteurs le marais est encore identifié à l'élevage et à la production d'herbe, la technique du drainage en marais se développe sur l'ensemble de la façade atlantique, ce qui permet la culture de céréales (essentiellement le maïs) dans ces zones humides, en commençant par la bordure du littoral, où les sols sont plus riches et où les parcelles n'ont pas été modelées par la production du sel.

Depuis le milieu des années 90, le modèle céréalier intensif est fortement remis en cause dans le marais, par un ensemble d'acteurs (écologistes, chasseurs, ostréiculteurs...). La solution avancée repose sur le maintien de l'élevage en marais, mais cette activité n'est plus économiquement viable sans intervention publique. Les pouvoirs publics ont déjà pris de nombreuses dispositions ou réglementations visant à protéger les zones de marais de la banalisation par l'agriculture intensive comme de l'abandon par la déprise agricole : création de Zone d'intérêt pour la conservation des oiseaux sauvages (ZICO - directive européenne "Oiseaux" de 1979), mise en place de mesures de type "zone défavorisée" (au titre de l'Objectif 5b) permettant d'avoir accès aux fonds de développement structurel de l'UE, création de Zone de protection spéciale (ZPS). Le Conservatoire de l'espace littoral

intervient également en acquérant des terres. Enfin, depuis 1992, plusieurs zones de marais font l'objet d'une procédure d'Opération groupée d'aménagement foncier-Environnement (OGAF-Environnement) en application des mesures agri-environnementales de la PAC. Il s'agit d'une procédure contractuelle sur cinq ans par laquelle l'éleveur s'engage à respecter un cahier des charges visant à protéger le milieu en échange d'une prime à l'hectare. On peut y voir déjà un système de rémunération de la valeur biologique et paysagère du marais par l'ensemble des contribuables. L'inconvénient majeur de ces OGAF est qu'elles ne s'intéressent qu'aux milieux à protéger et non aux structures agricoles dans leur globalité, structures qui ont besoin de conforter leur viabilité afin d'être à même de continuer à exploiter le marais. Le modèle céréalier en terres hautes est également menacé : les exploitations céréalières Charentaises par exemple n'ont sans doute pas la capacité de concurrencer celles du Bassin parisien. Cela montre qu'il est nécessaire de s'intéresser non seulement à la protection des espaces fragiles ou sensibles mais également aux autres espaces dont les exploitations agricoles ne peuvent se passer pour exercer leur activité. Ces mutations ont du mal à convaincre les agriculteurs qui vivent ce phénomène comme une pression externe et comme une remise en cause des fondements de leur activité (liberté d'entreprise, propriété privée, modèle de production). L'immixtion de nouveaux pouvoirs dans la gestion du marais, qui n'appartenait qu'à eux seuls jusqu'à présent, tels que ceux des écologistes, des chasseurs, du Conservatoire du littoral et de diverses administrations (Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt, Direction Régionale de l'Environnement, etc.), est parfois mal vécue.

Les systèmes désintensifiés ayant fait leur preuve, des efforts de formation et d'information supplémentaires sont nécessaires pour inciter plus d'agriculteurs à recourir aux prairies permanentes, et à y pratiquer des méthodes favorables à la biodiversité. Un indicateur du chemin à parcourir réside par exemple dans le constat du très faible nombre de lycées agricoles pratiquant en France une réelle formation à la gestion des prairies permanentes, à destination des futurs agriculteurs et techniciens.

3.2.2.2.4. Sélection de cultivars pour des systèmes extensifs

Un élément important de la réussite de la désintensification est la production et la mise à disposition des agriculteurs de nouvelles variétés adaptées (Meynard et al., 1997).

La création de ce type de cultivars nécessite une sélection réalisée dans ces conditions extensives (Atlin & Frey, 1989; Brancourt-Hulmel et al., 2005). Elle met en jeu des critères de sélection différents de ceux utilisés dans les schémas de sélection classiques, par exemple pour des variétés adaptées à la culture biologique (Mason & Spaner, 2006). A partir d'une comparaison de 29 cultivars d'orge, Watson et al. (2006) insistent sur l'importance de sélectionner des variétés à forte capacité compétitrice vis-à-vis des adventices pour permettre une réduction des apports d'herbicides. Il y a en effet une réelle possibilité de modifier le développement des adventices par le choix des variétés, comme cela est démontré dans ce cas des cultures céréalières (Wicks et al., 2004). Vis-à-vis de la réduction des fongicides et des insecticides, la sélection de résistances aux pathogènes (résistances induites ou non induites par une attaque de pathogène) (Kuc, 2001) est une méthode déjà largement mise en œuvre, mais qui peut être encore explorée. De nouvelles avancées dans le domaine de la biologie moléculaire (ex : marqueurs moléculaires) peuvent être utilisées pour la sélection de variétés de céréales à forte efficience d'utilisation de l'azote (Bertin & Gallais, 2000; Agrama, 2005).

Une autre voie possible est l'utilisation de **variétés anciennes** qui, si elles sont largement surpassées (rendement, qualité du grain) par des variétés récentes dans les systèmes de culture intensifs, peuvent donner des résultats intéressants dans des systèmes plus extensifs. Le recours à des variétés anciennes a principalement été testée dans le contexte de l'agriculture biologique. Ainsi, Cosser et al. (1997) ont comparé en Grande Bretagne une variété de blé ancienne et deux variétés récentes en situation de culture biologique. Le rendement de ces variétés s'avère très comparable dans ces conditions, mais la variété ancienne montre une plus forte tolérance à une invasion par des adventices. La supériorité des variétés anciennes dans un contexte extensifié est cependant controversée, et des essais tels que ceux conduits par Carr et al. (2006) indiquent que des variétés très récentes de blé de printemps peuvent donner des rendements plus élevés que des variétés anciennes en culture biologique.

Cependant, l'offre actuelle de variétés adaptées à ces conditions extensives (résistantes aux maladies, très efficaces dans l'acquisition et la conservation des minéraux et de l'eau) est malheureusement très réduite, ce qui peut constituer un frein à la mise en œuvre de pratiques de désintensification.

Le choix variétal ne doit pas être considéré isolément, mais dans une approche plus globale. Rathke et al. (2006) montrent ainsi la faisabilité de cultures de colza avec une réduction des apports d'azote et un maintien du rendement en grains, à condition d'associer une stratégie de choix des variétés, des quantités et des dates d'apport de la fertilisation azotée.

3.2.2.2.5. Simplification du mode d'implantation des cultures

Parmi l'ensemble des techniques culturales, le travail du sol a un statut particulier vis-à-vis de l'évolution des états de la parcelle cultivée et de leurs conséquences sur la production végétale et l'environnement, notamment la biodiversité. Tout d'abord parce que le travail du sol affecte l'ensemble des composantes de l'état du sol (physique, chimique et biologique), ensuite parce qu'on ne peut, sauf exception, corriger en cours de culture un état obtenu par la préparation du sol. Les décisions concernant le choix des dates d'intervention, le choix d'un mode de préparation, celui des outils ou de leurs règles d'emploi ont donc une importance considérable dans l'acceptabilité de modes de conduite des cultures favorisant la biodiversité.

Les systèmes de travail du sol dits "de conservation"¹², mais également les techniques culturales sans labour (TSL) regroupent un ensemble très vaste d'opérations culturales dont le seul point commun est qu'elles ne retournent pas le sol et n'y mélangent pas les résidus, ce qui implique systématiquement l'abandon du labour avec une charrue à versoir, mais aussi de toute technique de travail profond ayant un effet d'enfouissement de la matière organique (machine à bêcher, pulvérisateurs lourds, outils rotatifs à axe horizontal). Un travail profond peut cependant être réalisé à l'aide d'outils pour fragmenter le sol sur quelques décimètres sans le retourner, afin de laisser la matière organique en surface. La situation la plus radicale est celle du semis direct, où le sol n'est travaillé que sur la ligne de semis, par les organes du semoir. Dans certains cas, un travail du sol préalable est pratiqué sur une bande de terre de quelques cm de largeur de part et d'autre de la ligne de semis (*strip tillage*). Une technique, réservée aux plantes sarclées (maïs, soja...) consiste à effectuer un travail sans retournement du sol sur une butte de 20 cm de haut, représentant 1/3 de la surface, entretenue chaque année par binage-buttage.

Ces systèmes dans lequel le travail du sol est réduit d'une manière ou d'une autre, sont plutôt favorables à la biodiversité (cf. Chapitre 1), d'une part en raison de la présence d'une couverture (morte ou vivante) laissée à la surface du sol, qui sert d'habitat à une faune diversifiée et d'autre part en préservant les habitats en profondeur pour toute une série de communautés telluriques¹³. Ces effets dépendent bien entendu de la nature de l'itinéraire de travail du sol pratiqué et leur efficacité dépend beaucoup de l'importance du mulch laissé en surface et de l'intensité du travail sans retournement du sol pratiqué (cf. Chapitre 2).

Dans une synthèse récente, Labreuche et al. (2007) montrent ainsi que les surfaces de grandes cultures implantées en non labour (qu'il est très difficile d'estimer faute de dispositif statistique adéquat) représentent actuellement environ 1/3 des surfaces en 2004-2005 (Tableau 3.2-4).

Cette proportion de cultures implantées sans labour (mais insistons sur le fait qu'il s'agit de non labour pratiqué l'année de l'enquête et donc pas forcément de manière durable) a connu un net accroissement au tout début des années 2000. Cette même enquête révèle par contre de fortes disparités régionales. Les régions du sud-ouest sont celles qui labourent le moins pour implanter un blé. Les régions qui bordent la Manche, de la Bretagne au Nord Pas de Calais sont celles qui labourent le plus (Figure 3.2-4).

¹² *Conservation tillage* en anglais

¹³ Ce bilan doit toutefois être tempéré par l'observation qu'en non labour, on utilise en moyenne un peu plus d'herbicides (Agreste, 2008).

Tableau 3.2-4. Estimation de la part des surfaces en non labour réalisée à partir des données statistiques du SCEES, de l'ONIC et du Centre de Gestion de la Marne (CAT 51) (d'après Labreuche et al., 2007).

Culture	% parcelles en TCSL	% surface en TCSL	Surface culture	Surface TCSL
Céréales d'hiver	41	45	6 750 000	3 040 000
Colza	44	47	1 230 000	580 000
Céréales de printemps	25	28	810 000	170 000
Tournesol	21	21	540 000	140 000
Betteraves	8	10	380 000	38 000
Maïs, PDT, protéagineux	15	17	3 730 000	630 000
TOTAL		34,4 %	13 340 000	4 680 000

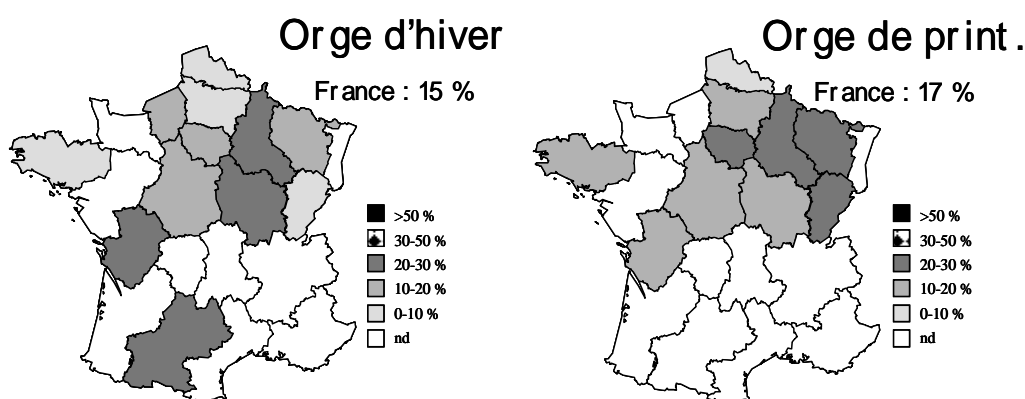


Figure 3.2-4. Pourcentage des parcelles implantées en non labour en 2001. (Enquête SCEES 2001, citée par Labreuche et al., 2007)

De même, le taux de non labour diffère fortement suivant les cultures. Le blé dur était implanté à 49% sans labour en 2001, d'après l'enquête SCEES. La présence de cette espèce dans le sud de la France semble expliquer cette forte proportion de TCSL dans la région. A l'inverse pour les betteraves sucrières, l'enquête ITB indique une proportion de 10% des parcelles implantées sans labour en 2005, homogène entre régions de production et avec un net accroissement ces 3-4 dernières années. La prairie est l'une des cultures qui est le moins implantée sur labour. Les semences fourragères, en général très petites, nécessitant en effet un semis superficiel dans un lit de semences fin. Cependant, les conditions estivales accompagnées le plus souvent de sols secs rendent difficiles l'obtention d'un lit de semences approprié après un labour, et les surfaces implantées en non labour s'accroissent également. En prairie, la disparité régionale est proche de celle observée sur céréales. Les régions Aquitaine, Midi Pyrénées et Limousin font les moins appel à la charrue pour semer les prairies. A l'opposé, la Bretagne est celle qui laboure le plus.

Cette diversité des modes d'implantation des cultures, et donc de leurs effets sur la biodiversité, s'explique par la nécessité qu'ont les agriculteurs de faire face à de nombreux risques, dont la maîtrise est rendue plus délicate par la simplification du travail du sol, tout particulièrement lors des premières années du changement (Holland, 2004; Marcolan et al., 2007). La nature et l'importance de ces risques expliquent en partie pourquoi dans bien des cas, la simplification du travail du sol n'est pas plus développée, et principalement le semis direct, pratique la plus favorable à la biodiversité sont l'importance stagne, en grandes cultures, aux alentours de 4% des surfaces cultivées (Labreuche et al., 2007). C'est également pour pallier ces risques que dans bien des cas, la simplification du travail du sol n'est pratiquée qu'occasionnellement, l'agriculteur labourant à nouveau son champ lorsque les problèmes posés deviennent trop importants. Ces risques sont de plusieurs ordres : dégradation de la structure après des récoltes en conditions humides et défaut de nivellement de la surface du sol (Boizard et al., 2000), qui ne peuvent être récupérés par une fragmentation en profondeur des horizons, présence de résidus en surface qui complique la réussite des semis et favorise la prolifération

de certains pathogènes, maintien ou augmentation des populations de mauvaises herbes, diminution de l'efficacité de certains herbicides, liées à la présence de quantités importantes de matière organique à la surface du sol et/ou à l'apparition de résistances (Bedmar et al., 2001).

Cependant, la suppression du labour s'impose quasiment dans deux types de situations : (i) lorsque le risque d'érosion est élevé, ce qui nécessite le maintien à la surface du sol d'un mulch protecteur et (ii) lorsque la conservation de l'eau dans le sol est incompatible avec le dessèchement qu'entraîne le retournement des couches profondes du sol (Sanchez-Giron et al., 2004).

Si l'abandon systématique du labour représente souvent une réelle opportunité économique, qui d'ailleurs est plus importante lorsque le sol et le climat limitent la marge brute à l'hectare que lorsque le potentiel de production est élevé (cf. partie suivante), il s'avère donc plus difficile à gérer au plan agronomique et c'est là le principal frein à son adoption massive en grande culture. Enfin ces difficultés techniques le rendent particulièrement délicat son adoption en agriculture biologique (Peigné et al., 2007). Si l'on excepte les situations mentionnées ci-dessus, la facilité avec laquelle un agriculteur pourra basculer d'un système conventionnel avec labour profond à un système de semis direct (ou de TSL) continu, dépend essentiellement du type de sol et de la proportion de cultures de printemps dans son assolement.

Concernant le type de sol, trois facteurs sont déterminants : la teneur en argile, le taux de cailloux et l'hydromorphie. La teneur en argile détermine la capacité et la vitesse de régénération de la structure en cas de tassement accidentel. Un taux élevé de cailloux rend le labour difficile, la charrue remontant les pierres, ce qui oblige dans bien des cas à épierrer ou à broyer les cailloux (Crochet et al., 2007b). Les sols caillouteux superficiels se prêtent donc mieux que les autres à l'abandon du labour. L'effet de l'hydromorphie est plus contrasté : l'évaporation étant plus faible en non labour, on observe une pénalisation des cultures d'hiver (blé, orge, colza), qui souffrent de l'excès d'eau, particulièrement en début de cycle. En revanche, pour les cultures de printemps (maïs), cette limitation de l'évaporation est plutôt bénéfique. Ainsi, un essai conduit sur une succession blé-maïs dans la Sarthe montre que, sur une dizaine d'années, la quantité de grain récoltée est la même entre l'itinéraire avec labour, travail superficiel et semis direct sur l'ensemble de la succession en terrain bien drainé, le léger déficit de récolte en blé étant compensé par un meilleur rendement en maïs (étude citée par Hervillard et al., 2006).

S'agissant du type d'assolement, le travail du sol simplifié est plus aisé à mettre en œuvre pour des cultures d'automne que pour des cultures de printemps. Et cela pour essentiellement deux raisons. Il faut, pour obtenir un rendement élevé d'une culture de printemps (maïs, betterave, tournesol,...), réussir la levée (Dürr & Aubertot, 2000). Il est donc important de semer dans de bonnes conditions (d'humidité, de température, d'état structural du lit de semences) ce qui est plus difficile à obtenir lorsqu'on ne laboure pas la parcelle avant de réaliser un lit de semences par une ou plusieurs opérations de travail superficiel. La seconde raison tient à la sensibilité des racines de ces cultures à la structure du sol (Tardieu & Manichon, 1987; Pardo et al., 2000). En maïs, comme en betterave ou en tournesol, les racines peinent à pénétrer le sol, à l'explorer correctement et à fonctionner lorsque celui-ci est tassé. Or, lorsqu'on ne fragmente pas le sol en profondeur, il est difficile de rattraper une structure dégradée par une opération de récolte en conditions humides par exemple.

Quelle que soit la situation, la suppression du labour complique la maîtrise des adventices et, très généralement, en accroît le coût. Ainsi par exemple, une enquête ANPP-Columa 1991-1997, citée par Crochet et Labreuche (2006) étudiant les conditions d'adoption du non labour en Champagne Berrichonne a montré que le coût du désherbage de parcelles en non labour continu et succession à base de cultures d'automne augmentait en moyenne de 17€/ha/an, le colza étant la culture où l'augmentation est la plus sensible. Le coût du désherbage en interculture augmente aussi de 3€/ha avec le prix en 2006 du glyphosate. Dans certains cas, l'augmentation du coût du désherbage peut annuler la diminution des charges de mécanisation. Cependant, il existe une grande disparité entre les agriculteurs, ce qui suggère d'importantes marges de manœuvre : ainsi la pratique du faux semis permet de diminuer le coût des herbicides en interculture et en culture. De même, cette enquête fait ressortir l'importance primordiale de la succession. Le désherbage est ainsi beaucoup moins problématique dans les parcelles où alternent culture d'automne et culture de printemps. Ces dernières

ont aussi l'avantage de permettre un étalement plus important des temps de travaux ce qui limite les risques de ne pouvoir finir les opérations à temps à cause du climat.

Conclusion

Des considérations qui précèdent, il ressort que la suppression du labour est un changement du mode de conduite des cultures plus ou moins risqué en fonction du milieu (sol, climat) et que ce changement conduit à revoir l'ensemble du système de culture. Ainsi, par exemple, le non retournement du sol a pour conséquence le maintien d'une couverture de résidus végétaux à la surface du sol (mulch) qui joue sur les flux de masse et de chaleur dans la partie superficielle du profil cultural (Richard & Cellier, 1998). L'évaporation, le réchauffement du sol, l'infiltration de l'eau sont donc modifiés, ce qui en retour change le nombre de jours disponibles et les conditions de germination et de levée des cultures. Il faut donc adapter les conditions d'implantation : la date de semis, la technique de semis elle-même, voire la variété sont autant de choix qu'il faudra reconsidérer après la suppression du labour. De même, l'accumulation en surface des éléments minéraux peu mobiles dans le sol (Garcia et al., 2006) et de la matière organique, ainsi que l'appauvrissement des horizons plus profonds changent les conditions de l'alimentation minérale des cultures et la fourniture du sol en éléments minéraux (Quemada et al., 1997), ce qui amène à revoir la stratégie de fertilisation. Pour l'agriculteur, cette modification de la manière de produire s'inscrit donc dans un changement profond de son système technique, dont la réussite conditionne parfois la survie du système de production.

L'adoption permanente du non labour entraîne donc un changement profond du système de production et même si actuellement, compte-tenu du contexte économique, la part des surfaces cultivées en non labour s'accroît, il faut bien voir que cette pratique reste sporadique, adoptée en fonction des opportunités, les agriculteurs retournant sans hésiter au labour pour faire face aux difficultés techniques. L'impact sur la biodiversité est alors bien moindre que lorsque le non labour est systématique. Enfin, limiter le travail du sol peut être positif pour la biodiversité si ceci ne s'accompagne pas d'une augmentation de l'utilisation de pesticides.

La littérature montre qu'un plus faible travail du sol appliqué sur le long terme (typiquement de l'ordre de 10 ans) peut être favorable à la biodiversité, notamment du sol (chapitre 1). Mais, bien que la faisabilité technico-économique sur le long terme d'un plus faible travail du sol associé à une réduction des intrants soit démontrée dans le cadre d'essais expérimentaux, l'adoption de pratiques de non-labour en France s'accompagne souvent d'une plus forte utilisation d'herbicides et est rarement appliquée plus de 4 ans sur une même parcelle : ces deux facteurs sont susceptibles de réduire fortement les effets positifs espérés de l'utilisation du non-labour sur la biodiversité.

3.2.2.2.6. Diversification des cultures

Comme indiqué dans le chapitre 2, il y a plusieurs moyens d'accroître la diversité dans le territoire cultivé, que l'on peut les regrouper en 2 catégories (qui ne s'excluent d'ailleurs pas) : (i) la diversification dans le temps, par l'insertion de cultures intermédiaires ou par la diversification des cultures de la rotation ; et (ii) la diversification dans l'espace en pratiquant des cultures associées ou en combinant culture et plantes de service. A l'heure actuelle, la diversification des cultures connaît un fort regain d'intérêt, sous l'idée implicite que les systèmes de culture durable du futur ne pourront reposer que sur des systèmes multi spécifiques, conçu pour rapprocher les structures et le fonctionnement de l'agrosystème des structures et du fonctionnement de systèmes naturels (mimic agriculture des Anglo-saxons, Soule & Piper, 1992; Ewel, 1999; Lefroy et al., 1999). Même si nous avons montré dans la partie précédente les intérêts de la diversification des cultures, il faut se garder de trop vite généraliser (Connor, 2001) et certains ne partagent pas cette vue (e.g. Loomis & Connor, 1996). Tout d'abord les écosystèmes naturels sont eux-mêmes des systèmes dynamiques qui se transforment et le point important est de comprendre comment ils évoluent pour en tirer parti dans la construction d'agrosystèmes plurispécifiques plutôt que de chercher à copier leur état à un moment donné. Ensuite, les systèmes naturels ne sont pas tous bio divers : certains sont de fait quasiment monospécifiques et n'ont rien à envier, en termes de productivité, à leurs homologues plurispécifiques.

Ceci étant, la diversification des cultures est globalement bénéfique à la biodiversité et l'objet de cette partie est d'envisager les obstacles à cette évolution des systèmes de production.

Diversification des cultures dans le temps par l'utilisation de cultures intermédiaires et de cultures dérobées

Les obstacles à l'installation systématique de cultures intermédiaires pendant les intercultures automnales et hivernales sont de plusieurs ordres.

Tout d'abord, l'installation (en été) de ces cultures peut poser, si elle devient systématique, un problème d'organisation du travail, engendrant une concurrence avec les travaux de début septembre : premières récoltes (pomme de terre, betterave et tournesol) et semis précoces (colza, escourgeon). Toutefois ces inconvénients ne sont pas rédhibitoires et les cultures intermédiaires devraient pouvoir s'intégrer dans les calendriers de travaux actuels en privilégiant les mises en place précoces, très tôt après les récoltes d'été. La destruction des cultures intermédiaires doit être tardive, afin d'assurer la production maximale de biomasse et pour ne pas perdre le bénéfice du piégeage du nitrate par une minéralisation trop précoce. Il est difficile à l'heure actuelle d'estimer avec précision une date optimale (par rapport au piégeage de l'azote) de destruction. Justes et al., (2004) ont montré qu'il n'apparaissait pas souhaitable dans la moitié Nord de la France de détruire trop tard (après le 15/12) les cultures intermédiaires pour qu'elles soient efficaces pour réduire les fuites de nitrate et ce, même sous climat pluvieux (Bretagne ouest). Il reste cependant à confirmer ces résultats pour d'autres climats et types de sols. Quoi qu'il en soit, on peut penser que cela pourrait retarder le début de la campagne de labour dans les situations où cette opération reste utilisée dans l'itinéraire technique¹⁴. Dans ce cas d'ailleurs, l'enfouissement de la culture intermédiaire nécessite en général une opération supplémentaire (broyage d'une culture de moutarde par exemple) qui alourdit le calendrier de travail. Cependant, à la mise en place d'une culture intermédiaire peut être associée la suppression du labour et l'implantation de la culture de printemps par la technique du semis direct sous couverture végétale. Mais dans ce cas, la destruction de la culture intermédiaire, si elle n'est pas réalisée par le gel hivernal devra se faire alors par voie chimique (glyphosate) : si cela ne pose pas de problème particulier d'organisation du travail, cette pratique est plus problématique pour la préservation de la biodiversité.

En deuxième lieu, l'insertion des cultures intermédiaires dans la succession peut poser des problèmes nouveaux de maîtrise des adventices durant l'interculture, car cela réduit la période durant laquelle on peut intervenir pour détruire mécaniquement les mauvaises herbes (Teasdale et al., 2005). D'autre part, il est difficile à l'heure actuelle d'apprécier les conséquences au niveau de la prolifération de la faune parasite (limaces en particulier).

En troisième lieu, les cultures intermédiaires pièges à nitrates posent, paradoxalement, un problème de maîtrise de l'alimentation azotée de la culture suivante (Roger-Estrade et al., 2006). Suivant les cas (et en particulier en fonction du rapport C/N de la biomasse enfouie) la décomposition de la culture pourra entraîner soit une immobilisation de l'azote soit une minéralisation excessive. La généralisation des cultures intermédiaires devra donc s'accompagner du développement de l'utilisation d'outils de suivi de l'état de nutrition de la culture tels qu'ils existent sur céréales et commencent à se développer sur d'autres cultures (maïs, laitues), afin d'ajuster au mieux les besoins en cours de culture et la dynamique de l'offre du sol.

Enfin, l'insertion des cultures intermédiaires peut assécher les sols. Dans les régions où, entre la destruction de la culture intermédiaire et le semis de la culture suivante, les conditions climatiques empêchent la RU de se reconstituer, il y a accroissement du risque d'une pénalisation du rendement de la culture suivante (et donc de la quantité de carbone stockée par cette culture¹⁵). Ce risque est à moduler en fonction de l'importance de la RU maximale du sol : si elle est très faible, elle se

¹⁴ Dans certaines situations, il est difficile techniquement de réaliser par le labour l'enfouissement dans de bonnes conditions d'une masse de végétation qui peut être importante : sols superficiels, sols froids et hydromorphes, dans lesquels la décomposition se fait lentement, et peut s'accompagner d'émission de méthane.

¹⁵ Pour que la perte de rendement entraîne une diminution du stockage de carbone supérieure à celui lié à la culture intermédiaire, il faut une réduction du rendement d'environ 30 % en maïs.

reconstitue très rapidement, ce n'est donc pas un problème. Si elle est importante en revanche, on risque d'en perdre le bénéfice pour le potentiel de rendement. D'un autre côté, l'évapotranspiration de la culture intermédiaire réduit le volume d'eau drainante pendant la phase de recharge de la nappe de quelques dizaines de mm. Dans certaines situations, cela pourrait entraîner des problèmes de reconstitution des réserves en eau (nappe de Beauce). Et ce d'autant plus dans l'hypothèse où le changement climatique entraînerait un accroissement de la fréquence des sécheresses sévères.

Conclusion

Le développement des cultures intermédiaires est réel, même si avec 330 000 ha de couverts intermédiaires et 220 000 ha de cultures dérobées, les surfaces implantées ne représentent encore que 4% de la surface de l'ensemble des cultures, mais 11% de celle implantée en cultures de printemps (Verniers & Seconda, 2005). Plusieurs éléments (bénéfice pour la fertilité des sols, accroissement des rendements dans certains cas, aides communautaires) favorisent ce développement et les obstacles techniques ne sont pas rédhibitoires.

L'adhésion des agriculteurs à cette pratique est variable, mais aujourd'hui, sur certains bassins versants, jusqu'à 35% des surfaces avant culture de printemps sont ensemencées et on observe un développement en intercultures courtes à risque environnemental élevé (succession pois-blé notamment). Ces évolutions sont le résultat d'un soutien actif assuré en particulier dans le cadre des opérations Ferti-Mieux : soutien financier (aides à l'implantation) et humain (accompagnement technique des animateurs pour la conduite des couverts, réseaux de démonstration...).

Ces résultats encourageants montrent que l'adoption des cultures intermédiaires dans les systèmes de culture actuels ne pose pas de problème insurmontable. La recherche agronomique est par ailleurs bien armée pour accompagner cette insertion : en particulier l'utilisation de modèle de culture tels que STICS (Beaudoin et al., 2005) ou AZODYN de culture sont utilisés pour optimiser les dates d'installation et de destruction, maîtriser les effets sur le cycle du carbone ou de l'azote, sur le bilan hydrique. Par ailleurs, les Chambres d'agriculture, les instituts techniques ont mis en place un nombre considérable d'essais qui produisent des références sur les effets réels des couverts intermédiaires et sur les techniques pour les piloter de manière optimale. Arvalis - Institut du végétal dispose en particulier des deux essais de longue durée à Boigneville dans l'Essonne et à Thibie dans la Marne qui comparent différentes modalités de gestion des résidus de culture, de travail du sol de rotation (Labreuche et al., 2006; Laurent & Fontaine, 2006).

Il reste cependant des efforts à faire concernant la dynamique du carbone (estimation du coefficient isohumique) et de l'azote associée à la décomposition des organes végétaux, en particulier en non labour. Il faut également développer les recherches concernant l'effet réel de ces cultures sur l'amélioration de la structure des sols et sur l'augmentation de la pression de certains ravageurs (limaces).

Diversification des cultures dans le temps via les rotations

Dans le chapitre 2 (section 2.3.2.1.), ont été exposées les raisons d'ordre agronomique qui expliquent l'intérêt d'une diversification de la succession des cultures. Celles-ci sont nombreuses et connues de longue date, la question du choix de la rotation des cultures optimale préoccupant agriculteurs et agronomes depuis des milliers d'années. Cette question est d'ailleurs toujours d'actualité et continue à susciter de nombreux débats et un grand nombre de recherches (Karlen et al., 1995). En effet, si l'on considérait l'activité agricole d'un point de vue strictement économique, l'agriculteur devrait faire, sur 100% de sa surface, la production la plus rentable. Si cela est le cas pour quelques productions particulières (viticulture, arboriculture fruitière) et dans quelques situations en grande culture (maïs irrigué ou blé dur par exemple ; Ehrhard, 2006) la pratique de la monoculture¹⁶ ne concerne en général pas toute la surface de l'exploitation et n'est souvent pas permanente.

¹⁶ Le terme de monoculture est très ambigu : considère-t-on la parcelle ou toute l'exploitation ? Implique-t-il une durée minimale de répétition de la culture ? En général on l'emploie lorsque l'on pratique plusieurs années de suite une culture donnée sur une parcelle donnée, en excluant les cas de simple répétition (blé sur blé, maïs sur maïs).

Pratiquer une rotation a tout d'abord répondu au souci d'accroître et, surtout, de maintenir durablement la productivité des sols cultivés, en diminuant, puis en supprimant, le temps consacré à la jachère (temps de "repos" du sol). En particulier, bien avant d'en comprendre les raisons (la fixation de l'azote atmosphérique, mise en évidence à la fin du XIX^e siècle), l'effet bénéfique des légumineuses dans la rotation a été très tôt reconnu. De même, on a rapidement perçu les avantages de l'alternance des cultures en matière de lutte contre les bioagresseurs. Ces effets bénéfiques sont une raison essentielle du maintien de rotations, même si, depuis la fin de la seconde guerre mondiale, celles-ci se sont considérablement simplifiées dans les régions de grande culture comme dans celles d'élevage (Crookston, 1984; Karlen et al., 1995; Boiffin & Stengel, 1999).

Mais il existe une deuxième catégorie de service rendu par la rotation qui concerne l'organisation du travail : l'alternance de cultures différentes sur une même parcelle permet en effet un meilleur étalement des pointes de travail (au semis et à la récolte en particulier). La pratique de la rotation libère également la parcelle pendant une période plus ou moins longue, ce qui laisse du temps pour lutter contre les adventices par des travaux répétés du sol et/ou d'épandre des amendements organiques ou minéraux avant, éventuellement, de les enfouir par un labour. Dans bien des cas, la diversification est un élément clef de l'organisation du travail sur l'exploitation, et les choix de culture sont raisonnés plus sur cet aspect que pour atteindre des objectifs de gestion de la fertilisation ou d'optimisation de l'utilisation des intrants.

Connor (2001) propose de considérer que chaque exploitation présente un degré de diversification de ses cultures qui correspond à l'atteinte d'un compromis entre (i) les atouts et contraintes offerts par son environnement (physique et économique), (ii) les caractéristiques de son outil de production (équipement, force de travail,...) et (iii) de son attitude face au risque. Ainsi, pour deux exploitations très voisines, on pourra trouver un niveau de diversification des successions de cultures très différent. Cela peut être modélisé à l'aide de modèles de fonctionnement des systèmes de production issus de la programmation dynamique incluant une part plus ou moins grande de programmation aléatoire. Stott et al. (1996) par exemple, utilisant un tel modèle, déterminent que la rotation optimale pour l'Ecosse est Blé d'hiver/Colza de printemps, dans les conditions de la PAC 1992. La suppression des paiements compensatoires ne modifie pas beaucoup la rotation entraînant un remplacement du colza de printemps par des céréales de printemps. Les auteurs le reconnaissent eux-mêmes, dans ce type de modèle, c'est l'intégration de données agronomiques qui manque le plus, puisque ne sont pas pris en compte l'effet rotation, les problèmes phytosanitaires accrus en cas de monoculture, etc. Rozakis et al., (2001) en conditions méditerranéennes ou Schans (1996) pour les Pays-Bas ont publié des modèles prenant mieux en compte ces aspects dans la détermination de rotations optimales. Dans les années 2000, ce type de modélisation s'est considérablement amélioré, avec la prise en compte de l'aversion au risque des agriculteurs, un couplage plus étroit avec les modèles biophysiques, l'insertion de contraintes organisationnelles (temps de travail, etc.).

Conclusion

La succession de cultures pratiquées sur un territoire donné répond à une optimisation de l'agriculteur de ses moyens de production (conditions de milieu, équipement, main d'œuvre) pour atteindre ses objectifs de production (accession à un marché, respect d'un contrat, etc.) de la manière la plus efficace au plan économique. La succession des cultures n'est donc qu'un moyen pour atteindre un objectif, ce n'est jamais une fin en soi ou la résultante du strict respect de règles agronomiques. Pour introduire un changement dans les règles de choix des successions de cultures pour rendre ces dernières plus favorables à la préservation de la biodiversité, il faut donc introduire soit un changement dans les objectifs de l'agriculteur (en l'amenant à y introduire cette nouvelle préoccupation) soit modifier le cadre des conditions économiques.

Diversification des cultures dans l'espace : enherbement des vergers et des vignobles

C'est dans le domaine des cultures pérennes que l'association avec des plantes de service (voire dans un certain nombre de cas la pratique d'une culture maraîchère en inter rang en arboriculture fruitière, particulièrement quand le verger est jeune) est la mieux maîtrisée et s'avère la plus pratiquée.

L'enherbement (maîtrisé ou permanent) des plantations pérennes tend à se répandre très largement, pour répondre au souci d'entretien de la teneur en carbone des sols et pour faciliter la circulation des engins en préservant la structure du sol. En vignoble essentiellement, l'enherbement a également pour objectif la maîtrise de l'érosion hydrique. Il existe plusieurs types d'enherbement : l'enherbement naturel maîtrisé (ENM) consiste à laisser une végétation naturelle herbacée entre les rangs pendant l'hiver. Cette végétation est détruite au moment du débourrement (en général à l'aide de glyphosate, mais cela peut être par destruction mécanique), puis l'envahissement par les mauvaises herbes est soigneusement maîtrisé en cours de culture pour éviter une concurrence trop forte. L'enherbement permanent consiste à maintenir continûment un couvert végétal semé (souvent une fétuque) entre les rangs. Cette technique est probablement la plus efficace pour la biodiversité. Enfin, cette pratique a l'avantage de permettre l'hébergement de la faune auxiliaire. Elle a donc beaucoup d'effets positifs (voir Chapitre 2), ce qui justifie que ce soit un élément essentiel¹⁷ du cahier des charges de la Production Fruitière Intégrée (PFI). Cette technique peut présenter toutefois deux types d'inconvénients, en vigne comme en verger : celui de favoriser certains parasites et celui d'augmenter la concurrence par rapport à la ressource en eau. En vigne essentiellement, l'enherbement peut aussi poser un problème de rendement et de qualité de la récolte, mais les résultats sont contrastés (voir Chapitre 2).

Concernant l'aspect parasitaire, l'enherbement favorise le développement de certains champignons (*Botrytis Cinerea* sur vigne) ou insectes (*Thrips* sur vergers de pêchers). La maîtrise de ce risque passe par un entretien régulier de la plante de couverture (fauche). La concurrence par rapport à l'eau peut entraîner une diminution du calibre des fruits, tout particulièrement dans les situations où la ressource en eau est limitée (vergers en sec sur sols à faible réserve utile, vigne en zone méditerranéenne). Ainsi, sur vigne, on a pu observer une baisse de la vigueur et une réduction du rendement y compris dans des situations à stress hydrique peu marqué (Morlat et al., 1993; Klik et al., 1998; Morlat & Jacquet, 2003). Cet affaiblissement de la vigne devient plus gênant dans les situations où la disponibilité en eau est limitée (Nieddu et al., 2000). Des expérimentations récentes (Celette et al., 2005), en zone méditerranéenne, ont confirmé que les mécanismes de la compétition étaient plus complexes qu'il n'y paraissait au premier abord. Dans un système où la vigne était associée à un couvert de fétuque, ces auteurs ont montré que l'enherbement réduisait la quantité d'eau disponible pour la vigne, malgré la complémentarité de la distribution spatiale des racines. Celles de la vigne sont en effet fortement localisées sous le rang alors que la fétuque colonise plutôt l'inter rang, jusqu'à une profondeur d'environ un mètre. Malgré cela, la compétition pour l'eau a été réduite par une meilleure recharge de la réserve en eau du sol pendant l'hiver, probablement due à la limitation du ruissellement dans le vignoble enherbé. De plus, ces auteurs ont montré une complémentarité dans le temps, les forts besoins en eau de la fétuque intervenant plus tôt que ceux de la vigne dans le témoin non enherbé. Au final, il ne semble pas y avoir de stress hydrique beaucoup plus marqué sur la vigne enherbée par rapport au témoin non enherbé. Et pourtant, on note une limitation de vigueur de la vigne enherbée, que l'on doit donc attribuer à d'autres causes que la compétition pour l'eau. Les auteurs avancent l'hypothèse d'une compétition pour les nutriments ou des effets allélopathiques.

Un autre problème lié à l'enherbement concerne le bilan énergétique avec un risque d'une augmentation des risques de gelées de printemps ; en revanche, dans certains cas, le couvert grillé en été présente un albédo plus élevé que le sol nu, ce qui accroît la quantité de rayonnement reçue par la vigne.

Conclusion

Comme la mise en place de cultures intermédiaires, l'insertion dans les systèmes de culture de l'enherbement permanent ne pose pas de difficulté particulière, tant que le risque de déficit hydrique n'est pas trop important. En effet, si le problème de la concurrence pour l'azote (et les nutriments) peut se régler par la fertilisation, en revanche il est généralement interdit d'irriguer les vignobles.

¹⁷ Au minimum 50 % de la surface (un rang sur 2) doit être enherbé.

Diversification des cultures dans l'espace : cultures associées, cultures sous couvert

Les avantages des associations ont été présentés précédemment (Chapitre 2). Les associations les plus fréquentes sont les associations légumineuse/graminées. Il convient de distinguer les cultures fourragères des cultures de vente. Les premières sont les plus pratiquées et l'on dispose de nombreuses références techniques. Les associations en grande culture ont été très largement abandonnées au profit de systèmes de culture simplifiés, tant du point de vue du nombre d'espèces cultivées (une seule à la fois) que de celui de l'itinéraire technique, qui s'est très largement standardisé (Boiffin & Stengel, 1999). On observe cependant un regain d'intérêt pour des associations de type pois-blé.

Si l'association entre une légumineuse et une graminée s'avère intéressante au plan de la qualité du fourrage produit comme sur celui du coût de production, la conduite de l'assemblage s'avère délicate, ce qui freine dans bien des cas son adoption par les éleveurs. En effet, les deux espèces associées ont en général des exigences biologiques très différentes vis-à-vis de l'eau, de la lumière et de la température. La légumineuse est généralement l'espèce délicate de l'association : ainsi pour maintenir une proportion correcte entre les deux espèces, il est souvent nécessaire de limiter la productivité de la prairie en réduisant la fertilisation azotée et en exploitant au rythme qui convient le mieux à la légumineuse (Plancquaert, 1976). Le choix de la graminée dépend des conditions de milieu. Le plus fréquemment, on trouve des ray-grass, du dactyle de la fétuque du brome (Plancquaert, 1990).

Les associations les plus fréquentes sont de trois types¹⁸.

- Graminée-Trèfle blanc : associé au ray-grass anglais, le trèfle blanc est une espèce fourragère très intéressante pour le pâturage. Le développement de cette association est freiné par la difficulté de maintien du trèfle dans certaines situations. Dans une association, la pérennité du trèfle blanc (Simon et al., 1997) est limitée par trois types de facteurs. Concernant le milieu : le trèfle disparaît rapidement en sol hydromorphe et lorsque la disponibilité en eau du sol est insuffisante ; la température et la lumière interviennent sur la morphogenèse et l'équilibre entre les deux composantes du couvert. D'autres facteurs, induits par l'éleveur, interviennent aussi : le pâturage en sol fragile et humide est à proscrire ; la fertilisation azotée défavorise généralement le trèfle blanc, son utilisation doit se limiter aux régions à printemps froid et/ou défavorable.

- Ray-Grass d'Italie-Trèfle violet : ces deux espèces ont une pérennité semblable. Cette association est la plus apte à l'ensilage.

- Dactyle-Luzerne ou Fétuque élevée-Luzerne pour une récolte de printemps à faner ou ensiler et en été des repousses intéressantes pour la pâture. La fétuque doit être utilisée dans les zones où la luzerne pousse très bien et le dactyle ailleurs, car il est moins agressif vis-à-vis de la luzerne.

La conduite des associations fourragères est donc plus exigeante sur le plan technique que celle des cultures pures. Mais les associations représentent également un certain nombre d'inconvénients pour les animaux, ce qui, là aussi freine leur développement (Demarquilly, 1976). Seul le trèfle blanc permet dans l'association d'augmenter l'ingestibilité et la digestibilité : c'est donc l'espèce reine pour le pâturage, d'autant plus qu'il supporte mieux que la luzerne ou le trèfle violet les défoliations fréquentes. Concernant le foin, la luzerne en association est moins intéressante que la luzerne pure, l'association limitant l'apport d'azote. Enfin, la luzerne a une médiocre aptitude à l'ensilage ; pour cette opération, il vaut mieux utiliser un mélange graminée trèfle violet.

En grande culture, les associations sont quasi inexistantes, hormis en agriculture biologique. Ce sont les associations pois-blé qui sont le plus facilement envisageables par un agriculteur, car on peut aisément séparer à la récolte ces grains de tailles très différentes. Très peu de travaux ont abordé les problèmes posés par la conduite de cette association et les recherches démarrent à peine sur ce thème (voir Chapitre 2).

¹⁸ L'association de deux graminées est rarement intéressante pour la production fourragère. Seule l'association fétuque fléole peut améliorer la qualité du foin (Plancquaert, 1990).

Conclusion

La conduite de cultures associées est surtout développée en production fourragère et les travaux menés en ce domaine font ressortir la difficulté de maintenir, sur plusieurs années, un équilibre entre les deux espèces de l'association. Par exemple la participation du trèfle violet dans une association est très irrégulière ; on peut l'augmenter en pratiquant un déprimage (pâturage précoce qui diminue la compétition pour la lumière de la graminée) mais cette technique entraîne une baisse de productivité de la prairie.

3.2.2.3. La gestion des éléments non productifs (haies, bordures de champ, bandes enherbées)

L'entretien des haies

Les publications dans des revues étant très rares, nous avons utilisé pour cette partie des thèses, des chapitres d'ouvrage et des rapports de recherche.

Baudry et al (1998) ont étudié la diversité physionomique des bordures de champ de dix exploitations (1000 bordures). Ils montrent qu'il existe une certaine diversité à l'intérieur des exploitations (facteur de diversité de la faune et de la flore) ; les facteurs de cette diversité se trouvent au niveau de la parcelle (type de succession culturale) et au niveau de l'exploitation (type de revenu). La présence d'un retraits dans une exploitation favorise les bordures de type prairial (entretien par fauche), alors que dans les exploitations à temps plein ayant l'agriculture pour seul revenu, l'usage de l'herbicide ou le non entretien sont plus fréquents. Le mode d'entretien des bordures varie aussi selon la culture présente dans la parcelle adjacente ; les contrastes entre les bordures de maïs ou de céréales et les prairies permanentes sont présentés sur la figure 3.2-5. La variabilité interannuelle est aussi un point remarquable (figure 3.2-6) : elle signifie que mettre en relation un état de la biodiversité avec des pratiques observées une année peut conduire à de mauvaises interprétations si les pratiques des années précédentes étaient très différentes.

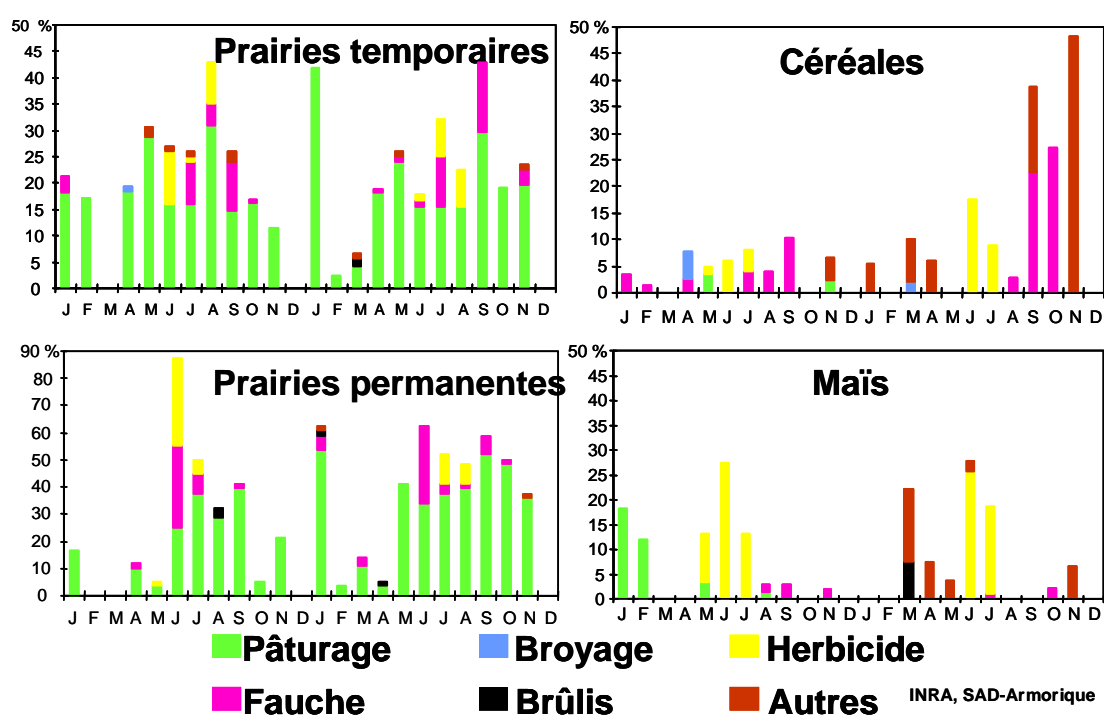


Figure 3.2-5. Des pratiques différentes selon les usages dans les parcelles adjacentes (observations de 1995/1996), (d'après Jouin, 2003)

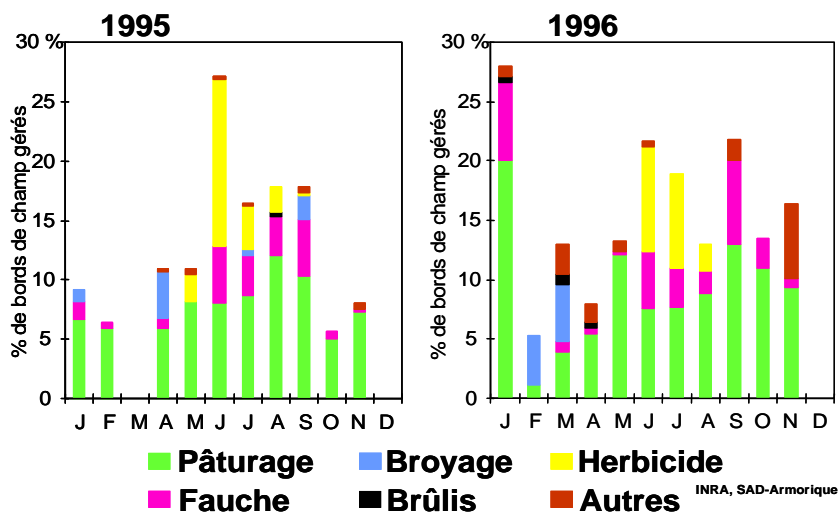


Figure 3.2-6. Les périodes et les modes d'entretien de la strate herbacée des bordures de champ (300 bordures à Pleine-Fougères) zone atelier de Pleine-Fougères, non publié.

Jouin (2003) décrit les différentes techniques utilisées et leur utilisation dans différents contextes (encadré 3.2-2) et les différentes périodes de mise en œuvre (tableau 3.2-5). De ce dernier tableau, on peut déduire des interférences avec les cycles biologiques des espèces vivant dans les haies : le débroussaillage chimique aura des effets différents selon que les plantes sont en fleurs ou ont déjà fructifié (production de graines et ressources pour les insectes floricoles).

Encadré 3.2-2. Techniques utilisées pour la gestion des haies, enquête auprès de 43 exploitants en Ile-et-Vilaine

L'émondage

Le chantier d'émondage comprend non seulement la coupe des branches latérales au ras et sur toute la longueur du tronc des arbres mais ensuite la fabrication des triques et des rondins, celle des fagots lorsque le bois n'est pas brûlé sur place. Ces chantiers se terminent par le transport du bois débité jusqu'au siège d'exploitation.

Lorsque les agriculteurs ne font pas appel à une entreprise ou à la CUMA pour l'émondage, ils utilisent, pour accéder aux branches, une échelle, très souvent une fourche ou un godet monté sur un tracteur ou plus rarement une nacelle qui pourtant leur assurerait une meilleure sécurité. Le bois est coupé avec une tronçonneuse et, les branches de faible diamètre avec des petits outils telle une serpe.

Le débroussaillage

Pour contenir le développement de la végétation herbacée et arbustive, les agriculteurs réalisent un débroussaillage mécanique ou chimique autour des parcelles.

Lorsque la taille des exploitations est faible et le linéaire de haies réduit, le débroussaillage mécanique peut encore être effectué à la faucille et à la serpe. Il est plus souvent réalisé à l'aide d'une débroussailleuse portative à dos ou bien d'une débroussailleuse portée par un tracteur. Les agriculteurs utilisent dans ce cas une faucheuse à barre de coupe latérale, ou un broyeur à bras mécanique. D'autres matériels existent, souvent acquis en CUMA, ou utilisés par des entreprises : épareuse, lamier. Sur la grande majorité des territoires d'exploitation, le **débroussaillage mécanique** est effectué chaque année.

Pour le **débroussaillage chimique**, les agriculteurs se servent d'un pulvérisateur à dos ou d'un pulvérisateur à lance sur tracteur et utilisent des désherbants ou des débroussaillants. Le traitement est effectué en général une fois au cours de l'année, mais certains agriculteurs traitent quand même deux fois par an autour des parcelles de céréales, le deuxième passage ayant lieu quelques semaines avant la récolte.

Peu d'informations existent quant aux produits de traitement utilisés, il est fort probable que les agriculteurs d'Ile-et-Vilaine utilisent les mêmes produits que les exploitants de Loire Atlantique, de Mayenne et de Saône et Loire : le Garlon (triclopyr), le Génoxone (triclopyr, 2,4-D), le Gramoxone (paraquat, diquat) et le Roundup (glyphosate).

Les formes de débroussaillage choisies par les exploitants peuvent être différentes. Certaines réalisent uniquement un débroussaillage mécanique, ou chimique, tandis que d'autres associent les deux techniques.

Lorsque les deux formes de débroussaillage sont conduites conjointement, deux itinéraires techniques différents peuvent être menés. Pour une même parcelle, les deux types de débroussaillage sont effectués chaque année, ou bien, le débroussaillage chimique, réalisé tous les ans, permet de réduire la fréquence du débroussaillage mécanique qui est alors allongée à 2 ou 3 ans.

L'élagage des branches basses

Lors de cette opération, il s'agit d'élaguer les arbres sur une hauteur de trois mètres, de couper les branches des arbustes et des cépées qui débordent dans les parcelles. Pour ces travaux, les agriculteurs utilisent une tronçonneuse et la serpe. Cette technique semble de plus en plus se substituer à celle de l'émondage, et permet surtout d'allonger la période entre deux cycles d'émonde. La fréquence d'élagage est variable selon les exploitations : il peut être annuel, ou bien tous les trois ou quatre ans selon l'envahissement dans les parcelles. Les branches coupées ne sont pas valorisées : elles sont brûlées ou laissées sur place.

Tableau 3.2-5. Périodes des travaux d'entretien des haies

	jan.	fév.	mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.
Emondage												
Débroussaillage mécanique												
Débroussaillage chimique												
Elagage des branches basses												

Les temps de travaux demandés par les différents modes d'entretien (Figure 3.2-7) peuvent expliquer l'adoption des produits chimiques plutôt que les techniques traditionnelles.

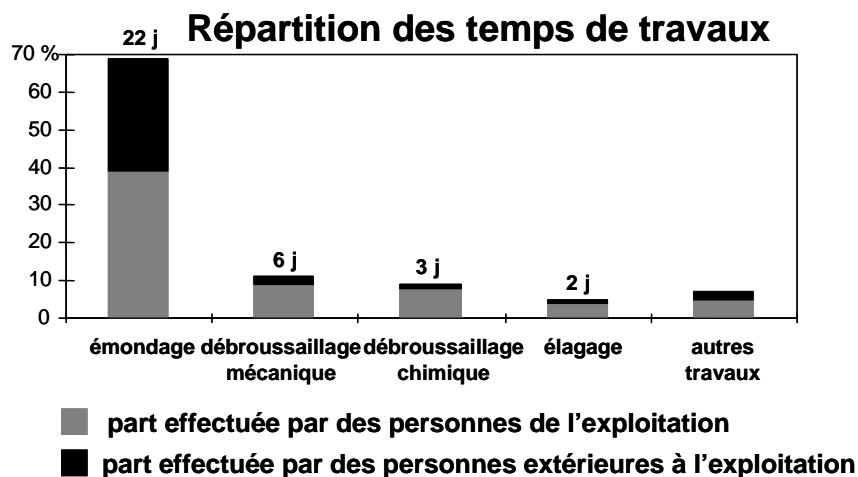


Figure 3.2-7. Temps passé aux différents travaux d'entretien des haies, enquête dans 20 exploitations (Jouin, 2003).

Les enquête sont permis de caractériser les stratégies globales de quelques exploitations et d'en montre la répartition spatiale (Figure 3.2-8).

Thenail et al. (2004) ont mené des enquêtes sur la gestion des haies dans les exploitations agricoles bretonnes. Ils trouvent aussi une grande diversité de pratiques, donc d'état des bordures qui peut expliquer la diversité de la faune et de la flore.

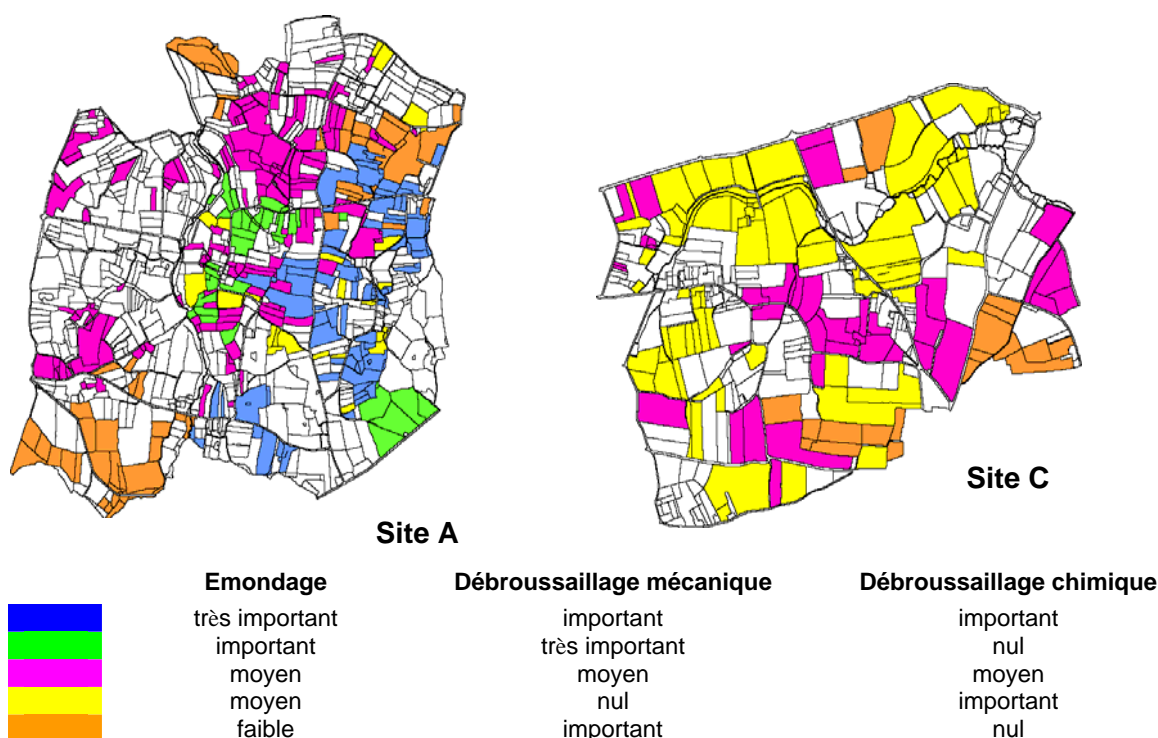


Figure 3.2-8. Stratégies globales de gestion des haies sur les territoires des exploitations agricoles dans un bocage dense (site A) et un paysage ouvert (site C) à Pleine-Fougères (Jouin, 2003).

Il existe des systèmes techniques de gestion des bordures de champs dans les exploitations, pour lesquels on peut définir plusieurs niveaux d'organisation. Le premier niveau est la différenciation des outils et des pratiques suivant le type de bordure de champ (débroussailluse à dos pour un talus peu accessible, tronçonneuse pour des arbres d'émonde, par exemple). Le deuxième niveau est une coordination des opérations techniques dans le temps sur la bordure de champ, en lien avec les systèmes techniques mis en œuvre sur la culture ou prairie adjacente. Par exemple l'émondage visera des arbres aux branches développées en priorité avant un maïs car la parcelle n'est pas utilisée en hiver. Le débroussaillage et désherbage peuvent être davantage raisonnés en cours de saison culturale, en fonction de la gêne perçue vis-à-vis de la culture ou du pâturage tournant (fonctionnement des clôtures). Le troisième niveau est la différenciation spatiale des modes de gestion technique des bordures de champ sur le territoire de l'exploitation, qui suit la différenciation spatiale des successions culturales. Par exemple l'entretien des haies d'émonde au sein des exploitations est généralement plus drastique en bord de champs cultivés avec peu ou pas de prairie temporaires, situés à distance du siège d'exploitation sur des parcelles accessibles aux engins, qu'en bord de prairies permanentes, situées davantage sur des parcelles de terrain (hydromorphie, pente...) et d'accès contraignants. Le dernier niveau est celui du fonctionnement d'ensemble de l'exploitation. Le cumul des opérations réalisées sur les bordures de champs représente un temps de travail varié suivant les exploitations enquêtées (par exemple suivant le linéaire de haies préexistantes), mais peut être important (jusqu'à un mois de travail de taille par exemple) car les exploitations sont en majorité autonomes à cet égard. Ce travail suppose de dédier une main-d'œuvre et du temps associé, et de gérer la concurrence entre tâches notamment lorsque la saison culturale est engagée. La structure particulière des haies nouvelles plantées ne favorise pas leur insertion dans le système technique et l'appropriation de ces nouvelles haies pose visiblement problème. Le manque de gestion peut nuire à l'état sanitaire de la haie mais également réduire son intérêt économique qui supposerait une conduite appropriée des arbres (brise vent, coupe, réserve d'habitat de gibier...). De ce point de vue l'engouement actuel en Bretagne pour les chaudières à bois pour le chauffage individuel ou collectif, voire même la fourniture d'électricité, pose clairement la question de la ressource en termes de boisements linéaires. Les nouvelles haies n'ont pas forcément été conçues ni entretenues pour répondre à l'exploitation du bois et le risque est donc réel de créer un prélèvement excessif sur un réseau bocager ancien déjà réduit et fragilisé.

Javelle (2007) fait le même constat et analyse les nouvelles formes d'arbres qui permettent aux agriculteurs de garder les haies tout en minimisant leur impact sur les cultures. Si le fait de garder les haies est de mieux en mieux intégré, la prise en compte de la biodiversité dans leur gestion peut être médiocre, ce qui conduit à des usages parfois massifs d'herbicides et de débroussaillants chimiques (Le Du-Blayot & Le Cœur, 2007) qui sont néfastes.

Ces éléments sur la gestion des bordures de champ complètent la compréhension que l'on peut avoir de l'hétérogénéité des conditions écologiques liées aux activités agricoles. La figure 2 donne un exemple de répartition spatiale des usages dans deux paysages. Elle peut être complétée par la figure 5 montrant la distribution spatiale des stratégies de gestion des bordures à l'échelle de l'exploitation.

Compte tenu des variations inter-annuelles, on comprend que la mosaïque paysagère, mosaïque des états du milieu liés aux activités soit très mouvante. Cette diversité qui apparaît à toutes les échelles a conduit Papy et Baudry (2005) à proposer d'adapter la notion de système de culture au niveau du paysage. Ceci signifie qu'on peut repérer, dans les paysages agricoles, des espaces conduits par un agriculteur ou un groupe d'agriculteurs (suite ou non à des décisions collectives) qui sont soumis à une suite de pratiques, sinon identiques du moins similaires. On peut poser l'hypothèse que ce sont ces systèmes de culture locaux qui "font paysage" et que la combinaison des structures spatiales liés aux éléments pérennes et des pratiques conduit à une différenciation des milieux disponibles à différentes échelles. Ces systèmes de culture locaux pourraient être des unités de gestion.

Les bandes enherbées

Obligatoires dans les exploitations agricoles percevant le Droit à Paiement Unique dans le cadre de la PAC, les bandes enherbées offre un cas intéressant d'une mesure (presque) généralisée à visée environnementale. Du point de vue de l'insertion dans les exploitations agricoles la mesure pose deux types de problèmes (Javelle, 2007) : le premier est qu'elle conduit à un redécoupage des parcelles, à avoir deux usages séparés dans ce qui est "une" parcelle, d'où des contraintes en terme d'organisation du travail. La largeur de ces bandes fixée par les rédacteurs de la mesure ne prend pas en compte le matériel disponible ; enfin les espèces pouvant être semées ne sont pas nécessairement les mieux adaptées agronomiquement parlant. Le second type de problèmes est que c'est une mesure relevant aussi du gel des terres, avec les contraintes d'entretien et de non utilisation du produit qui vont avec. Un troisième point qui est l'incompréhension des agriculteurs et de chercheurs face à une mesure dont l'objectif est la protection de l'eau, mais qui ne rend pas obligatoire les bandes enherbées en hiver, saison du ruissellement.

3.2.3. Les dimensions juridiques et économiques de l'adoption de pratiques favorables à la biodiversité

3.2.3.1. Facteurs économiques favorables à l'insertion des pratiques favorisant la biodiversité dans les systèmes de production

L'idée que la protection de la biodiversité est nécessairement associée à une augmentation des coûts additionnels et donc à une baisse de la compétitivité de l'agriculture sur les marchés national et international repose sur l'hypothèse que les marchés permettent à la société de faire une utilisation optimale des ressources. Dans ce cas, l'intervention de l'État n'est nécessaire que pour redistribuer les revenus et corriger certaines imperfections des marchés (défaut d'information des acteurs par exemple). En matière de gestion des ressources environnementales (air, eau, atmosphère, biodiversité), il n'y a pas de système de propriété défini. Comme ces ressources n'appartiennent à personne (ou à tout le monde), les agents économiques peuvent les utiliser à coût nul, alors que le vrai coût pour la société est évidemment supérieur. L'intervention de l'État est alors légitime pour ramener l'impact sur les ressources à un niveau tolérable. Pour ce faire, le gouvernement dispose d'une panoplie d'instruments comme la réglementation, les taxes ou les permis échangeables qui permettent de transmettre aux pollueurs le vrai coût de leurs actions. **Dans cette perspective, la prise en compte de**

l'environnement par l'entreprise agricole est nécessairement associée à un coût additionnel par rapport à une utilisation gratuite des ressources naturelles.

Cependant, dans la dernière décennie, ce paradigme a été remis en question par de nombreux analystes. Entre autres, Porter (Porter, 1991; Porter & van der Linde, 1995) avance l'idée que la pollution est souvent associée à un gaspillage ou à une faible efficacité de l'utilisation des ressources (matières premières, énergie, etc.). Il ajoute que des politiques environnementales plus exigeantes peuvent stimuler l'innovation pour éliminer ces sources de gaspillage de façon à compenser totalement ou partiellement les coûts liés à l'application de techniques propres. C'est donc une démarche "gagnant-gagnant" où la pollution et les coûts peuvent être réduits en même temps.

Lankoski (2006) ainsi que Lanoie et Ambec (2007, cités par Lanoie & Llerena, 2007) suggèrent sept voies par lesquelles une meilleure performance environnementale peut également se traduire par une amélioration de la performance économique, soit grâce à un accroissement des revenus, soit par une réduction des coûts.

L'**accroissement des revenus** peut reposer sur *i)* un meilleur accès à certains marchés; *ii)* la possibilité de différencier les produits; *iii)* la possibilité de vendre des technologies "vertes". Nous examinerons ces différents aspects dans le domaine de l'adoption de pratiques favorables à la préservation de la biodiversité.

Une meilleure performance environnementale peut également se traduire par une **réduction des coûts** dans les catégories suivantes : *iv)* coûts réglementaires; *v)* coûts des intrants et de l'énergie; *vi)* coût du capital et *vii)* coût de la main d'œuvre. En matière de biodiversité, l'adoption de pratiques favorables n'induit pas directement de diminution systématique des coûts réglementaires. Indirectement, le respect de règles environnementales (parmi lesquelles un certain nombre favorisent la biodiversité) est nécessaire à l'obtention des Droits de Paiement Uniques, selon le principe d'éco-conditionnalité qui régit désormais la Politique Agricole Commune. Ce point sera abordé dans le chapitre suivant. De même, l'adoption de pratiques favorables à la biodiversité ne permet pas de diminuer le coût de la main d'œuvre : nous avons vu au contraire dans les parties précédentes de ce chapitre que les mesures favorables requéraient en général plus de temps de travail (pour la surveillance des cultures, le traitement mécanique des adventices...). Nous ne traiterons donc pas du point *iv)*. En revanche, un certain nombre de pratiques peut permettre de diminuer le coût des intrants et de l'énergie et, mais dans une moindre mesure, réduire le coût du capital.

3.2.3.1.1. Accroissement du revenu

Meilleur accès à certains marchés

De meilleures performances environnementales peuvent faciliter l'accès à certains marchés, un nombre croissant d'entreprises et d'institutions publiques ayant des directives précises pour utiliser la performance environnementale (en général incluse dans la performance en termes de développement durable), comme critères de sélection de leurs fournisseurs (Lanoie et Ambec, 2007, cités par Lanoie & Llerena, 2007). Une enquête récente de l'OCDE (Johnstone et al., 2007), couvrant plus de 4000 usines dans 7 pays, indique que 43% d'entre elles évaluent la performance environnementale de leurs fournisseurs. Cependant, dans le secteur agro-alimentaire, ce pourcentage est moindre (36%). En France, les possibilités qu'une meilleure performance environnementale permette aux entreprises agricoles d'avoir un plus grand accès à certains marchés sont moindres que pour la moyenne des entreprises des autres secteurs d'activité (Lanoie & Llerena, 2007). En effet, les entreprises agricoles vendent peu directement aux entreprises ou institutions publiques qui ont de plus en plus tendance à tenir compte de la performance environnementale de leurs fournisseurs et, parallèlement, les firmes du secteur agroalimentaire, qui représentent les principaux clients du secteur agricole, ont moins tendance que les autres firmes à s'inquiéter de cette performance environnementale. Enfin, le coût d'une normalisation reste très élevé. Ainsi en 2004 seulement 12 exploitations agricoles françaises étaient certifiées ISO 14001, essentiellement en viticulture.

L'accès à certains marchés ne représente donc pas, pour l'instant, un atout économique très important pour la valorisation de pratiques favorables à l'environnement en général, et à la biodiversité en particulier. Il n'en va pas de même pour la différenciation des produits.

Différenciation des produits

L'agriculture biologique

La mise en marché de produits issus d'une agriculture respectant l'environnement en général et la biodiversité en particulier peut permettre d'accéder à des marchés où le produit est mieux valorisé, les consommateurs plus sensibles aux questions environnementales étant prêts à payer plus cher pour un produit, dont on garantit d'ailleurs plus souvent la manière dont il a été produit que sa qualité (nutritive, sanitaire) intrinsèque (Trewavas, 2004).

Le marché de l'agriculture biologique a représenté environ 30 milliards de dollars en 2005, ce qui correspond à moins de 1% du marché alimentaire mondial (Bonny, 2006). Ce marché est principalement installé en Europe (13,7 milliards de \$ en 2004, soit 49% du CA total des produits biologiques) et en Amérique du Nord (13 milliards de \$ en 2004, soit 47% du CA total). Selon une enquête de l'Agence Bio, reprise par Picard (2007), quatre français sur dix consomment des produits bio au moins une fois par mois, et le rythme de croissance pour les prochaines années est estimé à 15% par an en valeur.

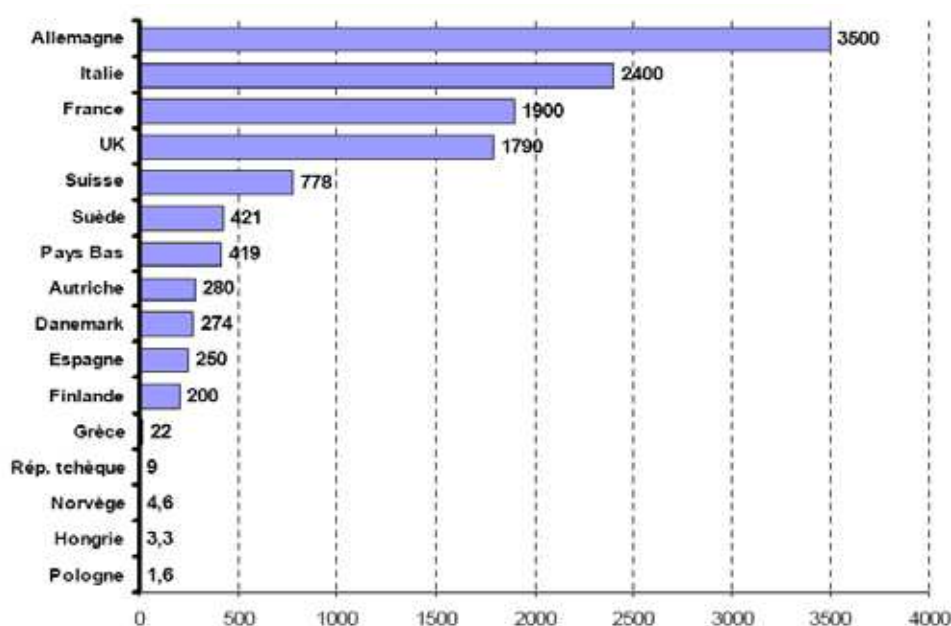


Figure 3.2-9. Montant total des ventes de produits biologiques dans plusieurs pays Européens en 2004 (M€), (d'après Willer & Yussefi, 2006)

Les ventes des produits biologiques sont fort hétérogènes entre pays, même en Europe (Figure 3.2-9). Selon Willer et Yussefi (2006), cités par Lanoie et Llerena (2007), (Lanoie & Llerena, 2007), le montant total des ventes de produits biologiques en 2004 a été de 1,9 Mrd € en France, contre 3,5 Mrd € en Allemagne et 2,5 Mrd € en Italie. Ramené à la consommation annuelle de produits biologiques par tête, on obtient des niveaux de dépenses très hétérogènes. Pour 2004, on obtient les dépenses moyennes suivantes : 105 € en Suisse, 51 € au Danemark, 47 € en Suède, 42 € en Italie et en Allemagne, et 32 € en France. Ces chiffres peuvent être comparés à ceux des pays de l'Amérique du Nord, comme les USA avec 34 € et le Canada avec seulement 23 €. Dans son rapport sur l'état de l'agriculture biologique Bonny (2006) souligne que ce marché connaît une expansion régulière en particulier en Amérique du Nord, en Asie, en Océanie, mais représente une part très faible du marché de l'agro alimentaire. Dans l'Union européenne, cette part atteint un maximum de 2,7% au Danemark, 2,5% en Autriche et 2,2% en Allemagne et bien moins dans les autres pays (Willer & Yussefi, 2006).

La consommation de produits biologiques est un phénomène culturel, plus répandu chez les populations germaniques et nordiques ainsi qu'en Italie que dans le reste de l'Europe. Même dans les pays où les ventes sont importantes en valeur absolue, leur part dans le marché alimentaire total demeure très faible, souvent presque négligeable.

Ceci étant, le marché de l'agriculture biologique est en forte croissance : de l'ordre de 5 à 10% de croissance annuelle dans plusieurs pays Européens, allant même jusqu'à de 15 à 20% aux Etats-Unis (Kortbech-Olesen, 2006). En Europe, il existe de grandes disparités entre pays. Ainsi dans son ensemble (EU-25, plus les quatre pays candidats et les pays de l'AELE) la surface biologique et en reconversion atteint 6,4 millions d'hectares en 2004, soit 2,9% des surfaces agricoles utilisées, répartis entre 181.900 exploitations (Bonny, 2006). Dans l'UE-25, la surface totale en agriculture biologique représente plus de 6 millions d'ha répartis entre 155.000 exploitations. Mais la part en biologique dans la surface agricole des pays est très disparate et s'échelonne de 13,5% (Autriche) à 0,1% (Malte). D'une année à l'autre, les évolutions varient également entre pays : certains voient leurs surfaces croître (Suède) tandis qu'elles baissent ailleurs (Italie). En France le nombre d'exploitations est stable de puis 2002 (figure 3.2-10). Cependant, alors que l'agriculture biologique est souvent présentée comme un moyen de maintien pour de petites exploitations, dans l'UE-25 les exploitations biologiques ont dans beaucoup de pays des surfaces moyennes supérieures à celles de l'ensemble des exploitations, parfois très supérieures.

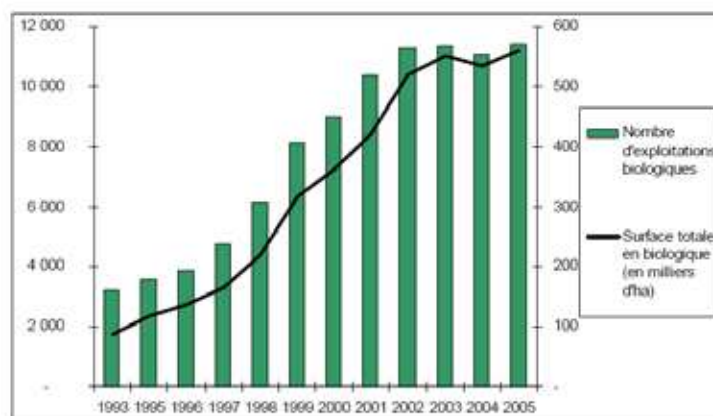


Figure 3.2-10. Les surfaces occupées par l'agriculture biologique en France (milliers d'ha) et le nombre d'exploitations concernées (d'après Agence bio (2006), citée par Bonny, 2007).

Les signes officiels de qualité

Les quatre types de signes officiels de qualité (AOC (et AOP), labels, CCP (avec et sans IGP), AB) comprennent dans leur cahiers des charges soit des bonnes pratiques agronomiques (indirectement favorables à la biodiversité) soit une reconnaissance du rôle de la biodiversité elle-même dans la certification du produit. Ce dernier cas est celui d'un certain nombre de fromages produits en région de montagne. Les entreprises des zones défavorisées ont en effet un potentiel réduit d'économie des coûts de production par rapport à leurs concurrentes de plaine, du fait par exemple du surcoût de la collecte de lait, qui entraîne une limitation forte de la taille des fromageries. La différenciation des produits est donc une nécessité pour ces entreprises. Les certifications de produits représentent un support important, dans l'agriculture et l'agro alimentaire des stratégies de différenciation et constituent, en France, la clef de voûte des politiques de la qualité menées par les pouvoirs publics depuis une trentaine d'années. Celles-ci ont eu pour origine le souci de soutenir le développement d'exploitations ou de régions agricoles mises en difficulté, dans les années 60 et 70 par la modernisation de l'agriculture, puis, à partir de la fin des années 80 par les crises de politique et de régulation des marchés (Lagrange & Valceschini, 2000). Depuis 1992, elles s'inscrivent dans un cadre réglementaire européen.

Valorisation des technologies vertes

La troisième possibilité qui pourrait favoriser les pratiques propices à une biodiversité accrue serait d'accroître le revenu en commercialisant les technologies vertes. On ne connaît pas d'exemple de ce type en agriculture (hormis quelques cas très particuliers d'agriculteurs monnayant leur expertise en matière de conduite de systèmes de culture innovants) ; en revanche, on peut penser que les exploitations pratiquant une agriculture "propre" puissent valoriser cette attitude à travers une autre activité sur la ferme, tournée vers le tourisme rural (chambre d'hôte, ferme auberge, etc.). Cette hypothèse est confortée par l'analyse de certains chiffres qui montrent que les exploitations durablement concernées par la pluriactivité sont plus enclines à mettre en œuvre des techniques de production extensives, comme en témoigne le produit brut par hectare plus faible observé dans une enquête sur les foyers pluriactifs en 1991 et 1997. A une autre échelle, on peut également penser que la préservation de la biodiversité participe de la qualité d'un territoire et le rende plus attractif, favorisant ainsi le maintien et/ou le développement de l'activité économique régionale. De plus en plus d'études économiques s'intéressent à ces aspects, particulièrement dans un contexte où de nombreux terroirs connaissent une diminution des actifs agricoles et sont donc engagés dans des processus de requalification et de recomposition territoriale. Dans ces territoires, si la contribution de l'agriculture au développement diminue, elle peut toutefois favoriser la valorisation de ressources spécifiques (produits, paysages...).

Conclusion

Garantir la manière de produire peut être valorisé par un coût plus élevé des produits, dans le cadre de l'AB et à travers l'obtention de labels de qualité. Cependant, la part de l'agriculture biologique est encore très faible, particulièrement en France (Bonny, 2007). Nous verrons dans la partie suivante les freins qui s'opposent à son développement. Par ailleurs, L'efficacité économique des signes officiels de qualité fait, depuis longtemps débat. Quelle est la pertinence en termes de propension à payer, de confiance dans les signes officiels de qualité ? Procurent-ils une valeur ajoutée supplémentaire ? Quel est leur impact réel en matière d'aménagement du territoire ? La réponse à ces questions est difficile à fournir, car il n'existe pas de dispositif statistique cohérent qui permettrait d'avoir une vue d'ensemble pour évaluer de manière globale l'impact des quatre types de signes officiels de qualité (Lagrange & Valceschini, 2000). Les perspectives d'accroissement du revenu par la vente de savoir-faire en matière de technologie verte restent rarissimes et ne semblent pas représenter pas un moteur pour le développement de pratiques favorables à la biodiversité.

3.2.3.1.2. Réduction des coûts de production

Diminution du coût des intrants et de l'énergie

De prime abord, diminuer le gaspillage des engrais azoté et phosphoriques (ce qui évite la pollution par les nitrates et le phosphore et donc le risque d'eutrophisation des cours d'eau) permet de faire des économies. De fait, le raisonnement microéconomique expliquant le comportement réel des agriculteurs est un peu plus compliqué, comme le montrent Boiffin et Stengel (1999). En effet on fertilise une culture en fonction d'un objectif de rendement et en faisant une hypothèse sur la fourniture du sol en cours de culture. On fait donc un pari sur l'avenir : si alors que l'on a fertilisé pour atteindre le potentiel de rendement, celui-ci est affecté par un problème en cours de culture (sécheresse, maladie), l'apport de fertilisant ne sera pas totalement valorisé et il y aura gaspillage ; mais si l'année est favorable (permettant l'atteinte du potentiel) et que, par prudence, on avait fertilisé en visant un rendement objectif plus faible (par exemple le rendement médian), on perd de l'argent en ne récoltant pas la différence entre le rendement médian et le rendement potentiel. Le même raisonnement tient pour l'utilisation de produits pesticides. La question se pose donc en termes de risque et de nombreux modèles économiques ont été développés incluant la prise en compte par l'agriculteur de l'aversion au risque, pour déterminer le seuil optimal d'utilisation des intrants. Celui-ci dépend évidemment beaucoup du rapport entre le prix de l'intrant et celui du produit récolté.

Cependant, on peut compléter ce raisonnement en abordant un autre aspect de la question, celui de l'efficacité technique¹⁹. Comme mentionné en introduction, adopter des pratiques respectueuses de l'environnement peut se traduire par un accroissement de l'efficacité d'utilisation des intrants. Un important travail portant sur l'efficacité technique des exploitations agricoles a permis de mesurer l'écart existant entre le niveau des intrants observés pour chaque exploitation et un niveau considéré comme optimal déterminé en tenant compte des exploitations les plus performantes (Piot-Lepetit, 1996; Piot-Lepetit et al., 2002). L'analyse par ces auteurs d'un échantillon d'exploitations céréalières du RICA de 1990 montre que, à niveau de production constant, l'efficacité technique peut être améliorée par une gestion raisonnée des intrants, en particulier des produits phytosanitaires. Les auteurs avancent ainsi, sur des exploitations de grandes cultures, des économies de l'ordre de 12% sur les produits phytosanitaires – à superficie et travail constants – rendues possibles par une résorption de l'inefficacité technique. Des résultats analogues sont obtenus sur des exploitations d'élevage.

Diminution des charges de structure

L'exemple le plus significatif est celui de la simplification du travail du sol. Dans la plupart des cas, le choix de simplifier la préparation du sol est justifié, sur le plan microéconomique, par l'importance du travail du sol (et en particulier du labour) dans le choix de la puissance de traction sur une exploitation. Cela en fait donc un élément-clé du niveau des charges de mécanisation. Simplifier c'est donc d'abord diminuer ces charges. Une série d'études publiées en 2006 et 2007 portant sur une évaluation de l'intérêt économique du non labour menée dans différentes régions de France par Arvalis Institut du végétal fait ressortir que la suppression du labour permet de diminuer le nombre de chevaux et le temps de traction à l'hectare, les deux indicateurs clés sur lesquels est basée l'évaluation de l'intérêt économique de l'adoption des techniques culturales sans labour. Ainsi, en Champagne Berrichonne, deux exploitations de grande culture en sol argilo-calcaire superficiel, pratiquant un assolement à base de culture d'automne (colza, blé, orge) de 200 ha de SAU voient leur charge de mécanisation diminuée de 150 à 150 €/ha en passant d'un système conventionnel à un système de semis rapide sans labour (utilisation d'un combiné semoir-déchaumeur de grande largeur semant à la volée). Sans prendre de risque supplémentaire par rapport au climat, les simulations technico-économiques réalisées montrent qu'une moissonneuse suffit au lieu de 2 et que l'on peut passer de 6 à 2 tracteurs (Crochet & Labreuche, 2006).

Dans un essai mené en Pays de Loire (Hervillard et al., 2006), le temps de traction passe de 4h30 à 1h20 pour l'implantation du blé. Bien entendu cet intérêt économique dépend fortement du type de système de production de la nature du sol et des caractéristiques du climat. Les facteurs tels que la surface de l'exploitation, le type de sol, la rotation sont également déterminants et chaque cas est spécifique. On peut cependant dégager quelques règles générales. Pour obtenir une réduction significative des charges de mécanisation, il faut soit réduire le capital investi (par exemple en se groupant avec d'autres exploitations pour du matériel en commun ou en diminuant la puissance de traction) soit diminuer le temps de traction (i. e. le nombre d'heures/ha pour implanter une culture). Ainsi certaines pratiques de travail "simplifiées" ne permettent pas réellement de gagner sur les charges de mécanisation, soit que le passage de pratiques conventionnelles avec labour à des TCSL ait impliqué l'achat de matériel spécifiques coûteux (semoirs), soit que le temps passé à l'hectare soit plus important (passages supplémentaires en interculture pour le désherbage mécanique). A l'inverse il existe des cas où la mise en place d'itinéraires simplifiés s'accompagne d'une véritable réflexion sur les charges, aboutissant à des systèmes qui, tout en étant bénéfiques sur le plan du respect de la biodiversité (du sol essentiellement), sont véritablement attractifs au plan économique (Labreuche et al., 2006; Crochet et al., 2007a).

Coût du capital

Dans un certain nombre de cas, on a vu apparaître des initiatives de la part d'organismes bancaires accordant des facilités aux exploitations respectueuses de l'environnement. Cela ne s'étend pas encore

¹⁹ Une exploitation est techniquement efficace si, pour un niveau de facteurs et de produits utilisés, il est impossible d'augmenter la quantité d'un produit sans augmenter la quantité d'un ou plusieurs facteurs (Lanoie & Llerena, 2007).

aux pratiques favorisant la biodiversité. Ainsi en 2004, première année où les exploitations ont pu obtenir une qualification officielle "Agriculture raisonnée", plusieurs Caisses Régionales de Crédit Agricole ont participé financièrement au coût de l'audit de qualification, à hauteur de 20% du coût de la qualification officielle. Cet encouragement à l'agriculture raisonnée reste cependant très limité actuellement, dans le cadre du développement des initiatives concernant le développement durable.

Conclusion

Les possibilités d'améliorer à la fois la performance environnementale et la performance économique existent pour les exploitations agricoles : que ce soit à travers l'optimisation de la fertilisation et du désherbage réduisant l'utilisation des engrais et des produits pesticides, où à travers le recours aux pratiques culturales de conservation des sols il existe de réelles opportunités de diminution des coûts privés. Nous verrons à la fin de ce chapitre quelques exemples d'études ayant comparé sur le plan de la performance économique systèmes intensifs et systèmes extensifs, après avoir examiné les freins susceptible d'entraver l'adoption de pratiques favorables à la biodiversité.

3.2.3.2. Les freins de nature économique à l'insertion dans les systèmes de production de mesures favorisant la biodiversité.

3.2.3.2.1. Freins juridiques susceptibles de gêner l'intégration, par les exploitants agricoles, de pratiques favorables à la biodiversité

Les outils juridiques incitatifs à cette intégration (aides, labels) sont vus dans le chapitre 4. L'idée d'introduire un volet juridique dans le Chapitre 3 est de rappeler que le cadre juridique de l'exploitation agricole peut contrarier, voire empêcher, des choix techniques de l'agriculteur en faveur de la biodiversité. Il convient en effet de signaler que l'exploitant ne dispose pas toujours d'une liberté totale dans le choix de ses pratiques agricoles, des facteurs juridiques pouvant restreindre plus ou moins cette liberté. C'était le cas, jusqu'à ces dernières années, lorsque des terres ou l'exploitation elle-même n'appartenant pas à l'exploitant, ce dernier était obligé de recourir à un bail rural. Cela peut être également le cas, aujourd'hui, lorsque l'exploitant est lié à des entreprises d'amont ou d'aval par un contrat qui organise des méthodes de production.

Le bail rural

La construction du droit rural français précède les politiques agricoles, communautaire et française, du début des années soixante. Cette branche du droit se détache du droit civil dès lors que l'agriculture accède à l'économie marchande, le droit rural ayant vocation à régir l'activité agricole en tant qu'activité économique. Au sein du droit rural, le statut du fermage, né en 1946, occupe une place particulièrement importante.

Son objectif principal, qui est d'assurer la "bonne exploitation" du fonds, est garanti par son statut d'ordre public qui s'impose aux parties, propriétaire et locataire. Concrètement, cela signifie, d'une part, que les parties ne peuvent y déroger en prévoyant des dispositions contractuelles contraires et d'autre part, que l'exploitant qui ne respecte pas cet objectif s'expose à la résiliation de son bail. Il convient de noter que la notion de "bonne exploitation" du fonds²⁰, n'est pas formellement définie ; il s'agit de ce que l'on appelle un "standard juridique", dont le contenu est laissé, en cas de conflit, à l'appréciation des juges.

Or, cette notion de "bonne exploitation" était entendue, jusqu'à ces dernières années, conformément aux objectifs des politiques agricoles française et communautaire, comme une exploitation conventionnelle, faisant largement appel aux intrants chimiques, afin d'assurer une productivité élevée. A cet égard, le droit rural français a pu être qualifié de "droit économique d'une agriculture productiviste" (Lorvellec, 1995). Par exemple, en 1985, la Cour de cassation a prononcé la résiliation d'un bail viticole, estimant que le mode de culture agrobiologique utilisé entraînait une baisse de

²⁰ Ou l'exploitation "en bon père de famille".

rendement de moitié et compromettrait la bonne exploitation du fonds²¹. En 1988 encore, la même Cour de cassation a confirmé la résiliation du bail d'un fermier qui avait opté en faveur de la désintensification²² (Tomasi, 1990; Conan, 1998).

Ce n'est qu'à partir de 1995, conformément aux vœux exprimés par certains (Gilardeau, 1992; Gilardeau, 1994), que le statut du fermage a été modifié par le législateur afin de permettre le recours à des pratiques favorables à l'environnement. Dans un premier temps, c'est le propriétaire qui a été protégé contre les agissements anti-écologiques de son locataire²³. Ce n'est que depuis 1999 que le preneur appliquant "des méthodes culturales ayant pour objet de protéger l'environnement, la qualité de l'eau ou des produits, ou de préserver la biodiversité"²⁴ ne risque plus la résiliation de son bail. Cette modification est donc intervenue 7 ans après les premières MAE mises en œuvre par le règlement 2078...

En dernier lieu, la loi d'orientation agricole du 5 janvier 2006 est venue autoriser des "clauses environnementales" dans le bail, en permettant au bailleur de prescrire dans le bail des "pratiques ayant pour objet la préservation de la ressource en eau, de la biodiversité, des paysages, de la qualité des produits, des sols et de l'air, la prévention des risques naturels et la lutte contre l'érosion"²⁵. Toutefois, cette possibilité ne concerne que certains bailleurs - personne morale de droit public ou association agréée de protection de l'environnement - ou les particuliers lorsque l'exploitation est située dans certaines zones naturelles. Autrement dit, lorsque ces conditions ne sont pas remplies, les parties à un bail rural ne peuvent prévoir dans leur contrat des dispositions relatives à la mise en œuvre de pratiques protégeant la biodiversité.

Conclusion

La biodiversité demeure donc un élément étranger au bail rural, puisqu'elle est traitée par la loi française comme une cause de dérogation au statut du fermage, qui est dans son ensemble inchangé. Pour une modification en profondeur, il conviendrait de s'attaquer au standard juridique de la "bonne exploitation du fonds" afin d'y introduire la prise en compte de la biodiversité comme critère de la bonne exploitation. Pour autant, une telle modification ne pourrait, en toute logique, ne concerner que les exploitants locataires ; c'est donc l'ensemble de la profession, quel que soit le statut de la terre, qui devrait alors être soumise à cette obligation générale de préservation de la biodiversité.

Les contrats liant un exploitant à des entreprises d'amont ou d'aval de la filière

Il convient ici de ne pas omettre les hypothèses où un exploitant est lié à une ou des entreprises industrielles ou commerciales, par un contrat organisant sa production. Il s'agit notamment des contrats d'intégration, dont le cadre est fixé par le code rural²⁶. Or, ces contrats doivent préciser les "caractéristiques techniques et, le cas échéant, les conditions d'emploi des souches et des produits nécessaires à la production", ainsi que les "règles techniques et sanitaires auxquelles doit se conformer l'exploitant agricole"²⁷. En conséquence, l'agriculteur ayant souscrit un contrat de cette nature, perd incontestablement la liberté de modifier ses techniques de production, lesquelles sont déterminées en fonction des besoins des entreprises cocontractantes. La perte de son indépendance économique et donc de sa faculté de choix est inhérente à la technique du contrat d'intégration²⁸. Il ne saurait ainsi,

²¹ Cass.civ. III, 20 mai 1985, JCP 1986, ed.not. II, p.39, note JM. Moreau.

²² Cass.civ. III, 1^{er} juin 1988, Revue de droit rural 1988, p. 420.

²³ Notamment, l'accord du bailleur est désormais requis pour l'arrachage des haies et des arbres et l'arasement des talus et rigoles (L411-28 du code rural, modifié par la loi 95-101 du 2 février 1995).

²⁴ L411-27 du code rural, modifié par la loi 99-574 du 9 juillet 1999.

²⁵ Il s'agit là d'une dérogation au statut fermage, qui interdit que le bailleur puisse dicter certaines conditions d'exploitation à son locataire (L415-12 du code rural).

²⁶ Articles L326-1 et s. et articles R 326-1 et s. du code rural. L'article L326-1 dispose que "Sont réputés contrats d'intégration tous contrats, accords ou conventions conclus entre un producteur agricole ou un groupe de producteurs et une ou plusieurs entreprises industrielles ou commerciales comportant obligation réciproque de fournitures de produits ou de services. (...)".

²⁷ Article R326-5 du code rural.

²⁸ La Cour de cassation a précisé que le fait pour un producteur de se trouver "en état de dépendance économique" est constitutif d'un contrat d'intégration, Cass.civ. I, 4 février 1992, Bull.civ. n°36. Cette situation peut se retourner contre

sans violer ses obligations contractuelles et s'exposer ainsi à des sanctions d'ordre économiques, opter pour des méthodes de production intégrant la biodiversité si celles-ci ne sont pas prévues au contrat.

Les agriculteurs sont parfois incités à adopter des manières de produire qui ne sont pas forcément bonnes pour la préservation de la biodiversité, comme on l'a montré dans le chapitre 1. Ainsi, dans certains contrats les agriculteurs sont tenus de présenter à la livraison des produits exempt de tâches, de traces de piqûres d'insectes, etc. ce qui, *de facto* les oblige à utiliser un arsenal phytosanitaire complet. Autre exemple, en production céréalière, où les producteurs sont tenus de respecter des normes assez strictes concernant la présence de mycotoxines, dont certaines souches sont très dangereuses pour la santé, ce qui, là encore, les oblige à utiliser des fongicides.

Ainsi, la filière agroalimentaire, souvent analysée dans le seul sens de la circulation physique des biens de l'amont vers l'aval, exerce aussi dans l'autre sens, une pression de l'aval (la distribution, les transformateurs) vers l'amont (les producteurs). Ces derniers sont amenés à prendre des décisions, à adopter des modes de conduite des cultures imposés par leurs partenaires d'aval (Bonny, 2005).

L'importance de la demande de l'aval dans l'évolution des systèmes de production agricole est croissante : les attentes des consommateurs se font de plus en plus fortes et, en employant la terminologie anglaise, cette tendance, internationale doit conduire l'agriculture à passer d'un système de type "*supply push*" à une organisation de type "*driven demand*". De fait, l'agriculture est depuis longtemps pilotée en partie par l'aval. Le tableau suivant, établi d'après celui publié dans Bonny (2005), présente une liste d'exemple des éléments du système de production influencés par les demandes des IAA et de la grande distribution (GD).

Tableau 3.2-6. Quelques exemples des éléments du système de production influencés par les demandes des IAA et de la grande distribution (GD).

Facteurs de pilotage par la demande des IAA et de la Grande Distribution (GD)	Influence sur l'évolution des systèmes agricoles
Forte croissance des IAA et de la GD traitant une proportion croissante du volume de la production agricole et tirant une part croissante de la Valeur Ajoutée liée à la transformation et à la commercialisation	Production de matières premières brutes avec chute de la transformation à la ferme et de la vente directe
Les IAA et la GD recherchent des matières premières agricoles peu coûteuses : la concurrence sur le marché mondial est vive et se renforce.	Accroissement de la productivité du travail pour réduire les coûts : emploi de races et variétés productives ; accroissement de la taille des exploitations et des ateliers ; standardisation des modes de production. Mais aussi, délocalisation de certaines productions vers des pays où le coût de la main-d'œuvre est plus faible (maraîchage).
En majorité, les IAA demandent des produits standardisés, adaptés à la transformation (le critère d'homogénéité est déterminant) et à la commercialisation (de multiples critères peuvent intervenir sur le calibrage, les normes sanitaires etc.) et la GD veut des produits ayant une grande aptitude à la conservation.	Les variétés s'uniformisent. Le choix des variétés répondant à la demande est parfois imposé. Cela peut avoir des conséquences sur le reste du système de production (par exemple, impossibilité de choisir des variétés résistantes et donc nécessité de recourir aux pesticides)
Parallèlement, se développent des stratégies de différenciation de l'offre aux consommateurs, qui impliquent un accroissement de la contractualisation avec les producteurs.	Adaptation plus fine à diverses demandes pilotées par l'aval, ce qui limite les marges de manœuvre de l'agriculteur.
Le paiement selon divers critères de qualité se généralise, exigence forte de la GD sur la qualité de présentation des produits (absences de tâches, de marques....).	Pas de véritable alternative aux traitements phytosanitaires pour atteindre les objectifs de qualité de présentation.

l'entreprise intégratrice ; ainsi la Cour d'appel de Rennes a, dans un arrêt tout à fait inhabituel, retenu la responsabilité pénale de l'entreprise Doux pour complicité dans une infraction à la police des installations classées, CA Rennes, 22 janvier 2007, n° 07/150.

3.2.3.2.2. Facteurs économiques freinant l'insertion des pratiques favorisant la biodiversité dans les systèmes de production.

Freins au développement de l'agriculture biologique

Si, à première vue, l'agriculture biologique a, en Europe, un bel avenir (la demande augmente, elle répond à diverses préoccupations, la prime de qualité biologique peut permettre de compenser les bas prix agricoles, son image est très porteuse dans les médias et auprès de beaucoup de consommateurs), les perspectives sont peut-être plus limitées qu'il n'y paraît à première vue, comme le souligne Bonny (2007) dans son rapport. En effet, si, pendant quelques années encore, en particulier en profitant du développement des circuits courts de commercialisation, son marché devrait continuer à progresser, il existe aussi des freins importants à son développement. Les principaux sont :

- Les limites à l'expansion du marché des produits bio,
- la situation des producteurs face au marché : concurrence à l'échelle mondiale, inégalité relative des soutiens selon les pays, évolution des prix...
- le plus grand besoin relatif en terre, avivé par la concurrence forte avec la nécessité de disposer de surfaces pour les productions non alimentaires,
- le plus grand besoin relatif en travail qui pourrait pousser à la délocalisation d'une partie de la production vers des pays où la main d'œuvre est moins chère
- l'existence de certains risques pour l'avenir de la filière, comme les divergences entre courants, voire même l'investissement croissant de la grande distribution dans ce secteur qui pourrait, pour des raisons d'image, s'avérer contre-productif (Guthman, 2004).

L'expansion du marché des produits bio risque à moyen terme d'être limitée par des questions de pouvoir d'achat ou d'arbitrages de la part des consommateurs en faveur soit des autres catégories de dépenses liées (produits de communication et de loisir, déplacements, logement) soit de produits alimentaires tout prêts et rapides à préparer.

D'autre part, la pratique de l'agriculture bio est exigeante sur le plan technique et les très rares statistiques disponibles en la matière montrent un turnover assez important dans certains pays, avec des conversions à l'agriculture biologique, mais aussi des abandons et des retours à l'agriculture conventionnelle (Eurostat, 2005). L'une des raisons en est l'aversion au risque : en agriculture biologique en effet la fluctuation des rendements d'une année sur l'autre est forte. Enfin, certaines règles s'avèrent difficiles à respecter du fait des contraintes du milieu ou de temps : ainsi la lutte contre les adventices demande, en l'absence de produits herbicides, un temps considérable consacré soit à la surveillance des champs soit à la lutte elle-même, mécanique le plus souvent : cela pose dans un certain nombre d'exploitations un problème d'organisation du travail. D'autre part, si les produits biologiques sont vendus avec une prime de qualité qui permet de compenser les rendements moindres obtenus, son montant est assez variable et peut se réduire nettement en cas de production biologique abondante ou dans certains circuits de distribution (CE, 2005). Enfin, l'inégalité entre les montants de ces primes entre pays fausse le libre jeu de la concurrence, même au sein de l'Europe.

En Agriculture Biologique, les rendements étant en général moindres, il faut plus de surface pour produire une même quantité de produits. Au niveau de la société donc, si le modèle de consommation reste inchangé (c'est-à-dire si la part de la viande ou des produits issus des animaux ne baisse pas) le besoin de terre pourrait représenter un obstacle majeur à l'expansion de l'agriculture biologique, cette concurrence s'exacerbant même avec l'augmentation de la part consacrée aux productions non alimentaires.

Rentabilité des exploitations

Le bilan des facteurs économiques favorables et défavorables présenté ci-dessus se traduit, au niveau de l'exploitation agricole, par un résultat économique d'ensemble qu'il faut comparer à celui des exploitations pratiquant une agriculture conventionnelle. Cette comparaison a donné lieu à d'innombrables travaux, dont il est extrêmement difficile de tirer une synthèse.

En effet, par essence, les systèmes de production conventionnels bénéficient d'une expérience plus importante que ceux qui pratiquent des systèmes de culture innovants : la comparaison est ainsi, dans bien des cas, faussée d'entrée de jeu par une moindre maîtrise technique du système innovant. Ou à l'inverse, les systèmes innovants sont adoptés par une catégorie d'agriculteur curieux en matière de pratiques culturelles nouvelles et souvent désireux également de faire valoir la supériorité du nouveau système. Ces agriculteurs sont le plus souvent de très bons techniciens, ce qui pose là encore des problèmes de validité de la comparaison avec des systèmes menés plus en routine.

D'autre part, le niveau de performance économique dépend pour partie des conditions de sol et de climat dans lesquels la comparaison est établie. Les résultats sont donc très contingents et la comparaison n'est valide qu'à travers des analyses de groupe difficiles à mettre en place car par nature les systèmes innovants sont peu nombreux...

Un élément important est celui de la **prise en compte de l'aversion au risque**. De nombreuses études en effet ne comparent les résultats techniques des différents modes de production que sur un an ou une courte période. Or l'agriculteur est particulièrement sensible à la régularité des résultats sur le moyen et le long terme et cet aspect est à prendre en compte pour comparer les performances mais aussi pour expliquer les taux de retour à une agriculture conventionnelle.

Enfin, dans bien des cas, la rémunération du travail n'est pas prise en compte.

Il existe 3 types d'évaluation :

- l'enquête : il en existe un certain nombre qui évaluent par exemple le coût de l'abandon du labour ou qui comparent des systèmes biologiques et conventionnels.
- l'expérimentation (comparaison de l'efficacité économique de technique plutôt que de systèmes)
- la modélisation : une revue récente de Janssen et Van Ittersum (2007) évalue les modèles "bio-économiques" utilisables pour l'évaluation de l'effet des politiques agri-environnementales.

Nous n'évoquerons ici que les deux premiers.

a. Enquête

La rentabilité des exploitations d'agriculture biologique a fait l'objet d'un nombre considérable d'études (Lamine & Bellon, à paraître). Les résultats sont extrêmement variables. Certaines études montrent une rentabilité très supérieure. Dans une étude québécoise (FGACQ, 2004) par exemple, les auteurs ont comparé les résultats financiers de 26 fermes en agriculture biologique à ceux de 569 fermes conventionnelles. Ils concluent que les fermes en agriculture biologique sont plus rentables. Elles ont un pourcentage de dépenses inférieures et un bénéfice d'exploitation plus élevé. Les dépenses inférieures sont liées, entre autres, aux achats moins importants d'engrais chimiques. Les revenus sont plus élevés à cause de la prime payée pour le lait bio et de la prime reçue pour la vente des surplus de céréales sur le marché des céréales bio. Une étude similaire a été menée en Nouvelle Angleterre par Parsons (2005) où les résultats financiers de trente fermes "bio" sont comparés à ceux des fermes conventionnelles de la région. Les résultats sont plus mitigés. La rentabilité par vache est plus élevée dans les fermes biologiques, mais le revenu par ferme est plus grand dans les fermes conventionnelles qui sont, en général, plus grandes. Pacini et al., (2003) ont comparé la durabilité de systèmes biologique, intégrés et conventionnels dans une région d'Italie, la Toscane. Ils montrent que les fermes bio présentent des marges brutes plus élevées que les autres systèmes, tout en étant bien plus performantes sur la quasi totalité des indicateurs d'impact sur l'environnement, incluant l'impact sur la biodiversité (Tableau 3.2-7). Geven (2000) aux Pays-Bas a suivi un réseau de 15 fermes maraîchères en agriculture biologique de 1993 à 1997. Tout en reconnaissant que les producteurs ainsi suivis étaient parmi les plus performants sur le plan technique, ils montrent qu'en moyenne sur la période étudiée, le revenu est le même en agriculture conventionnelle et biologique. En France, plusieurs études ont porté sur les fermes d'élevages (Benoît & Veyssset, 2003; Laignel & Benoît, 2004) ont montré que les résultats en élevage bio et en élevage conventionnel étaient, pendant la période de conversion, comparables avec un poids considérable des aides dans le revenu.

Tableau 3.2-7. Comparaison des résultats financiers (€/ha) des systèmes de production conventionnels (CFS), Intégrés (IFS) et Biologique (OFS) enquêtés en Toscane, dans 3 localités (Pacini et al., 2003).

	<i>Le Rene</i>		<i>Alberese</i>		<i>Sereni</i>	
	OFS	CFS ^b	OFS	IFS ^c	OFS	CFS
Produit brut	730	722	609	779	2135	2350
Paielements compensatoires	333	480	263	324	207	126
Mesures Agri-environnementales	187	0	156	130	146	0
Total	1250	1202	1028	1233	2488	2476
Fertilisants	90	71	40	61	0	46
Pesticides	0	28	0	33	0	61
Maintenance de l'infrastructure écologique	9	10	21	20	5	5
Autres coûts	198	191	538	669	292	347
Total	297	300	599	783	297	459
Marge Brute	953	902	429	450	2191	2017

^a Organic Farming System ; ^b Conventional Farming System ; ^c Integrated Farming System

Les enquêtes portent également sur les pratiques. A nouveau, le non labour est un bon exemple. Face à son développement récent et en raison de l'impact qu'a l'abandon du labour sur l'environnement et la production, plusieurs enquêtes ont été effectuées pour apprécier l'ampleur du phénomène et ses conséquences. La plus récente a été menée par le SCEES (Service statistique du Ministère en charge de l'Agriculture) en 2006 et a été publiée en 2008 (Anonyme, 2006). Confirmant les résultats évoqués plus haut sur l'évolution des surfaces, elle fait ressortir un impact légèrement négatif sur le rendement.

Tableau 3.2-8. Effet du non labour sur le rendement de quelques grandes cultures

Un rendement un peu inférieur quand le non-labour se perpétue Rendement des grandes cultures en 2005-2006 (q/ha)			
	Parcelles sans labour depuis 2000-2001	Parcelles avec labour annuel	Écart (%)
Blé tendre	69	72	- 4
Orge	61	67	- 9
Mais grain	86	92	- 7
Colza	29	30	- 3
Tournesol	22	23	- 4
Betterave industrielle ¹	78	78	0

1. Rendement en tonne par hectare.

Source : Agreste - Enquête sur les pratiques culturales 2006

b. Expérimentation

Dans les expérimentations, les systèmes sont plus contrôlés que dans les enquêtes, et les résultats économiques sont donc plus difficiles à extrapoler aux conditions de la pratique agricole. Ceci étant, les expérimentations menées en plein champ, menées chez les agriculteurs représentent un bon compromis entre les deux méthodes.

Nous illustrerons le premier cas de figure (expérimentation en station) avec la très célèbre expérimentation "Rodale Institute Farming System Trial", aux Etats-Unis à Kutztown, Pennsylvania, dans des conditions climatiques tempérées. Sur un sol limoneux et une surface d'un peu plus de 6 ha, ont été comparés de 1981 à 2002 trois systèmes de production (Pimentel et al., 2005) :

- Conventionnel : une rotation maïs, maïs, soja, maïs, soja conduite de manière typique pour le midwest (plus de 40 Mo d'hectares sont conduits de cette manière aux Etats-Unis). Les résidus de culture étaient laissés au sol pour éviter l'érosion.

- Système biologique avec élevage. La rotation plus complexe et qui a varié au cours du temps comprenait du maïs ensilage, du maïs grain, du soja du blé, du foin d'un mélange luzerne trèfle et incluait des intercultures (ray-grass) avant le maïs et le soja.
- Système biologique sans élevage avec légumineuse. Dans ce système, la rotation comprenait de la vesce et du seigle en culture intermédiaire, du blé d'hiver et du soja en culture de vente.

L'analyse des performances économiques des systèmes, menée de 1991 à 1992 (Hanson & Musser, 2003) montrent que la marge nette des systèmes biologiques et conventionnels est similaire en l'absence de primes à l'agriculture biologique (176 \$ par ha et 184 \$ par ha respectivement). Le revenu semble un peu plus élevé pour le système conventionnel mais la variabilité du résultat est plus faible en agriculture organique (l'écart type du revenu par ha est de 107 \$ et 127 \$ pour l'organique et le conventionnel respectivement). En revanche, en incluant sur la durée le coût de la conversion du conventionnel vers l'organique la marge nette par ha tombe à 162 \$, celle du conventionnel restant bien entendu inchangée à 184 \$. Cependant, sur la base de ces calculs et en incluant même le coût du travail, l'étude fait apparaître que pour égaliser les 2 marges nette, il suffit d'un surcoût de seulement 10% des produits biologiques par rapports à leurs homologues produits conventionnellement. L'étude montre aussi que le système biologique demande un surcroît de travail de 35% environ, avec un décalage des pointes de travail dans l'année. En conventionnel, c'est surtout à l'automne (récoltes), au printemps (semis, traitements) et au tout début de l'été (moissons) que la charge de travail est la plus forte. En système biologique la charge est forte tout l'été. Ce résultat n'est pas sans conséquences sur la possibilité de développer une double activité sur la ferme ou en dehors de celle-ci. D'autres études ont souligné le surcroît de travail en agriculture biologique mais dans des proportions très variables en fonction des systèmes : 7% (Brumfield et al., 2000), 15% (Sorby, 2002; Granatstein, 2003) voire 75% (Karlen et al., 1995).

D'autres évaluations économiques ont été conduites à l'aide d'expérimentations chez les agriculteurs. En France, ce type d'expérience a été mené sur le terrain par les Instituts Techniques, l'INRA et les Chambres d'Agriculture. A titre d'exemple, nous considérerons le réseau d'essais sur "variétés rustiques et itinéraires à bas niveau d'intrants", dont une synthèse des résultats a été publiée dans la revue la France Agricole (Anonyme, 2006). Ces expérimentations, menées pendant 4 ans dans des contextes géographiques et agronomiques très variés prouvent que le choix de variétés rustiques conduites avec des itinéraires techniques à bas niveau d'intrants peut être rentable. Les essais (implantés sur 9 lieux en 2003, 20 en 2004 ; 30 en 2005 et 26 en 2006), localisés dans un grand quart Nord-Ouest de la France représentaient la diversité des situations régionales, avec notamment une grande diversité de précédents culturels (à l'exception du blé) pour des potentiels de rendement variant de 60 à 110 q/ha.

Deux modes de conduite du blé sont comparés (intégrés et classiques), croisés en 2006 avec 3 variétés rustiques (Caphorn, Apache et Orvantis), tolérantes aux maladies, supportant une carence azotée précoce et ayant une bonne qualité de grain (teneur en protéine élevée). La conduite intégrée vise un objectif de rendement réduit par rapport à la conduite classique. Il est caractérisé par une densité de semis réduite, pas d'apport d'azote au tallage (ce qui limite la concurrence entre tiges et les maladies), l'absence de régulateur de croissance ainsi qu'un nombre de fongicides limité (un apport en 2006 pour l'itinéraire intégré contre 2 en conventionnel). En 2006, les charges moyennes sont de 230€/ha pour l'itinéraire intégré contre 330€/ha pour l'itinéraire classique.

Les résultats montrent que l'itinéraire intégré permet l'obtention d'une meilleure marge en 2006 dans 19 lieux sur 26, avec un écart pouvant aller jusqu'à 160 €/ha. En moyenne, pour un prix du blé de 100 € la tonne, l'écart varie de 49 à 60 €/ha suivant la variété. L'essai a montré que le choix de la variété était déterminant : ainsi l'une des variétés, Apache, présente un plus grand écart de rendement entre les 2 modes de conduite que les 2 autres : elle se comporte mieux par rapport à l'itinéraire à bas niveau d'intrant, supportant bien le faible niveau de biomasse en début de cycle. Un seul site tourne nettement en faveur de la conduite classique, en Indre et Loire, dans des conditions marquées par une très faible fourniture d'azote du sol. Pour les 6 autres sites, l'écart entre les 2 résultats n'est pas significatif. Les différences de marges obtenues sont cependant très variables entre les 4 années de l'étude. Mais les résultats montrent que l'on reste gagnant en adoptant la stratégie intégrée dans 85%

des cas en 2003, 70% en 2004, 80% en 2005 et 73% en 2006 (Tableau 3.2-9). Les synthèses par région révèlent une certaine inégalité devant l'adoption de pratiques extensives. Les conduites à coût réduit sont en effet très largement en tête dans le grand bassin parisien mais procurent des gains de marges plus bas dans les zones où le potentiel de rendement est plus faible (Poitou-Charentes, Sud du Bassin Parisien), probablement en raison d'itinéraires classiques déjà très ajustés dans ces milieux plus contraignants.

Tableau 3.2-9. Extrait des résultats économiques obtenus sur le réseau d'essai "variétés rustiques" par Arvalis, l'INRA et les Chambres d'Agriculture de 2003 à 2006 (Anonyme, 2006).

	2004	2005	2006	Moyenne
Que gagne-t-on en moyenne à choisir <i>Caphorn</i> en conduite intégrée, plutôt qu' <i>Orvantis</i> en conduite classique ?	17€	66€	55€	47€
Que perd-on au pire à choisir <i>Caphorn</i> en conduite intégrée, plutôt qu' <i>Orvantis</i> en conduite classique ?	52€	52€	69€	58€
Que perd-on au pire à choisir <i>Orvantis</i> en conduite classique, plutôt que <i>Caphorn</i> en conduite intégrée ?	92€	182€	155€	143€
Quel écart (%) de teneur en protéines en choisissant <i>Caphorn</i> en conduite intégrée plutôt qu' <i>Orvantis</i> en conduite classique ?	+ 0,2	+ 0,1	+ 0,2	+ 0,15

D'autres essais portent non plus sur la comparaison des modes de conduite des cultures, mais sur le choix de leur succession. Parmi les nombreuses études, on peut relever celle publiée dans la France Agricole (Anonyme, 2006) qui montre que, dans le Sud de la France (région traditionnelle de production), pour le blé dur, la rotation est plus rentable que la monoculture. Depuis 1992 en effet, les aides européennes consacrées au blé dur avaient favorisé sa présence dans l'assolement et sa "monoculture" : en Languedoc-Roussillon, sur près de la moitié des surfaces, un blé dur est suivi d'un autre blé dur et sur le quart d'entre elles trois blés durs se succèdent.

De 2000 à 2004, la Chambre régionale d'agriculture et Arvalis - Institut du Végétal ont suivi un réseau expérimental de 16 parcelles d'agriculteurs volontaires en Languedoc-Roussillon : sur le tiers d'une parcelle, les agriculteurs, jusque là en monoculture, ont mis en place un tournesol, un colza ou un pois. Le tiers cultivé en rotation changeait de place tous les ans. Ce réseau a permis de mesurer l'écart de rendement entre les blés assolés et les blés en monoculture : ces derniers affichaient un rendement en moyenne 27% plus faible qu'en rotation, avec tout de même une très forte variabilité d'une situation à l'autre, qui dépend en particulier de l'état sanitaire du sol (une forte pression parasitaire défavorisant fortement la monoculture). Les calculs économiques effectués montrent que sans les aides, les marges sur blé dur sont négatives en monoculture en raison à la fois de charges en intrants plus fortes et de rendements un peu inférieurs. Avec la nouvelle PAC, incluant en particulier l'aide rotationnelle, les simulations, basées sur ces résultats expérimentaux, montrent que la situation redevient plus favorable, économiquement parlant, à la rotation. Le tableau suivant expose les gains obtenus par simulation en remplaçant un blé dur sur trois de la monoculture seulement (tableau 3.2-10).

Tableau 3.2-10. Ecart de résultat entre une monoculture (3 ans de blé dur) et une rotation (Colza-blé-blé) ; simulations basées sur des résultats d'essai Arvalis - Institut du Végétal / Chambre Régionale d'agriculture Languedoc-Roussillon (Sarrazin, 2006).

		Produits	Intrants	Marge Brute (€/ha)	Aides couplées	Total
Rotation	Colza (22 q/ha) Blé dur (45 q/ha) Blé dur (45 q/ha)	499	399	100	133	233
Monoculture	Blé dur (33 q/ha) Blé dur (33 q/ha) Blé dur (33 q/ha)	396	436	- 40	166	126
Ecart Monoculture – Rotation		- 103	+ 37	- 140	+ 33	- 107

D'autres études du même type ont porté sur les systèmes fourragers (Grasset et al., 1997; Brunschwig et al., 2001). Citons par exemple l'expérimentation du CEDAPA. Depuis les années 90, un groupe d'éleveurs laitiers bretons regroupés au sein du CEDAPA (Centre d'Etudes pour une Agriculture plus Autonome) expérimente avec l'aide de l'INRA des systèmes herbagers à faible niveau d'intrants, alternative au "tout maïs". L'étude complète a été publiée dans Alard et al. (2002). Elle avait pour triple objectif l'analyse économique de la faisabilité des systèmes testés, l'évaluation de leur impact environnemental et l'analyse en profondeur du fonctionnement des systèmes de production. Durant les 5 années qui ont suivi le début du projet, en 1993, les systèmes herbagers de la trentaine de fermes candidates ont rapidement évolué vers des modèles favorisant l'herbe au détriment du maïs, limitant fortement l'emploi des intrants. Cette évolution s'est accompagnée d'aménagements du territoire réduisant les risques d'érosion et réhabilitant le bocage. Les motivations des agriculteurs s'engageant dans cette expérience étaient tout autant le souci de protéger l'environnement de reconquérir un paysage bocager que celui de retrouver de l'autonomie par rapport aux industries d'amont et de regagner en qualité de vie (Journet, 2003). Les exploitations participant au projet ont évolué de manière assez diverse, aboutissant à la mise en place de trois types de programme alimentaire pour leurs troupeaux (Figure 3.2-11).

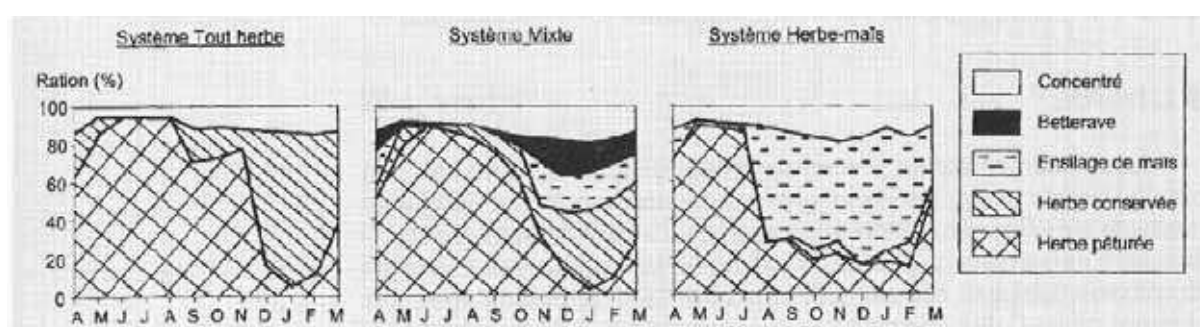


Figure 3.2-11. Composition de la ration (% MS) des vaches laitières dans les 3 principaux systèmes de production du CEDAPA (Journet, 2003).

Dans ces systèmes, afin d'accroître l'autonomie des exploitations et leur durabilité, les assolements sont caractérisés par l'accroissement de la part de prairies (80% d'associations) et d'herbe pâturée, la réduction de la place du maïs, de la fertilisation azotée et de la complémentation. La diversité des choix des éleveurs porte sur de nombreux éléments de leurs systèmes de production : type de conduite de l'herbe, modes de conservation du fourrage, durée du pâturage, niveau et nature de la complémentation, choix des espèces fourragères, etc. Cette diversité des pratiques se traduit par une diversité des résultats techniques mesurée par la productivité par vache (la production de lait par vache varie dans un rapport de 1 à 1,25) ou la productivité par ha de Surface Fourragère Principale (la production de lait par ha de SFP varie dans un rapport de 1 à 1,7).

Les résultats économiques mesurés sur ces exploitations montrent que les choix effectués sont économiquement viables (tableau 3.2-11), avec une marge brute supérieure à celles de la moyenne des exploitations laitières des Côtes d'Armor. Des résultats similaires ont été publiés par Deborde, (2006) pour une exploitation normande dans un contexte pédoclimatique très similaire

Tableau 3.2-11. Résultats économiques obtenus par les adhérents du CEDAPA (1993 et 1997), comparés à la moyenne des éleveurs de Côte d'Armor en 1997.

	CEDAPA		Côtes d'Armor
	1993	1997	1997
Charges opérationnelles (€/ha SFP ^a)	236	153	320
Marge Brute (€/ha SFP)	1720	1522	1629
Fourrages (centimes d'€/l de lait)	2.58	2.43	3.5
Concentrés (centimes d'€/l de lait)	3.96	2.43	4.1
Marge Brute /ha SFP (k€)	1.57	1,75	1.48
Marge Brute/Produit Brut (%)	64	71	64

^aSFP =
Surface
Fourragère
Principale

Dans les systèmes d'élevage à viande, des études économiques comparant les revenus d'éleveurs conventionnels (EC) et convertis à l'agriculture biologique (EAB) (Benoît & Veyssset, 2003; Laignel & Benoît, 2004) font ressortir que, sans garantie du niveau de plus-value des agneaux vendus en AB, il importe que l'éleveur optimise son système en maximisant la productivité numérique et en minimisant les charges d'alimentation, sachant qu'il peut espérer, au mieux, des résultats économiques comparables aux conventionnels à niveau d'aides identique. Les auteurs de cette étude menées sur des élevages du Massif Central posent donc la question suivante : si le consommateur ne rémunère pas les efforts et les charges supportées par le producteur, la société, par le biais d'aides publiques, peut-elle rémunérer sur le long terme (au-delà des cinq années de conversion), les effets positifs du mode de conduite AB sur l'environnement ?

3.3. L'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production agricole : un processus dynamique et collectif

Les déterminants de l'acceptabilité des mesures en faveur de la biodiversité ont été analysés dans les sections précédentes du chapitre. Il a en été montré la diversité des facteurs économiques, techniques et sociaux à l'échelle du système de l'exploitation agricole. **Une autre dimension, essentielle, est que ces déterminants ne sont pas des paramètres fixés.** Il s'agit de facteurs bougeant dans le temps et ce parfois très rapidement. En d'autres termes, la façon dont une politique publique est conçue, puis est portée sur le terrain auprès des agriculteurs a des conséquences non seulement sur la façon dont elle est socialement accueillie, mais parfois aussi sur les difficultés techniques que peuvent poser sa mise en œuvre. Par exemple, un groupe d'agriculteurs travaillant collectivement peut imaginer une solution technique permettant de lever certaines contraintes à la mise en œuvre de telle ou telle pratique. Par rapport aux objectifs de cette expertise, il est donc important de mettre dans une perspective dynamique les facteurs d'acceptabilité présentés dans le chapitre précédent.

Il s'agit, dans cette section, de considérer l'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production agricole, comme un processus de développement. Ceci suppose de s'intéresser aux démarches qui sont utilisées pour la mise en œuvre d'une mesure en faveur de la préservation de la biodiversité. Elles sont de différentes natures. Il faut tout d'abord distinguer les mesures à engagement volontaire de celles qui sont obligatoires. Et même si la France a fait le choix, en particulier dans Natura 2000, de privilégier une logique contractuelle volontaire il n'est pas inintéressant de regarder les différences de traitement que font les agriculteurs aux mesures en faveur de la biodiversité selon qu'elles soient obligatoires, comme les jachères, ou facultatives. Les démarches d'accompagnement prennent aussi différentes formes. Certaines s'appuient plutôt sur un contact individuel, direct ou indirect par écrit auprès des agriculteurs. D'autres ont recours à des démarches collectives, s'appuyant sur des réunions d'information ou de débat. Bien entendu ces deux formes peuvent être associées, ce qui est d'ailleurs la situation la plus fréquente. Nous avons choisi de les discuter globalement, mais du fait de l'importance accordée par la bibliographie (Heinz, 2002; Wiesman et al., 2005; Beuret et al., 2006) aux dynamiques collectives nous privilégierons celles-ci.

Cette section est consacrée aux démarches d'accompagnement et d'animation de la mise en œuvre des politiques en faveur de la préservation de la biodiversité. Elle s'intéresse aux questions suivantes : quelles dynamiques individuelles et sociales produisent-elles ou ne produisent-elles pas ? Comment les cahiers des charges et les techniques à mettre en œuvre sont-ils présentés aux agriculteurs ? Sont-ils discutés collectivement ? Comment évoluent-ils dans la discussion ? En quoi ces activités contribuent-elles à faire évoluer les normes sociales et professionnelles et à construire de nouveaux savoirs et savoir-faire ? En bref, il s'agit de discuter l'intérêt, les limites et la façon de négocier l'insertion de la biodiversité dans les systèmes agricoles.

Nous ne sommes plus ici seulement au niveau de l'exploitation agricole, mais aussi à celui du territoire, où se rencontrent, se confrontent acteurs agricoles et acteurs non-agricoles. Il s'agit parfois de territoires de très faible taille, pouvant ne concerner que quelques agriculteurs pour la préservation d'une espèce rare et endémique par exemple. Ce peut aussi être des territoires beaucoup plus larges dès lors qu'il s'agit de mettre en œuvre des actions dans le cadre d'un espace protégé, parc national ou parc naturel régional. La prise en compte de la biodiversité comme un facteur de différenciation ou de qualification d'un produit agricole, comme cela peut-être le cas dans le cahier des charges d'un produit d'appellation d'origine contrôlée (AOC), concerne également des territoires d'assez grande taille. Enfin, certaines questions dépassent la notion de territoire, car elles ont des dimensions plus larges, comme la prise en compte de la biodiversité par certaines agricultures (agriculture biologique mais aussi agriculture raisonnée). Nous en parlerons peu.

Cette section est organisée en trois parties :

- La première est celle des constats qui ont amené l'action publique à privilégier les démarches d'animation collective et le principe de participation pour accompagner la mise en œuvre de projets en faveur de la préservation de la biodiversité. Nous y verrons les stratégies des agriculteurs vis-à-vis des

mesures politiques : stratégies d'évitement ou d'adaptation de celles-ci à leurs objectifs propres. Le bilan n'est pas seulement pessimiste et nous y verrons aussi des agriculteurs qui vont bien au-delà de leur engagement et des espérances de l'action publique.

- La deuxième est consacrée aux facteurs de réussite des dynamiques collectives et aux changements qu'elles peuvent contribuer à susciter ou à accompagner. A partir d'exemples, nous nous intéresserons aux difficultés mais aussi aux conditions favorables qui vont permettre à des acteurs qui souvent se connaissent assez peu de parvenir à un accord : agriculteurs, gestionnaires de l'environnement, militants de la protection de la nature, élus locaux, habitants, etc. Dans ce paragraphe, nous regarderons également une autre dimension des relations entre l'agriculture et la biodiversité : sa valorisation dans les produits agricoles (produits sous signe de qualité, AOC, IGP...).

- La troisième est plus générale. Nous proposerons un modèle de représentation permettant d'envisager globalement les changements techniques et sociaux, que représente l'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production agricole. En conclusion nous nous appuierons sur ce modèle pour proposer quelques recommandations opérationnelles en matière d'animation de projets.

3.3.1. Stratégies des agriculteurs vis-à-vis des mesures de politique publique

Dès lors que l'on regarde l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture dans une dimension dynamique ce qui frappe le plus au premier abord est sans doute la capacité des agriculteurs à adapter, transformer, détourner, ou encore à ignorer les mesures politiques. On est loin d'une lecture binaire, entre adoption et rejet des mesures en faveur de la biodiversité. Plus encore, contrairement aux idées reçues, ces mobilisations imprévues de l'action publique ne vont pas systématiquement dans un sens limitant leur efficacité. En effet, le plus souvent la façon dont les agriculteurs revisitent les mesures politiques a pour conséquence une perte de leur efficacité, dans d'autres cas, ils peuvent s'en emparer pour aller plus loin que ce qui avait été prévu par l'action publique. Ainsi certains agriculteurs ont par exemple revu considérablement l'organisation technique de leur exploitation et intégré la biodiversité comme une dimension forte de leur projet d'exploitation alors que du point de vue de la contractualisation environnementale ils ne s'étaient engagés que sur quelques parcelles et souvent pour un montant modique. La bibliographie sur ces questions est abondante ; nous avons retenu trois situations contrastées pour étayer cette analyse : une en Suisse, une en Angleterre et une en France.

L'écologisation du métier d'agriculteur en Suisse

En Suisse, Valérie Miéville-Ott (2000; 2001) s'est intéressée aux réactions et aux adaptations des éleveurs jurassiens face à la nouvelle politique agricole suisse. Dans cette politique, à partir de 1999, tout paiement direct aux agriculteurs est soumis à l'obligation de fournir des prestations écologiques requises qui reprennent intégralement le cahier des charges de la production intégrée. V. Miéville-Ott s'est particulièrement intéressée à la façon dont les agriculteurs choisissaient les surfaces de compensation écologique (SCE).

Les SCE visent à préserver une certaine biodiversité ainsi qu'une certaine diversité paysagère. La palette des SCE est large et l'agriculteur peu s'engager dans des mesures plus ou moins contraignantes en matière de fertilisation, de stade de fauche et de pâture. A l'époque de son enquête, l'agriculteur devait consacrer aux SCE au moins 5% de la surface de son domaine. Sur 16 types de SCE proposées seuls quatre types sont choisis massivement. Le type de SCE le plus contractualisé est la prairie peu intensive, qui associe une rétribution financière et des contraintes modérées : fauche après le 15 juillet, pas d'azote minéral ni de purin, pâture autorisée dès le 15 septembre. De plus, s'il est constaté une évolution positive du taux de SCE (de 9% à 12% par exploitation de 1996 à 1999), il y a un transfert de types de SCE contraignants vers des types moins contraignants.

V. Miéville-Ott propose une interprétation ethnologique de ces résultats. Elle conclut que l'implémentation des SCE se fait plus selon un processus de résistance que d'adhésion. Tout d'abord, près de 90% des agriculteurs ne déclarent qu'un ou deux types de SCE sur les seize qui existent. En bons gestionnaires de leur exploitation ils essaient de simplifier au maximum les aspects administratifs

de cette contrainte. D'autre part, l'agriculteur cherche à remplir la contrainte SCE de manière à perturber le moins possible son système : il contractualise les zones peu mécanisables, les parcelles au potentiel agronomique faible (sols superficiels ou marais). Contractualiser des parcelles très productives, comme cela était visé par la politique, est un double non sens pour l'agriculteur. Non sens agronomique tout d'abord, mais également hérésie symbolique. Les bonnes parcelles ont un statut patrimonial particulier : *"les bonnes terres sont encore imprégnées de la sueur des ancêtres. Dès lors, les extensifier reviendrait à nier le travail séculaire des anciens, à nier sa propre filiation d'éleveur"*. L'objectif de biodiversité n'entre pas dans le système de références de l'agriculteur, il n'a pas de sens pour lui.

Si V. Mieville-Ott, à partir de ses enquêtes, affirme qu'aucun agriculteur n'effectue des choix sur son exploitation en référence explicite à des valeurs écologiques, elle mentionne cependant avoir rencontré des agriculteurs plus sensibles que d'autres au discours de la protection de la nature. Ceux-ci ont intégré dans leurs pratiques des valeurs qui dépassent le cadre de référence agricole strict : ils considèrent que les espaces marginaux (pentes, zones sèches, humides, souvent plus ou moins recouvertes de buissons) ont une certaine utilité. Utilité écologique, pour les oiseaux, les belettes qui mangent les campagnols, mais aussi parfois utilité agronomique, pour le bien-être des animaux d'élevage. Enfin, on peut reconnaître une certaine beauté à ces espaces. Mais si, sur le terrain, logique agricole et logique écologique peuvent parfois se rencontrer, se pose de manière aiguë le problème du dialogue et de la négociation : ces agriculteurs ouverts à des logiques écologiques restent très peu nombreux, se sont souvent des femmes, et pour autant ils-elles ne sont pas prêts à se laisser dicter par les environnementalistes ce qu'ils doivent faire et où ils doivent le faire.

Adoption et adaptation des mesures agri-environnementales dans le Sud-est de l'Angleterre

Dans le sud-est de l'Angleterre, Nigel Walford (2002; 2003) analyse les stratégies d'adoption et d'adaptation des politiques agri-environnementales par les agriculteurs. Il s'intéresse plus particulièrement à des agriculteurs engagés dans une logique commerciale et ayant de grandes exploitations. Il situe son analyse en référence à un changement supposé de paradigme en matière de vision de l'agriculture auquel contribueraient de façon structurante les réformes de la politique agricole commune : le passage d'un paradigme productiviste à une ère post-productiviste.

Dans un premier temps, l'auteur caractérise le profil des agriculteurs s'engageant dans les mesures volontaires. Ceux-ci sont dans cette zone d'étude, les agriculteurs ayant les exploitations les plus grandes, ils sont le plus souvent propriétaires de leur foncier, plus jeunes et plus dynamiques que les non-contractants. Il confirme ainsi les conclusions de Morris et Potter (1995) qui ont également montré que les contractants sont des agriculteurs plus jeunes avec des exploitations plus grandes et en croissance. Du point de vue des motivations des contractants Walford insiste sur leur caractère pragmatique : s'il y a pour beaucoup un intérêt authentique dans la conservation et l'environnement, l'intérêt économique de la contractualisation et le fait que la mise en œuvre des mesures puissent être compatible avec la logique productive de l'agriculteur sont essentiels.

Dans un second temps Walford s'intéresse aux mesures obligatoires concernant le gel des terres. Il regarde comment les agriculteurs mobilisent la mise en jachère obligatoire de certaines parcelles comme un outil de gestion mis au service de leur logique productive. Il observe trois formes principales de mobilisation du gel des terres comme outil permettant au final d'augmenter les rendements des cultures : l'utilisation d'une jachère avant un blé pour en augmenter le rendement; le retrait de parcelles peu productives ; la jachère facilite l'application d'un herbicide sur les mauvaises herbes. Le gel des terres devient ainsi un promoteur inattendu du productivisme.

Les travaux de Walford ont certes un caractère local, mais ils illustrent trois conclusions essentielles :

- la **diversité des modes d'adaptation** des mesures agro-environnementales par les agriculteurs pour les mettre au service de leurs propres logiques au risque de les détourner des objectifs pour lesquels elles avaient été conçues par les politiques publiques ;
- les mesures obligatoires engendrent tout particulièrement des **comportements adaptatifs** des agriculteurs ayant pour effet de détourner les finalités des politiques et de promouvoir le

productivisme agricole. Au contraire les mesures volontaires peuvent contribuer à faire s'exprimer dans les pratiques agricoles des motivations conservationnistes qui autrement seraient restées latentes chez beaucoup d'agriculteurs, même si ils raisonnent leur application de façon à en minimiser les conséquences sur leurs pratiques.

- Chez les agriculteurs la référence **au paradigme productiviste reste profonde**. On ne peut pas considérer que nous sommes entrés dans une ère post-productiviste, au contraire les processus de concentration des moyens de production, d'intensification et de spécialisation des exploitations persistent. Pour beaucoup des agriculteurs de son enquête la production de biens environnementaux n'est pas considérée comme une activité respectable pour de "bons agriculteurs".

Walford insiste sur le besoin de ne pas envisager les politiques en faveur de l'environnement dans une perspective d'ajustement temporaire des comportements des agriculteurs. Le succès de ces politiques dépend du développement d'une nouvelle culture qui ne serait plus fondée seulement sur un objectif d'augmentation de la production agricole. La prise en compte d'une éthique et d'une logique environnementales par les agriculteurs suppose des transformations culturelles profondes qui permettraient de redéfinir aux yeux des agriculteurs ce qu'est un bon agriculteur (cf. la partie consacrée plus haut aux facteurs sociologiques). De ce point de vue, Walford constate le relatif échec des mesures mêmes volontaires ; si elles se traduisent par un taux important de contractualisation, en particulier chez les agriculteurs sensibilisés aux questions d'environnement, pour autant elles ne contribuent pas à l'évolution des valeurs de référence du productivisme.

L'insertion de contrats de préservation de la biodiversité dans les exploitations des Alpes du Nord françaises

Dans les Alpes du Nord, Thevenet et al. (2006) ont analysé l'insertion dans les exploitations agricoles de contrats visant la préservation de la biodiversité. Sur un échantillon de 19 exploitations, différents points de vue ont été abordés : profils sociaux et motivations des signataires, conduite technique de l'exploitation, organisation du travail.

Tout d'abord, les signataires ne sont pas n'importe quels agriculteurs : ils ont tous des contacts nombreux en dehors de leur exploitation. Certains ont eu des expériences antérieures hors de l'agriculture, d'autres sont fortement insérés aux plans local ou professionnel, d'autres encore exercent des activités les mettant en contact avec des non agriculteurs (vente directe, agritourisme, pluriactivité...). Ceci explique peut-être une sensibilité plus forte, une réceptivité aux attentes, notamment environnementales, portées par les autres acteurs de la société. La plupart de ces signataires affichent d'abord une motivation financière, mais celle-ci est très fréquemment associée à des motivations d'un autre ordre : le contrat est le signe d'une reconnaissance de leur travail d'entretien et de préservation de l'espace.

En matière d'organisation technique, les agriculteurs signataires adoptent parfois d'importants changements dans la façon de conduire leur exploitation. Allant au-delà de la seule mise en œuvre d'un contrat sur une parcelle, souvent ils internalisent ce contrat dans un projet d'exploitation plus global associant dimensions économique, technique, sociale mais aussi environnementale. Ainsi beaucoup d'agriculteurs ne s'engagent pas que sur des parcelles marginales, de petite taille et de qualité médiocre. Dans la majorité des situations, les surfaces concernées représentent 5 à 15% de la surface de fauche ou de pâture. Ceci se traduit souvent par des changements importants dans les modes d'utilisation de ces parcelles et parfois dans l'organisation de l'ensemble du système fourrager : des parcelles passent de fauche à pâture, ou l'inverse, d'autres destinées à la production de foin pour les vaches laitières sont récoltées aujourd'hui pour les génisses, il peut y avoir prise en pension de brebis pour augmenter la pression de pâture sur des zones débroussaillées...

Dans des cas rares l'agriculteur reste extérieur à ce contrat : il ne reconnaît pas la légitimité de sa finalité, considère le cahier des charges comme inadapté aux objectifs ou encore est confronté à des difficultés importantes de mise en œuvre technique. Enfin, dans la grande majorité des situations (13 sur 19), les agriculteurs ont intégré le contrat dans une nouvelle cohérence d'exploitation et lui ont donné du sens par rapport à leur métier : intégré dans le système d'exploitation (tant au niveau des

pratiques que de l'organisation du travail), aboutissant parfois à des réaménagements avantageux, le contrat donne un sens nouveau au métier, une légitimité supplémentaire et s'inscrit ainsi dans l'éthique professionnelle de l'agriculteur. *De ce qui est présenté comme une contrainte, la majorité des exploitants enquêtés en ont ainsi fait un atout.*

Les agriculteurs acteurs des politiques publiques en faveur de la biodiversité

Que retenir de ces différents exemples si ce n'est que, dans leur exploitation, les agriculteurs sont acteurs de la mise en œuvre des politiques publiques en faveur de la biodiversité et qu'ils n'en sont pas seulement des exécutants. En s'appuyant sur les travaux d'Akrich (1998) sur l'innovation technique, nous pouvons distinguer, à partir de ces exemples, différentes formes d'intervention des agriculteurs sur les dispositifs de l'action publique lorsqu'ils les mettent en œuvre dans leur exploitation :

- **l'élargissement de ses finalités**, lorsque comme dans les Alpes du Nord, les agriculteurs dépassent les objectifs du contrat à l'échelle d'une ou de quelques parcelles de leur exploitation pour raisonner la question de la biodiversité dans la globalité de leur projet d'exploitation ;
- **le détournement** lorsque les mesures agri-environnementales sont utilisées à une autre fin que celle prévue par l'action publique comme cela est le cas pour la jachère dans le Sud-est de l'Angleterre ;
- **l'adaptation** qui se traduit par une insertion des mesures agri-environnementales en modifiant le moins possible l'organisation de l'exploitation agricole. Ceci se traduit souvent par une minoration des impacts du dispositif d'action publique. C'est aussi une façon pour ces agriculteurs de lui donner un sens par rapport à leur métier sans changement de leur éthique professionnelle. Ce comportement, observé dans les exemples Suisses et Anglais mais aussi français, est très fréquent.

Les agriculteurs cherchent donc fréquemment soit à minimiser les conséquences des mesures en faveur de la biodiversité sur leur exploitation soit à les mobiliser au service de leurs propres objectifs. En faisant ainsi, ils les réinvestissent d'objectifs, leur donnent un sens, une rationalité. Dans tous les cas, les auteurs de ces trois exemples et bien d'autres (Yliskyla-Peuralahti, 2003; Herzon & Mikk, 2007; Henle et al., 2008) font le constat que des modifications durables des pratiques agricoles ne sont pas envisageables sans qu'elles soient accompagnées de changements dans le système de valeur des agriculteurs. En d'autres termes, **l'enjeu est de passer d'une pression sociale sur les agriculteurs à une conscience environnementale des agriculteurs** (Michel-Guillou & Moser, 2006). Pour les uns cela passe par une sensibilisation des agriculteurs aux questions d'environnement et de biodiversité en s'appuyant sur des actions de communication et de formation. Pour les autres, il s'agit de s'engager dans la concertation, les apprentissages mutuels et la participation (Heinz, 2002; Wiesman et al., 2005). En un mot tous en appellent au débat public, ou au principe de participation comme "golden key" du changement social et technique en faveur de la biodiversité.

3.3.2. Les formes du débat public et les dynamiques collectives

Cette partie est consacrée aux modalités et aux facteurs de réussite des dynamiques collectives et aux changements qu'elles peuvent contribuer à susciter ou à accompagner. Nous nous intéresserons aux difficultés mais aussi aux conditions favorables qui vont permettre à des acteurs qui souvent se connaissent assez peu de parvenir à un accord : agriculteurs, gestionnaires de l'environnement, militants de la protection de la nature, et parfois aussi bien d'autres acteurs. Dans cette partie, nous approfondirons également une dimension des relations entre l'agriculture et la biodiversité déjà brièvement évoquée plus haut dans la partie consacrée aux facteurs économiques : sa valorisation dans les produits agricoles (produits sous signe de qualité, AOC, IGP - indication géographique protégée -...). Dans une nature de moins en moins naturelle, créée et gérée par l'homme, nous verrons l'importance des savoirs dans la mise en œuvre de pratiques favorables à la préservation de la biodiversité : savoirs scientifiques bien entendu, mais aussi savoirs empiriques des agriculteurs.

Différentes conceptions du débat public

Si beaucoup d'institutions et d'acteurs en appellent au débat pour discuter des choix à faire en matière d'environnement et d'aménagement, un grand flou entoure les notions de participation du public et de concertation. On retrouve ce flou sur ce que doit être un débat public à différents niveaux : du plus global par exemple pour les OGM, à des niveaux plus locaux lorsqu'il s'agit de faire travailler ensemble des usagers et des gestionnaires de l'environnement. En s'appuyant en particulier sur les travaux de Callon et al. (2001), Barthe (2005) distingue deux grandes conceptions du débat public :

- **Le débat public comme outil pédagogique.** Il s'agit ici d'informer et d'expliquer une vérité considérée comme connue. Les justifications qui accompagnent la mise en œuvre de tels débats se réfèrent aux notions d'information, de vulgarisation, de communication. Il s'agit de convaincre en expliquant.
- **Le débat public comme moyen d'élaborer une solution.** Il ne s'agit plus ici de diffuser une technique, un cahier des charges, mais de mettre à plat et de confronter les différents points de vue, intérêts et contraintes des différents acteurs. Le débat est un outil d'exploration de différents scénarios pour articuler les logiques des parties prenantes.

Y. Barthe considère que le premier type de débat crée souvent des désillusions pour les groupes concernés par un projet technique, comme le sont les agriculteurs à qui on demande de modifier leurs pratiques pour la biodiversité. Le dialogue n'intervient souvent que lorsque tout est déjà bien ficelé. A partir de présentations centrées sur le travail d'experts la discussion se limite souvent à un jeu de questions et de réponses. Il n'y a plus grand-chose à discuter et encore moins d'alternatives à imaginer. En s'appuyant sur des exemples très globaux comme les OGM et l'enfouissement des déchets nucléaires, Y. Barthes fait le constat que les responsables politiques considèrent toujours le débat comme un outil pédagogique et qu'ils restent sourds à une conception alternative de la discussion des choix technologiques. Il en conclut que dans ces conditions le débat public risque de produire davantage de conflits qu'il ne permettra d'en résoudre.

La concertation se laisse peu enfermer dans les procédures

Dans un registre très proche, Beuret et al. (2006) partent du principe que la gestion des biens environnementaux soumis à des usages concurrents exige une concertation associant usagers et gestionnaires. Ils définissent la concertation comme *"un processus de construction collective de questions, de visions, d'objectifs et de projets communs relatifs à un objet"*. La concertation *"crée des références communes qui rendent possibles l'action et la décision collectives"*. La concertation se distingue bien de la consultation qui n'offre aucune garantie quant à l'ouverture d'un dialogue entre les acteurs et de la négociation qui vise à décider sans obligatoirement comprendre l'autre.

Les auteurs montrent en s'appuyant sur des exemples concernant la qualité de l'eau en Bretagne que les itinéraires de la concertation sont complexes. Ils ont une dynamique spécifique et ne se limitent pas aux cadres des procédures de l'action publique. La concertation se déplace, se situe dans d'autres scènes que celles initialement prévues, mobilise progressivement de nouveaux acteurs. Ainsi, en Bretagne dans le Ria d'Etel, la qualité de l'eau et les pollutions d'origine agricole sont l'objet de conflit entre agriculteurs et ostréiculteurs. Un premier espace de concertation se forme entre leaders agricoles et ostréicoles. Ce réseau de participants s'élargit avec la mise en place de mesures agri-environnementales, d'opérations de communications, puis d'un projet de Contrat territorial d'exploitation collectif ; d'autres acteurs apparaissent et des ramifications de la concertation apparaissent : vers d'autres agriculteurs ; vers les collectivités locales et les élus. Si un espace central de la concertation existe bien, d'autres scènes co-existent de façon moins formelle dans des lieux divers. Les accords qui se sont progressivement construits ne peuvent pas se comprendre sans référence à la complexité de cet itinéraire de concertation. Ceci revient à mettre en cause une approche de la concertation comme un processus que l'on peut prévoir, unifier et délimiter à priori en termes de thèmes, d'instances et de participants. Il s'agit plutôt pour l'animateur d'accompagner la concertation là où elle se produit plutôt que d'imposer un cadre rigide dans lequel la conduire.

Accompagner la concertation est donc une activité complexe, exigeante et il est légitime de se poser la question de l'intérêt de la concertation. Pour Beuret et al. (2006) qui s'appuient très largement sur les concepts de la sociologie de l'innovation (Callon, 1986; Callon, 1991; Amblard et al., 1996), la concertation permet d'établir des liens, de faire la traduction entre des enjeux sans commune mesure comme le sont : la biodiversité et les espèces patrimoniales des environnementalistes d'une part, les objectifs techniques et économiques des agriculteurs mais aussi leur attachement esthétique et culturel à tel animal ou à telle fleur d'autre part. C'est à partir de ces équivalences qu'il est ensuite possible de s'engager dans l'action collective en faveur de la biodiversité. Les exemples qui suivent permettent de discuter plus en détail cette question.

Dynamiques collectives et concertations locales

Les dynamiques collectives d'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production renvoient en particulier au niveau local. Les scènes sont celles de groupes et de réseaux d'acteurs qui se constituent progressivement pour mettre en œuvre une politique publique, et/ou pour gérer en commun un bien environnemental. Nous en présentons trois exemples à partir desquels il est possible de discuter de la valeur productive et des limites de la concertation. :

- Le premier a pour objet la protection de l'outarde canepetière en plaine céréalière intensive (Bretagnolle, 2004; Bretagnolle & Houte, 2005; Bretagnolle, 2006) ,
- Le second s'intéresse à la protection de la biodiversité et à la gestion pastorale d'un alpage (Fleury et al., 2003),
- Le troisième concerne l'analyse comparée de différents modes de concertation pour définir des règles de gestion de marais (Candau & Ruault, 2002).

Protection de l'outarde canepetière en plaine céréalière intensive

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche sur le maintien de surfaces pérennes de prairie en plaine céréalière de façon à assurer la protection de la biodiversité, en particulier d'un oiseau en danger, l'outarde canepetière. Les prairies assurent des ressources alimentaires indispensables à l'outarde. Un des objectifs de ce projet de recherche a été d'évaluer comment les mesures agri-environnementales permettent d'augmenter les superficies en prairies tout en optimisant leur distribution et leur conduite culturale. Il s'agissait en particulier d'évaluer la réceptivité des agriculteurs à l'idée de conserver une partie de l'exploitation en surface pérenne, et de tester divers moyens de mise en pratique, comme les jachères PAC et les CTE/CAD. Ont également été évalués la vision des agriculteurs sur ces milieux et plus généralement, sur les enjeux de biodiversité.

Les principaux résultats de ces enquêtes auprès des agriculteurs montrent que ceux-ci s'engagent dans des contrats agri-environnementaux pour des raisons à la fois environnementales (sensibilité au fait que l'outarde est une espèce de plus en plus rare) et économiques (augmenter le revenu). Les agriculteurs sont souvent satisfaits d'avoir pris cet engagement, et ils estiment que la publicité faite autour de ces mesures est insuffisante, ce qui selon eux explique pourquoi ces contrats sont dans l'ensemble souscrits par peu d'agriculteurs et sur des surfaces modestes. Nous sommes ici dans une situation où les mesures agro-environnementales présentent globalement des cahiers des charges adaptés et efficaces, où les agriculteurs sont motivés pour y souscrire, et ces mesures bénéficient du soutien de la profession agricole.

Cependant le dispositif est à l'échelle de l'exploitation, il n'y a pas ou il y a peu d'animation territoriale. Celle-ci a été principalement le fait du CNRS de Chizé engagé dans le programme de recherche et de la LPO (Ligue de Protection des Oiseaux) sur leurs fonds propres. Ils ont réussi à intéresser des agriculteurs, des représentants de la profession agricole, des habitants, ainsi que d'autres chercheurs à leur projet. Ils ont aussi cherché à adapter leur projet aux logiques et contraintes des agriculteurs. Une enquête s'est en particulier intéressée aux points de vue des agriculteurs sur la faisabilité de contrats collectifs associant plusieurs exploitations. Au final, un petit réseau se crée progressivement autour de l'outarde et du CNRS de Chizé. Mais les moyens d'animation, de communication, de mise en réseau d'acteurs font cruellement défaut. Avec l'instabilité des politiques

en faveur de l'environnement (le CTE, puis le CAD ont été abrogés), c'est le principal frein à la mise en œuvre des contrats et les surfaces contractualisées restent faibles (environ 1500ha dans le centre-ouest en 2005).

Cet exemple illustre bien que mesures agri-environnementales adaptées et existence d'une sensibilité des agriculteurs ne suffisent pas pour assurer l'insertion dans l'agriculture de préoccupations liées à la biodiversité : il faut aussi des démarches d'animation collective. Animation certes pour faire connaître, mais aussi animation qui ne peut pas se réduire à une approche descendante et diffusionniste. Elle est plus à envisager comme la constitution progressive d'un réseau, dans lequel les termes du problème, comme ses solutions, ne sont pas figées mais bougent au fur et à mesure de la production de connaissances nouvelles et de l'arrivée de nouveaux acteurs.

Gestion pastorale d'un alpage, trèfle des rochers et tétras-lyre

Cette étude de cas, même si elle implique peu d'acteurs, est très illustrative des déplacements d'objectifs et des choix qui sont en débat dans un projet de gestion de la biodiversité impliquant l'agriculture. Ce cas concerne l'élaboration et la mise en œuvre d'un plan de gestion ayant pour objectif d'associer l'utilisation pastorale d'un alpage, la protection du tétras-lyre (oiseau gallinacé, emblématique de la montagne, les effectifs de ses populations sont en diminution) et du trèfle des rochers (*Trifolium saxatile*, espèce prioritaire inscrite sur le livre rouge de la flore menacée de France). Cet alpage situé dans une réserve naturelle est utilisé par un couple d'éleveurs du 15 juin à fin septembre, avec un troupeau de deux cents brebis.

Le trèfle des rochers pousse sur les moraines de la partie supérieure de l'alpage, entre 2200 et 2500 mètres d'altitude. Les gestionnaires de la réserve et du parc national voisin craignaient que le piétinement des moutons ait des conséquences néfastes en déchaussant les touffes. Pour éviter une fragilisation des stations de trèfle ils souhaitaient empêcher tout contact entre la plante et le troupeau. Se faisant les porte-parole (Callon, 1986) du trèfle des rochers, ils ont rencontré les éleveurs. Ceux-ci ayant accepté de discuter, la négociation leur a permis de reconsidérer leur plan de pâturage et d'en concevoir un nouveau qui, tout en assurant la protection des stations de trèfle, est mieux adapté à l'engraissement de leurs agneaux que ne l'était l'ancien. Le projet (qui a été financé) est le fruit de débats très pragmatiques au sujet des différentes alternatives dans la conduite du pâturage, et de leurs conséquences prévisibles à la fois sur l'utilisation pastorale de l'alpage et sur le trèfle et le tétras-lyre. Pour chaque solution envisageable, ont été prises en compte, du point de vue des éleveurs, la conduite du pâturage, la charge en travail supplémentaire, les compensations financières, mais aussi les relations avec leurs "collègues", plutôt hostiles à la présence de la réserve naturelle. Tout en se préoccupant de l'insertion des projets dans le plan de gestion de la réserve, les gestionnaires ont pris en considération le coût de l'opération, leur désir de réaliser un exemple de co-gestion, celui d'améliorer leurs relations avec des "gens du lieu". Chacun semble avoir pris au sérieux les aspirations de l'autre et les contraintes qui pèsent sur lui.

Ce plan de gestion qui, tout en assurant que les moutons n'iront plus désormais "jouer les estivants" dans les moraines au risque de déchausser les trèfles, correspond aux aspirations des éleveurs. Ceux-ci ont construit, avec les gestionnaires de la réserve et du parc, un système qui améliore la conduite du troupeau tout au long de la saison dans les différents quartiers de l'alpage et permet aussi d'éviter la divagation des bêtes dans le trèfle et, pour la préservation du tétras-lyre, de limiter l'enrichissement. Les éleveurs ont saisi l'occasion de cette négociation pour pérenniser le pastoralisme dans un alpage auquel ils sont sentimentalement attachés et qui appartient au patrimoine local. Chaque partenaire a pris en considération dans sa propre rationalité les problèmes de l'autre. Le couple d'éleveurs reconnaît que la protection du trèfle et des tétras présente un intérêt, même si ce n'est pour eux qu'un "petit plus". Quant aux gestionnaires ils admettent que l'un de leurs principaux soucis concernant la réserve est désormais de prendre en compte les difficultés de gestion pastorale des alpages.

Il y a donc eu accord. Mais il est resté un point sur lequel le débat n'a pas été tranché. Ce fut même une condition de la construction du compromis. Au début de la négociation, les alpagistes se sont aussi posés en porte-parole du trèfle des rochers. Selon eux, le trèfle, loin d'être pénalisé par le piétinement des ovins, serait, au contraire, aidé par leur fumure car vivant dans un milieu très pauvre. On avait

donc là deux conceptions de ce qui convient au trèfle, entre deux porte-parole, susceptibles de revendiquer chacun une certaine légitimité. Mais, elles ne sont pas entrées en conflit : chacun a préféré considérer que ce qu'il pensait être bénéfique au trèfle n'était qu'une hypothèse. Il a donc été décidé de suspendre la controverse sur les causes de fragilisation du trèfle et de mettre en place un suivi de ses effectifs. Ainsi, dans les prochaines années les comptages de trèfle permettront de trancher la controverse suspendue, et de peser directement dans les décisions ultérieures.

Enfin, si l'on se place sous l'angle de la biodiversité, ce projet montre qu'il a été possible de concilier la protection de deux formes de biodiversité : celle reconnue et faisant l'objet de mesures de protection réglementaire, le tétras-lyre et le trèfle des rochers d'une part et la diversité des pelouses qui permet à l'agriculteur d'organiser son circuit de pâturage tout au long de la saison d'alpage d'autre part.

Différents modes de concertation pour définir des règles de gestion des marais

Candau et Ruault (2002) présentent deux dispositifs de concertation qui ont été mis en place à partir des années quatre-vingt dix pour définir de nouvelles règles de gestion des marais en Charente-Maritime. Il s'agissait de construire, par la concertation, un cahier des charges, définissant des normes précises d'action, conformes à la fois à des objectifs de protection et de production. Pour arriver à élaborer un cahier des charges de ce type deux questions sont à résoudre : comment faire techniquement et qui est légitime pour participer à son élaboration. Bien entendu, de qui participe à la discussion va dépendre le cahier des charges, mais les auteurs émettent également l'hypothèse, qu'elles vérifient ensuite, que le produit des discussions entre acteurs dépend non seulement des acteurs en présence mais également des conditions dans lequel les discussions ont lieu. De 1991 à 2000, des réunions ont été organisées dans deux cadres différents. Un dispositif de concertation a été organisé à l'échelle départementale, la majorité des acteurs institutionnels concernés par la gestion des marais y ont participé. Au niveau local des agriculteurs se sont réunis entre eux, puis ont organisé des rencontres avec la LPO et l'INRA. Ces deux dispositifs renvoyaient à des acteurs et à des modes de discussion différents. Ils ont produit des résultats différents.

Le dispositif institutionnel, dont la mission est d'élaborer le cahier des charges, commence par des discussions plus stratégiques que techniques : il n'y a pas de proposition précise en termes de gestion et de pratiques à mettre en œuvre, on y discute beaucoup de l'approche à retenir en matière d'analyse du fonctionnement des marais et sur la place à donner à chacun. Dans les dernières réunions les objectifs du projet évoluent, à l'optimum écologique prôné par la LPO vient s'ajouter le besoin de prendre en compte "*les conséquences techniques et économiques*" des changements envisagés et "*la participation des agriculteurs dans la démarche*". Cet élargissement des objectifs se traduit par un nouvel équilibre dans les positions des institutions. Finalement ce comité de concertation conçu pour un avoir un rôle technique a eu un rôle stratégique et politique en légitimant des relations de collaboration jusque-là difficiles. Au niveau local, les réunions avaient pour objectif d'aider les agriculteurs à formuler les problèmes que risquait de poser la protection des marais. Il s'agissait aussi de faire des propositions et de s'organiser pour les négocier. Pour les agriculteurs qui se réunissent il s'agit de s'organiser, d'avoir des idées concrètes et surtout d'arriver à être entendu dans les instances de gestion du marais. Mais les discussions des agriculteurs, malgré cet objectif très stratégique ont été à dominante technique et pratique. En cherchant à être reconnu comme acteur "*incontournable et compétent*" ils ont contribué à la formulation d'un corpus techniques sur les différentes façons de conduire l'élevage et de gérer les parcelles de marais. Les résultats des deux dispositifs ont été complémentaires dans la définition de nouvelles règles d'action. A partir de cette analyse les auteurs concluent qu'en matière d'environnement et de biodiversité en particulier : "*l'élaboration de nouvelles règles d'action exige la définition de normes techniques, processus qui relève du débat pratique, mais aussi la définition de nouvelles normes de collaboration qui offre un cadre légitime à un tel débat et garantisse la mise en œuvre de pratiques nouvelles*". Enfin, l'analyse de deux dispositifs autour d'un même problème a montré leur caractère évolutif et la difficulté de prévoir leurs productions tant stratégiques que techniques. Comme Beuret et al (2006), les auteurs concluent à l'impossibilité d'enfermer la concertation et la production de règles d'action techniques pour la gestion de l'environnement dans des démarches types aux étapes et aux modalités déterminées à l'avance.

La préservation et la valorisation de la biodiversité par les produits sous indication géographique

Les produits sous indication géographique (IG) (AOC, IGP, etc.) sont considérés comme liés au territoire à plusieurs titres : par des conditions de production faisant référence à un lieu et des savoir-faire spécifiques, par des acteurs du "terroir" qui les produisent et les vendent et par une désignation faisant référence à une origine géographique (Berard & al., 2000 ; Sylvander & al., 2000 ; Casabianca, Sylvander & al., 2005). En référence à ce lien au lieu, les IG, ou certaines d'entre elles, peuvent être considérées comme participant au maintien de la biodiversité (sauvage et/ou domestique) (Bérard & Marchenay, 2004). Les justifications les plus fréquentes s'appuient sur le cahier des charges des IG, et relèvent en particulier les mentions concernant l'utilisation de races locales, les limitations en matière d'intrants (fertilisation, alimentation des animaux). Ceci ne signifie pas que les IG, dans leur ensemble, présentent un intérêt en matière de préservation de la biodiversité, comme de contribution au développement durable. La question des relations entre IG et biodiversité reste encore largement à documenter. Elle est actuellement l'objet d'un travail important dans un projet de recherche, intitulé "Promotion du Développement Durable par les Indications Géographiques" (PRODDIG). Il est réalisé dans le cadre du programme fédérateur "Agriculture et développement durable" porté par divers organismes dont l'INRA, le Cemagref et le CIRAD.

Malgré cette absence de vision générale, l'état actuel des connaissances permet néanmoins de discuter des interrelations entre IG et biodiversité, en particulier en ce qui concerne les fromages AOC (appellation d'origine contrôlée) qui ont fait l'objet de travaux plus nombreux (Bérard & Marchenay, 2004). L'exemple de certaines AOC fromagères montre comment les IG peuvent contribuer à l'insertion de la biodiversité comme facteur de production de l'agriculture (Fleury, 2005). Cette mobilisation de la biodiversité par l'agriculture se retrouve à trois niveaux : les prairies, les animaux et les microorganismes.

Tout d'abord, les prairies constituent la ressource de base de la production laitière et fromagère.

De nombreux fromages AOC, sont fondés sur des systèmes encore peu intensifs ou même extensifs. L'utilisation de prairies permanentes, par opposition aux prairies temporaires et aux cultures fourragères reste très importante dans de nombreuses AOC fromagères, en particulier en montagne : Beaufort, Comté, Munster, Abondance, Reblochon, etc. Il existe, dans ces secteurs, toute une gamme de composition floristique des prairies permanentes : les plus intensifiées ont une faible diversité floristique (de 10 à 20 espèces par parcelle), les prairies peu ou non fertilisées présentent au contraire une forte diversité et on y rencontre souvent plus de 40 espèces (Fleury, 1996). La diversité de la végétation est reconnue par les éleveurs comme un facteur de qualité. Ils évoquent des conséquences variées sur l'appétence de l'herbe et du foin, sur la souplesse d'utilisation (une prairie diversifiée produit un foin qui "pousse moins vite" et qui peut se récolter plus tardivement) et sur le goût des fromages. Des travaux de recherche ont mis en évidence les relations entre diversité floristique des prairies, diversité microbienne des laits et caractéristiques sensorielles des fromages (Bugaud, 2001; Bugaud et al., 2002). Enfin, les paysages sont également modelés et entretenus par les activités d'élevage et les pratiques d'utilisation et d'entretien des espaces agricoles. Ainsi, la diversité biologique des prairies dans les systèmes fromagers repose fondamentalement sur la diversité des pratiques agricoles et sur les savoirs et les savoir-faire des agriculteurs qui adaptent leurs pratiques aux conditions de milieu et à la végétation (Larrère & Fleury, 2004; Fleury, 2005).

Les animaux. Les races locales prennent de plus en plus d'importance dans les AOC fromagères : elles sont de plus en plus spécifiées dans le cahier des charges présentant les conditions de production. Les races locales sont un patrimoine génétique et culturel auquel les éleveurs sont particulièrement attachés. La spécification d'une race dans le cahier des charges d'une AOC permet de contribuer au maintien de races locales ayant souvent un niveau de production moyen. De plus ces races, souvent de plus petit format rustiques, sont capables de résister à une sous-alimentation temporaire et de valoriser des aliments plus grossiers que les animaux hautement productifs. Elles permettent ainsi une valorisation maximale des ressources fourragères locales.

Les microorganismes. Dans le cas d'une fabrication on trouve dans les fromages et les fromageries une grande diversité de microorganismes, flore bactérienne, champignons, moisissures et autres

levures. Ces microorganismes sont des auxiliaires indispensables de la transformation fromagère. Reconstituer des écosystèmes microbiens spécifiques devient un souci de plus en plus présent dans certaines AOC fromagères. Ainsi, dans la fabrication du fromage de beaufort, l'utilisation de méthodes particulières de culture, permet de s'affranchir des ferments du commerce, et de s'appuyer sur la diversité microbienne des fromageries (Hauwuy et al., 2005).

Biodiversité, pratiques et savoirs

Derrière la diversité biologique, des végétaux, des animaux et des micro-organismes, sur laquelle repose les AOC, très vite apparaît la diversité des pratiques et des savoir-faire dans l'utilisation des prairies, dans la conduite de l'élevage et enfin dans la transformation du lait en fromage. C'est la diversité des pratiques et des savoir-faire qui crée, entretient et gère la diversité biologique. En agriculture, séparer la diversité biologique de la diversité des pratiques et des savoirs n'a pas de sens. Ainsi, Marchenay (2005) considère qu'il n'est pas possible de conserver la diversité des ressources animales, végétales, ou microbiennes sans conserver vivant les savoirs et les pratiques locales. La valorisation d'un patrimoine génétique local dans une IG peut ainsi constituer une troisième voie de préservation de la biodiversité complémentaire aux voies de la conservation *ex-situ* et *in-situ*. La voie des IG offre ainsi une perspective intéressante de maintien dans leur lieu des ressources biologiques, des savoir-faire et des pratiques qui y sont associées.

Atouts et limites des indications géographiques

Les perspectives ouvertes par la notion d'IG paraissent très intéressantes à mobiliser dans une perspective d'insertion de la biodiversité dans l'agriculture. Pour autant il est important d'avoir un regard sur les difficultés et les inquiétudes vis-à-vis des démarches actuelles.

Tout d'abord, la biodiversité utile à l'agriculture, celle qui est gérable dans une démarche IG, n'est pas toute la biodiversité. La question de la préservation de formes de biodiversité, comme les espèces rares ou comme certains habitats à forte valeur biologique (zones humides ou sèches) reste entière. Il n'y a pas de raison à priori que trouver un accord sur la préservation de certaines espèces protégées, sans parler du loup, soit plus facile dans une agriculture sous IG que dans une agriculture classique.

Ensuite, certaines évolutions récentes d'agricultures AOC, même dans celles qui sont les plus emblématiques d'un lien fort entre le produit et son terroir ne sont pas sans inquiéter les environnementalistes comme les responsables professionnels agricoles. Par exemple, l'agriculture du Beaufort, dont le cahier des charges de l'AOC est très strict pour permettre au mieux la valorisation des ressources locales et limiter l'intensification (le niveau de production des vaches laitières est limitée à 5000 kg/vache, l'utilisation d'aliments extérieurs à la zone est très fortement limité) subit aujourd'hui des changements importants. La recherche de l'amélioration de la ration de base a entraîné une perte de diversité floristique dans les prairies destinées à l'alimentation des vaches laitières. A l'échelle de l'exploitation, du fait de la diminution de leur nombre et de l'augmentation de leur taille, il y a eu une augmentation des contraintes et des difficultés de travail. Ceci s'est traduit par une utilisation hétérogène de l'espace, avec en particulier, une sur-utilisation des surfaces plates et une sous utilisation des surfaces en pentes. Conscientes des risques que ces évolutions peuvent poser à long terme, les responsables du Beaufort cherchent à les maîtriser.

Ainsi, lors de la mise en place des Contrats Territoriaux d'Exploitation (CTE) de la loi d'orientation agricole de 1999, le Syndicat de Défense du Beaufort s'est fortement investi pour la création d'un CTE Collectif Beaufort. Pour les acteurs de la filière, ce dispositif représentait une opportunité pour faire reconnaître la gestion de l'environnement et l'entretien de l'espace comme une fonction de l'agriculture. Le CTE était vu, comme un outil complémentaire à celui de l'AOC pour gérer l'avenir de l'agriculture en lui donnant une finalité territoriale et environnementale. Donner corps à une telle volonté n'est pas simple. Ceci suppose de travailler avec d'autres acteurs et institutions, à développer d'autres réseaux, à prendre en compte d'autres attentes. Cette dynamique a subi l'arrêt des CTE et les difficultés de l'agri-environnement en France. Elle s'est poursuivie localement dans des partenariats avec des communes, des intercommunalités et des gestionnaires de l'environnement. L'attente vis-à-vis des nouvelles mesures agri-environnementales, actuellement en cours de lancement, reste forte.

Enfin, dans une IG, resserrer les liens entre la biodiversité et le produit, c'est bien souvent demander des contraintes plus fortes : limitation de recours aux aliments extérieurs, utilisation de races locales moins productives, etc. Aujourd'hui, la conjoncture économique et les perspectives politiques rendent les décisions plus difficiles. Le contexte peu favorable du marché des fromages et la libéralisation en cours de la politique agricole commune accentuent la concurrence sur l'ensemble du marché laitier. La rémunération des producteurs tend à stagner voire à diminuer après deux décennies de croissance presque continue (Delattre et al., 2005). Depuis début 2007, la hausse du prix de base du lait se traduit par une diminution du différentiel de prix entre ce lait de base et le lait destiné à la fabrication de fromages AOC. Ceci pourrait inciter certains agriculteurs à réclamer un relâchement du cahier des charges des AOC, afin de pouvoir affronter avec moins de contraintes cette conjoncture difficile. C'est un débat qui s'ouvre déjà dans certaines AOC savoyardes, où des voix s'élèvent et considèrent qu'il faut s'adapter aux exigences de compétitivité du marché et remettent en cause la pertinence d'un lien fort au terroir reposant sur des races locales moins productives et des pratiques qui restent encore peu intensives. Autant de tendances qu'il importe de suivre, de bien analyser pour raisonner dans le contexte actuel les possibilités et les limites de la notion d'IG comme outil d'insertion de la biodiversité dans l'agriculture.

Dans cette partie nous avons analysé l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture comme un processus de construction collective d'une innovation sociale. Nous avons montré que l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture ne se laisse pas réduire à un modèle dans lequel il s'agirait de convaincre les agriculteurs d'adopter des techniques favorables à la biodiversité. Questions techniques (quelles sont les techniques à mettre en œuvre) et questions stratégiques (qui est légitime pour définir ces bonnes techniques ?) sont posées tout à la fois et interfèrent. La construction de solutions techniques pour l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture est un processus social. Elle requiert des lieux de discussion dans lesquels comptent tout à la fois les acteurs participants et les modalités de conduite de ces débats (techniques d'animation, modalités d'expression et de prise de décision). Plus encore, ces collectifs sont évolutifs et diffusent. Le processus d'innovation autour de la biodiversité se concrétise alors par l'intéressement et l'engagement progressifs de nouveaux acteurs. Il y a constitution d'un réseau, dont la consolidation et l'élargissement déterminent le succès de ce processus tout autant, et sans doute plus, que la qualité intrinsèque des mesures et des arguments qui sont destinés aux agriculteurs pour qu'ils "fassent de la biodiversité".

3.3.3. L'insertion de la biodiversité dans le développement agricole : associer changement technique et dynamiques sociales

L'insertion de la biodiversité dans l'agriculture ne peut pas se résumer à un changement de pratiques : pour que cette insertion soit durable, de nombreux travaux, insistent sur la nécessité à ce que la biodiversité prenne sens pour les agriculteurs, qu'elle fasse partie de leur éthique professionnelle (Kleijn & Sutherland, 2003; Yliskyla-Peuralahti, 2003; Pascual & Perrings, 2007; Henle et al., 2008). Dans cette partie, nous discuterons plus en détail la nature et la diversité des changements que suppose l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture.

Que demande-t-on aux agriculteurs en matière de biodiversité ?

Nous avons vu qu'il y avait deux grandes façons de concevoir le débat public : comme un outil pédagogique ou comme un moyen d'élaborer une solution. C'est sans doute une question essentielle sur laquelle l'action publique doit se positionner sans ambiguïté, alors que souvent les termes de débat, de concertation restent non définis. En d'autres termes que demande-t-on aux agriculteurs en matière de biodiversité ? Attend-on d'eux véritablement de participer à la définition des problèmes et des solutions ? *"Ou leur demande-t-on simplement d'adopter les conceptions des écologistes ou des gestionnaires publics ?"* (Candau & Ruault, 2002). Attendre des agriculteurs de contribuer à la mise en place des solutions suppose que leur vision des choses, leurs connaissances, leurs propositions et pas seulement leurs contraintes et leurs revendications soient considérées comme utiles au processus de

définition de règles d'actions. Pour cela il est nécessaire, non seulement qu'ils soient invités et présents dans les scènes de concertation et de décision, mais qu'en plus les animateurs de ces concertations utilisent des méthodes permettant à tous d'avoir accès à la parole, même si non niveau de maîtrise de l'oral est plus faible. Or bien souvent plutôt que cela on observe une place centrale accordée à l'expert et une domination des savoirs scientifiques (Callon et al., 2001). Ceci ne permet pas facilement la prise en compte des savoirs des praticiens. Les profanes, qu'ils soient agriculteurs ou habitants du lieu, sont seulement appelés à émettre quelques commentaires sur les avis des experts ; comme si la façon d'envisager l'insertion de la biodiversité dans une exploitation ou dans une agriculture locale pouvait se résoudre par l'expression d'une seule analyse qu'elle soit naturaliste, technique, économique ou social.

Bien qu'il y ait eu de nombreuses actions dans ce sens dans le cadre de Natura 2000 et pour certaines mesures agri-environnementales, maintenir et développer les moyens d'animation pour les processus collectifs d'insertion de la biodiversité dans l'agriculture reste une priorité. De plus il nous semble important de donner de la souplesse à ces dispositifs et de s'intéresser à la professionnalisation des animateurs, dans une perspective d'accompagnement de la concertation plutôt que de codification de celle-ci en étapes normées.

Un modèle de représentation du changement technique en matière de biodiversité intégrant les dynamiques sociales

Habituellement, en matière de biodiversité, comme de façon plus générale en matière d'environnement, les institutions demandent aux agriculteurs de modifier leurs pratiques, en leur proposant soit des solutions techniques clés en main soit un cahier des charges pré-élaboré avec des contreparties financières. Le changement est conçu et s'évalue essentiellement comme une modification des pratiques agricoles. Cette conception de l'intégration de pratiques favorables à la biodiversité s'inscrit dans un modèle linéaire de l'innovation (Joly, 2006). Dans ce modèle de la diffusion des techniques, celles-ci sont produites par la recherche, elles sont prescrites par les agents du développement agricole mais aujourd'hui aussi par ceux de l'environnement, puis ensuite adoptées avec plus ou moins d'entrain par des agriculteurs. Cette conception du changement nous semble un peu restrictive et rendre assez partiellement compte de la diversité des changements qui sont en jeu. Nous nous attachons donc dans cette partie à proposer un modèle de représentation plus général des différents changements techniques et sociaux, que représente l'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production agricole. En conclusion nous nous appuyons sur ce modèle pour proposer quelques recommandations opérationnelles en matière d'animation de projets.

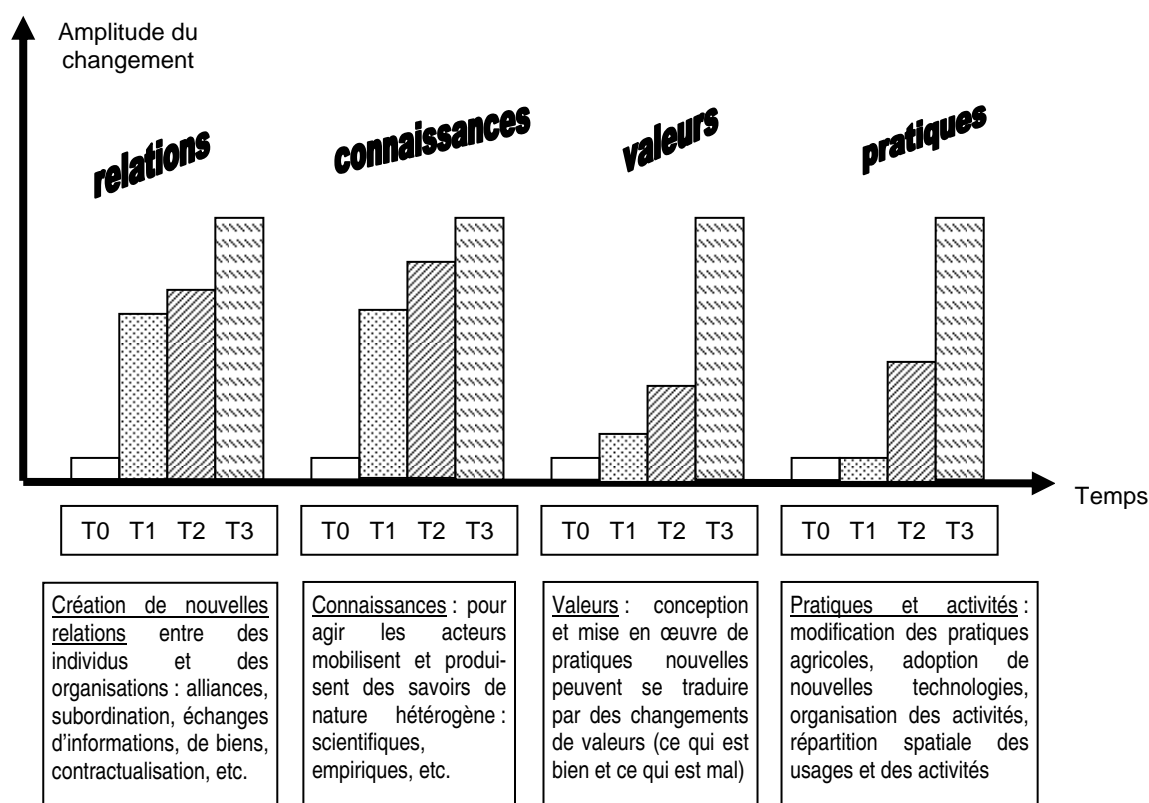
En s'appuyant à la fois sur l'analyse bibliographique présentée ci-dessus et sur nos propres travaux (Fleury et al., 2006; Fleury, 2007) et en référence aux concepts des sciences de la gestion (Hatchuel, 2001) nous proposons une autre représentation du changement autour des relations biodiversité et agriculture (Figure 3.3-1). Que l'on regarde le niveau de l'agriculteur et de son exploitation ou celui collectif des projets de gestion concertée de la biodiversité nous faisons le constat que les projets ayant réussis, des points de vue des acteurs de l'environnement comme de ceux des acteurs agricoles, se sont traduits par des changements dans :

- **Les connaissances** des agriculteurs en matière d'écologie des espèces, de sciences naturelles, ou les connaissances des gestionnaires de l'environnement sur le fonctionnement des exploitations et l'activité agricole en général. Non seulement les différents acteurs qui s'impliquent dans un projet apprennent les uns des autres, mais ensemble ils produisent des connaissances communes nouvelles.
- Conception et action ne sont pas des activités séparées.** Il n'y a pas d'action réelle qui soit pure mise en œuvre d'un savoir préalable. Pour agir, il faut mobiliser et produire des savoirs hétérogènes : scientifiques et empiriques, acquis par l'enseignement ou par l'expérience du terrain, etc. Les agriculteurs agissent par la connaissance qu'ils ont d'une situation et dans l'action ils reconstruisent leurs savoirs en connaissant mieux les effets d'une opération technique, les façons de faire les plus efficaces pour sa mise en œuvre. Le changement est donc un processus progressif qui suppose des apprentissages (Ison et al., 2000), la mobilisation et la production de nouvelles connaissances et la

mise au point de nouveaux savoir-faire. Dans un processus collectif, il s'agit tout à la fois d'apprendre de l'autre et d'apprendre ensemble pour se forger des références communes.

- **Les valeurs** et les conceptions des uns et des autres. La conception et la mise en œuvre de nouvelles pratiques et activités peuvent se traduire par des changements dans les valeurs, c'est-à-dire dans les références qui font que nous jugeons que quelque chose est bien ou pas. Au contact des protecteurs de la nature, les agriculteurs évoluent dans leur conception du métier et inversement les protecteurs de la nature bougent aussi, intègrent dans leurs valeurs des dimensions liées au développement. Il en est ainsi dans certains projets de gestion de la biodiversité, qui font que des agriculteurs en viennent, au contact des protecteurs de la nature, à considérer la préservation d'une espèce rare comme une bonne chose, relevant de leur métier. C'est ce que Argyris & Schön (1978) désignent sous le terme de double boucle d'apprentissage dans laquelle on est amené à reconsidérer les principes qui guident son action. Il s'agit d'un changement de fond plus important que celui qui concerne la détection et la correction d'une erreur ou la recherche d'une marge de progrès (boucle simple). L'identification de valeurs et de centres d'intérêts communs, se retrouver autour de valeurs, d'un attachement à un territoire, à une culture, à une nature sont des éléments essentiels des dynamiques positives autour de la biodiversité.

Figure 3.3-1. Biodiversité et agriculture : les différentes dimensions du changement technique (Fleury et al., 2006)



Cette figure représente l'itinéraire rencontré le plus fréquemment dans les projets réussis des points de vue des acteurs de l'environnement et de l'agriculture : relations et connaissances commencent à changer avant les valeurs, les pratiques se modifiant après. Il existe cependant une diversité d'itinéraires, en particulier les pratiques commencent dans certains cas à bouger plus tôt, ces changements sont alors parfois peu durables. Les pas de temps restent très variables, certains projets peuvent se traduire par des changements notables de pratiques en une année, d'autres mettent trois à quatre ans pour arriver au même stade.

- **Les relations.** Rien ne peut fonctionner sans l'établissement et surtout sans le maintien tout au long de la mise en œuvre d'un plan de gestion de relations nouvelles entre des acteurs qui ont encore peu l'habitude de travailler ensemble. On ne change pas seul, agir est une activité sociale qui suppose des contacts avec d'autres soit dans le cadre de relations interpersonnelles, soit dans un cadre collectif.

Darré (1998) insiste sur le fait que les cadres cognitifs et les règles d'action des agriculteurs s'élaborent dans le dialogue avec des agriculteurs travaillant dans des conditions voisines. Le changement technique, est donc aussi réseau, il se traduit par la création de relations entre des individus, des groupes et des organisations. Le changement se construit dans les relations entre agriculteurs, entre pairs, mais aussi entre chercheurs, agriculteurs et acteurs de l'environnement. Ces relations sont de nature très variables, elles ne sont pas forcément directes, par la parole et la controverse. Elles sont aussi indirectes et des objets, comme les cartes, les modèles, les typologies qui véhiculent des connaissances scientifiques peuvent avoir un rôle très actif (Mougenot, 2003). Il y a un lien fondamental entre les formes de relations et la nature des connaissances mobilisées et produites. Lorsque l'on travaille sur la résolution technique d'un problème d'environnement, les formes de connaissances mobilisées et produites sont différentes selon les acteurs impliqués (agriculteurs, élus, protecteurs de la nature, chercheurs de différentes disciplines) et les formes de relations qui s'instaurent (subordination et hiérarchies, partenariat, alliances, conflit, etc.). Recomposition des relations et recompositions des connaissances sont donc en interaction et ne peuvent pas être dissociés (Hatchuel, 1999).

- **Les pratiques agricoles** bien sûr et leur organisation dans un système, l'exploitation agricole. Dans certains cas notons qu'il peut s'agir de conforter certaines pratiques agricoles encore existantes mais menacées à court terme du fait de l'évolution des exploitations.

Enfin, discuter de choix techniques, de fonctionnement d'un système agro-écologique, de l'influence positive ou négative des pratiques agricoles, dépasse toujours le seul champ technique. Modifier la représentation d'un système agro-écologique, par exemple en incluant plus ou moins dans ce système les pratiques agricoles et les agriculteurs, ou même d'autres activités locales a bien des conséquences sur les parties-prenantes légitimes de l'action.

La construction et surtout la mise en action de solutions techniques pour l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture sont donc bien un processus social. Elles supposent des échanges et des lieux de discussion dans lesquels comptent bien sûr la diversité des acteurs participants mais aussi les modalités de conduite de ces débats (techniques d'animation, processus de prise de décision). Elles supposent aussi une souplesse de l'action publique, car finalement ces débats et ces concertations ne se laissent pas facilement enfermer dans les procédures.

3.4. Conclusion générale

Depuis la seconde guerre mondiale, les systèmes de production se sont simplifiés et spécialisés, notamment en dissociant activités d'élevage et cultures. De même, les productions se sont fortement localisées, ce qui a entraîné la disparition de l'élevage dans certaines zones et sa concentration ailleurs (à proximité des zones portuaires ou des industries de fabrication des aliments). L'évolution de l'agriculture a également été fortement marquée par l'augmentation de la taille des exploitations et des ateliers, conséquence de la recherche de la diminution des coûts de production. Ces tendances lourdes, dont on connaît les conséquences sur l'environnement en général et sur la biodiversité en particulier, seront très difficiles à renverser.

Les systèmes de production agricoles doivent se transformer, mais on constate, parmi les acteurs de l'agriculture et de la Recherche-Développement, qu'il existe de fortes divergences sur la définition prospective des systèmes dont l'agriculture aurait besoin (Lémery, 2003). Comme le soulignent Meynard et al. (2006), il est très probable que, plutôt que de rechercher un consensus illusoire sur la manière de produire, il sera nécessaire de proposer une diversité de solutions pour laisser le choix aux acteurs et, surtout, pour pouvoir faire face à des avenir divers.

Pourtant, beaucoup d'études économiques ont mis en évidence que les systèmes alternatifs à l'agriculture conventionnelle peuvent s'avérer au moins aussi rentables que les systèmes dits classiques et sont, techniquement, faisables. On est alors en droit de se demander pour quelles raisons ceux-ci ne sont pas plus développés. Cela est dû à plusieurs causes qui agissent en se combinant pour freiner l'adoption de l'innovation :

- Les freins d'ordre social ou psychologique, développés dans la première partie de ce chapitre, ont trop souvent été sous-estimés. Leur importance est cependant très variable en fonction du type de contexte agricole : il est plus facile de se convertir au bio lorsque l'on est éleveur dans une zone de moyenne montagne que céréalier dans le bassin parisien.
- L'adoption de l'innovation nécessite l'acquisition d'un nouveau savoir-faire. L'un des problèmes majeurs posé par le changement des pratiques est celui de la prise en compte des phases de transition entre divers modes de production. Ce point est crucial ; il explique de nombreux cas de retour en arrière du bio vers le conventionnel par exemple. De même, les questions de l'organisation du travail et de la disponibilité en main d'œuvre sont très importantes. Très généralement, les systèmes plus propres nécessitent plus de temps de travail.
- Enfin, il y a bien entendu les freins d'ordre économique développés ci-dessus et pour lesquels l'un des aspects les plus importants est celui de la régularité (de la sécurité) des rendements sur le moyen et le long terme : l'aversion au risque est un élément fondamental à considérer. Ces freins ne concernent pas que le seul fonctionnement de l'exploitation agricole : les marges de manœuvre de l'exploitant sont fortement contraintes par le poids de l'aval : les exigences des filières agroalimentaires qui imposent directement ou indirectement les manières de produire, limitent la valorisation de certains produits ou la rendent trop incertaine.

Au plan local, l'insertion de la biodiversité dans l'agriculture ne peut donc pas se résumer à un changement de pratiques : pour que cette insertion soit durable, il faut que la biodiversité prenne sens pour les agriculteurs, qu'elle fasse partie de leur éthique professionnelle. **C'est un projet commun et progressif, qu'il faut mettre en place, dans lequel il ne s'agit plus de se focaliser sur les conditions d'adhésion des agriculteurs et sur l'adaptation des pratiques agricoles.** Pour aller plus loin dans la conception de projets de gestion concertée de la biodiversité et dans la prise en compte de la biodiversité dans le développement agricole nous insistons sur la nécessité de travailler à une diffusion large et opérationnelle d'une représentation de l'action associant des changements dans les connaissances, les valeurs et les relations entre acteurs. Ceci nous semble un enjeu à prendre en compte explicitement dans la conception des politiques publiques, mais aussi dans la conception des outils d'aide à la mise en œuvre de projets de gestion de la biodiversité.

Quelques recommandations opérationnelles : l'action collective en faveur de l'insertion de la biodiversité dans les agricultures locales. L'adoption de la biodiversité comme une norme d'action invite à rechercher des compromis entre des aspirations divergentes et des usages différents, mais elle conduit aussi à des débats ouverts, à des controverses.

Valeurs, désirs et intérêts sont intimement intriqués. La conception de plans de gestion de la biodiversité est souvent abordée sous le seul angle de la recherche de solutions conciliant des intérêts différents : les contraintes techniques et économiques des agriculteurs et les souhaits de protection des environnementalistes. Mais les difficultés à trouver un accord peuvent relever d'un autre ordre : celui de conflits de légitimité. Le problème n'est pas alors de se mettre d'accord, dans une logique de transaction, sur une solution conciliant des intérêts différents. Nous sommes dans une logique où chaque acteur est convaincu que seul son point de vue et ses pratiques sont légitimes. Pour les agriculteurs, "ils (les protecteurs de la nature) ne connaissent pas le terrain", "pourquoi faire ceci ?, nous avons toujours pratiqué de la sorte et si c'était si mauvais pour la biodiversité il n'y aurait plus rien". Du côté des protecteurs de la nature "les agriculteurs ne s'intéressent pas à la nature, ils ne voient que la rentabilité économique". Il est souvent difficile de faire la part entre conflit d'intérêt et de légitimité car les deux sont très imbriqués. Cependant, parvenir à la résolution de conflits de légitimité est bien plus difficile. Ceci requiert de nombreuses discussions, des visites sur le terrain, pour que chacun se connaisse mieux et se comprenne.

Construire un accord, c'est convaincre et bouger. Les accords paraissent plus solides là où les acteurs sont arrivés à construire un compromis en reconnaissant une légitimité aux pratiques de l'autre, à ses raisons d'agir et à ses savoirs. Il en va ainsi d'un éleveur qui s'engage dans Natura 2000 parce que cela lui permet d'entretenir le paysage de son enfance, mais il parle aussi de l'intérêt des naturalistes pour différentes plantes rares qu'il a appris à nommer et à situer dans ses parcelles. Il en est ainsi également quand un chargé de mission d'un espace protégé cherche à comprendre les savoirs des agriculteurs sur la biodiversité, leur logique et leurs contraintes professionnelles. Arriver à monter un projet suppose des déplacements d'objectifs : un problème posé de façon très biologique peut évoluer vers des objectifs plus globaux, associant des dimensions techniques et économiques. Les objectifs d'un projet de préservation de la biodiversité deviennent alors partageables entre acteurs de l'environnement et autres acteurs. Une reformulation des objectifs initiaux n'est pas forcément une concession. C'est dans certains cas un enrichissement. Si négocier c'est convaincre, c'est aussi comprendre les problèmes des autres et bouger. Ceci requiert un apprentissage long et difficile.

Entrer en controverse et en sortir. La recherche d'un compromis auquel tous les acteurs adhèrent ne va pas de soi. Il faut que chacun comprenne les représentations, mais aussi les aspirations et les contraintes des autres. Ainsi, pour protéger tel ou tel élément de la diversité biologique, les agriculteurs et les gestionnaires de l'environnement peuvent avoir un avis différent sur les mesures à mettre en œuvre. Du fait de leur expérience et de leurs savoirs respectifs, ces avis sont tout aussi légitimes. Pour arriver à concilier ces points de vue différents, il faut savoir entrer en controverse et en sortir par des compromis (et non par la victoire d'un point de vue sur tous les autres).

Discussions stratégiques et discussions techniques sont indissociables. Il y a souvent une volonté de l'action publique de centrer les discussions sur la mise en œuvre des projets (cahier des charges, pratiques et contreparties financières). Les débats sur les finalités du projet étaient soit très rapides, voire éludés, soit prenaient très vite la forme d'un conflit de légitimité enlisant l'action. Situation paradoxale, où les difficultés à discuter des raisons de la préservation de la biodiversité paraissent aux animateurs de projets au moins aussi grandes que le souhait des acteurs d'avoir ce débat : "on aime bien comprendre pourquoi on nous demande de faire telle chose, qu'est-ce qui est attendu". Ces échanges sont importants et là où ils ont eu lieu, chacun reconnaît les progrès faits dans la connaissance de l'autre et dans l'adhésion au projet.

Mais ce débat nécessaire sur les raisons de la préservation de la biodiversité ne doit pas non plus remplacer celui qui porte sur les choix techniques, économiques, sociaux que suppose la réalisation d'un plan de gestion. Finalement, ce n'est pas tant, ou pas seulement, l'objet biologique - espèce, habitat ou paysage qui conditionne les contraintes et les atouts d'un projet. Ce qui compte, c'est bien la façon dont le plan de gestion est conçu, ses conséquences sur les activités et la vie quotidienne des

personnes impliquées : selon la solution retenue il sera plus ou moins facile à mettre en œuvre pour l'agriculteur, plus ou moins coûteux pour le gestionnaire.

Au plan national, la mise en œuvre de nouveaux systèmes de production favorisant la biodiversité ne pourra se faire de manière significative sans une mobilisation concertée des agriculteurs, des entreprises en amont et en aval, de la Recherche & développement, des pouvoirs publics et des consommateurs. Il faut profondément transformer et développer l'enseignement technique des agriculteurs (en formation initiale comme en formation continue), pour enseigner les bases de la production intégrée, développer la prise de conscience de l'impact environnemental des pratiques. Les coopératives mais aussi les agents du développement qui vendent les semences et les produits phytosanitaires, doivent participer à la réduction de l'usage des pesticides, à la mise en place de modes de production moins intensifs, tout en restant rentables. Ils ont un rôle majeur à jouer pour promouvoir les variétés résistantes, les mélanges de variétés ou d'espèces, inciter à mettre la production intégrée au cœur des stratégies de production. Il est nécessaire de mobiliser les entreprises d'amont, par exemple les entreprises semencières qui concentrent leurs efforts sur un petit nombre d'espèces (blé, colza, soja, maïs et quelques autres) rendant plus difficile l'effort de diversification des rotations, l'adoption de variétés résistantes (Meynard et al., 2006). L'éducation des consommateurs doit également jouer un rôle : il y a par exemple une contradiction profonde dont il faut prendre conscience entre le souci d'avoir des produits venant d'une agriculture à Haute Performance Environnementales et celui de disposer en grande quantité de produits à faible coût et dont l'apparence est irréprochable. De manière générale, les pouvoirs publics doivent se mobiliser davantage pour promouvoir les alternatives aux pesticides, contrer les mécanismes économiques qui poussent à la spécialisation à la simplification des systèmes de culture. La promotion des biocarburants laisse actuellement augurer un fort développement du colza, alors que dans plusieurs régions on a atteint le seuil de ce qu'il est agronomiquement raisonnable (Meynard, à paraître).

Qu'elles soient radicales ou plus modérées, **les transformations des systèmes de culture ne se feront pas sans tensions** :

- tension bien sûr entre exigences économiques et environnementales. Les prix élevés que l'on observe actuellement sur toute une série de produits agricole poussent les agriculteurs à viser un fort niveau de productivité, ce qui est contradictoire avec la réduction de l'usage des pesticides ;
- tension entre logiques individuelles d'exploitations et logiques territoriales : par exemple, la spécialisation dans certaines régions de la majorité des agriculteurs sur un faible nombre de cultures (ou sur les variétés les plus rentables), crée des territoires favorables au développement des populations de parasites auxquelles sont sensibles ces espèces ou variétés ;
- tension enfin entre filières d'un même territoire, liée à la difficulté de faire coexister sur un même espace des variétés, des espèces, des systèmes de culture aux finalités différentes : l'exemple des filières OGM non-OGM est le plus souvent invoqué, mais il y a aussi la concurrence entre cultures pour diverses ressources territoriales, introduites dans les contrats ("bonnes terres", eau d'irrigation, Le Bail, 2000).

Les recherches d'ingénierie autour des systèmes de production agricole en lien avec l'utilisation des ressources naturelles et la gestion des systèmes écologiques sont en étroite résonance avec les besoins de recherches mis en avant par Carpenter et al. (2006) afin de mettre en œuvre les recommandations du *Millennium Ecosystem Assessment*, notamment en ce qui concerne les services écosystémiques liés aux dynamiques de la biodiversité. Ces auteurs constatent en effet que "Even in the few cases where research has explored options to maximize individual services (such as crop production), there is limited research into trade-offs with other ecosystem services (such as water resources or biodiversity). Understanding of the costs and benefits of alternative management approaches for the entire range of ecosystem services is essential". Ceci signifie que le manque de résultats scientifiques pour alimenter ce chapitre est un fait général. En particulier, **il y a peu de travaux de recherche sur ce thème essentiel de l'insertion de la biodiversité dans les exploitations**. Il faut pourtant, ce chapitre l'a montré, dépasser les approches normatives et la question est posée dans différents contextes agricoles au niveau international.

Annexe : Exemples de techniques agricoles ou d'aménagements des espaces agricoles favorables à la biodiversité dont l'acceptabilité par les agriculteurs a été (parfois marginalement) étudiée. Il ne s'agit donc pas d'une liste exhaustive des pratiques ou aménagements favorables.

Choix de techniques ou d'aménagements et systèmes	Objectifs affichés (de biodiversité/ environnement et agronomiques)	Réussites rapportées	Freins majeurs identifiés	Démarche d'adoption paraissant pertinente (techniques à promouvoir, mesures incitatives ou d'accompagnement...)	Références bibliographiques
Modification du contexte paysager direct des parcelles					
Mise en place de bandes enherbées en bordure de champ de blé (Belgique)	Maintenir les populations de pucerons sous un seuil où leur incidence en terme économique est acceptable par promotion de leurs ennemis naturels	Résout l'asynchronisme printanier entre parasitoïdes et pucerons (par développement précoce de pucerons hôtes alternatifs non ravageurs); technique simple à mettre en œuvre Aussi favorable à de nombreux autres auxiliaires + refuge pour le gibier	Bandes herbeuses à entretenir + perte de revenu par la mise hors culture d'une superficie de terre + crainte liée au risque qu'elles soient réservoir de mauvaises herbes	Prime aux agriculteurs s'ils mettent en œuvre des bandes herbeuses ou tournières de conservation dans leur culture pour compenser le manque à gagner lié à l'absence de production sur les bandes herbeuses Utiliser les bandes herbeuses pour contrôle biologique leur donne un rôle économique et pourrait priver les agriculteurs de leur prime : → aménager la législation actuelle pour une généralisation plus efficace de leur utilisation	(Landis et al., 2000; Klaus et al., 2001; Collins et al., 2002; Levie et al., 2005)
Mise en place d'un schéma bocager en Bretagne à l'échelle du territoire de communautés de communes	Objectif principal = protection de la qualité des eaux (continuité d'un réseau de haies); + habitat pour faune et flore		Choix des essences fait surtout vis-à-vis de la qualité des eaux, mais aussi de la production de bois et de la biodiversité (essences exotiques également implantées)	Outil proposé par la région et porté par des communautés de communes ; démarche participative, l'incitation = le paiement des plants ; appui technique à la plantation	(DRAF Bretagne, 2007)
Aménagement de haies composites en bordure de vergers (Sud-est de la France, surtout par arboriculteurs bio)	Rôle physique de brise-vent et de limite des dérives de produits phytosanitaires + favoriser les auxiliaires actifs contre des ravageurs dont on peut accepter des niveaux de populations relativement élevés (ex. psylle du poirier), en vue de limiter les traitements Intérêt pour gibier et divers groupes / station-refuge (plantes rares, oiseaux, petits mammifères...)	Peu d'études des bénéfices en termes de protection, sauf pour populations de psylle, moindres si environnement arbustif diversifié (bénéfice: 0 ou 1 traitement et contrôle du ravageur, au lieu de 2 à 3, voire plus, et pas toujours efficaces); sur le long terme, retard de l'apparition de résistance aux rares matières actives homologuées contre ce ravageur En Finlande : repeuplement + rapide par les acariens prédateurs après perturbation (traitement) lorsque des essences/ buissons riches en acariens auxiliaires bordent la parcelle	Bénéfice limité par une protection intensive en verger (ex. contre carpocapse) Réduction du nombre de traitements pas toujours vérifiée, car seuils d'intervention souvent très bas (0 prise de risque) et/ou contrôles (coût en temps) nécessaires pour estimer le niveau d'infestation Selon essences implantées, risque d'effets négatifs (divers bio-agresseurs ou organismes de quarantaine favorisés) Coût de l'implantation des haies	Connaissance limitée de la biocénose des essences à planter / emprise des haies sur la surface productive : mais situation + favorable dans le sud-est où les vents rendent les haies nécessaires Peu de connaissances précises sur les caractéristiques du maillage de haies / la connectivité entre elles et avec des éléments naturels du paysage pour une bonne efficacité Parfois subventions (ex. conseil général Drôme) couvrant les frais à l'implantation Productions annexes possibles (petits fruits, piquets...) bien que souvent anecdotiques	(Tuovinen, 1994; Rieux et al., 1999; Simon, 1999; Debras et al., 2007)

Promouvoir l'hétérogénéité à l'échelle des paysages agricoles					
Mise en place de jachères favorables à la faune sauvage	Promouvoir l'abondance des espèces chassables, et plus généralement la biodiversité		Peuplements de papillons significativement inférieurs à ceux sur jachères longue durée ou prairies permanentes	Contrat proposé par les fédérations de chasse avec surprime	(Poux, 2006)
Installation de jachères florales et tournantes sur les exploitations (Suisse)	Développer une diversité de couverts végétaux sur les exploitations, favorisant la diversité de la faune et de la flore. La jachère doit rester en place 4-6 ans ; installations échelonnées dans le temps pour des jachères d'âges différents sur l'exploitation	Contribue à la préservation de la flore mais surtout grande richesse faunistique (arthropodes, notamment papillons et carabes). Corrélation avec le nombre de certains oiseaux typiques des paysages agricoles ouverts	Réussite mitigée si : jachères en bordure de routes fréquentées (mortelles pour beaucoup d'animaux) ; sol trop riche, mouillé, compact ou tourbeux Risque de problèmes de repousses plantes indésirables dans la culture qui suit ; implanter plutôt une céréale	Outil à l'échelle exploitation/paysage Disposer d'une capacité de travail suffisante (30-50 h/ha/an) pour assurer un entretien adéquat de la surface Mise à disposition (via station de recherche Agroscope) de mélanges de semences (20-40 espèces indigènes annuelles et pluriannuelles + sarrasin, qui sert à la couverture du sol) Informations peuvent être obtenues auprès des services cantonaux de vulgarisation	(Koller et al., 1998)
Respect d'une proportion de surfaces de compensation écologique (SCE) (Suisse)	Maintenir et développer la bio-diversité en atteignant au moins 3,5% des cultures spéciales ou 7% de la SAU de l'exploitation consacrés aux SCE (prairies extensives, bandes enherbées, haies, jachères...)	En plaine : promotion de la biodiversité ordinaire (nombres d'espèces de plantes et d'arthropodes élevés) + contribution à la stabilisation des populations dépendant de surfaces agricoles extensives En montagne : contribution au maintien des activités agricoles et des surfaces / paysages traditionnellement encore riches en biodiversité	Freins écologiques (dans régions intensives, peu de populations d'animaux et plantes peuvent profiter de ces surfaces) Freins sociologiques (effort considérable de formation et vulgarisation pour convaincre les agriculteurs de l'utilité des mesures) ; aussi une question de temps et de changement des mentalités	Choix libre parmi 16 types de SCE différents ; 8 de ces surfaces donnent droit à des contributions financières supplémentaires Intégrer dans l'éco-conditionnalité, créant un socle de base de surfaces disponibles pour la biodiversité. Basé sur ce socle, des programmes supplémentaires type MAE régionalisées peuvent améliorer l'efficacité des SCE.	(GTPI, 2007)
Promotion d'assolements diversifiés dans les exploitations (Suisse)	Prévention des ravageurs et maladies + protection du sol Demande : au moins 4 cultures différentes par an (chacune = au moins 10% des terres assolées)	Mesure pas été encore évaluée pour la biodiversité ; mais montre une corrélation forte et directe entre diversité floristique et faunistique et diversité des cultures	Frein surtout d'ordre économique à court terme	Inclure comme contrainte de base dans l'éco-conditionnalité	(Klaus et al., 2001)

Accroître la surface des prairies gérées de façon peu intensive					
Réduction de la fertilisation minérale ou organique en prairie	Restauration de la richesse floristique et notamment des espèces oligotrophes (espèces à forte valeur patrimoniale); effet induit sur la préservation des espèces animales (oiseaux, insectes) et sur la microflore tellurique	Réussites en termes de biodiversité essentiellement observées lorsque la fertilité initiale des sols est faible ou décroît rapidement après cessation de la fertilisation (ce qui ne correspond pas à la majorité des situations observées)	↘ de la quantité de fourrage produite ; ↘ de la qualité du fourrage pour des animaux à fort potentiel de production (vaches laitières) : cet effet varie selon la manière de caractériser la qualité ; beaucoup de sols prairiaux sont assez riches (notamment en P), et la ↘ lente de la teneur en minéraux peut ralentir fortement la restauration de la biodiversité	Primes compensatoires pour la diminution de quantité de fourrage (et de qualité pour bovins laitiers à haut niveau de production) ; MAE à obligation de résultat de biodiversité mais avec une exigence de résultat pas trop rapide (mini 5 à 10 ans) ; Arrêt total de la fertilisation préférable à des valeurs faibles (ex 30U) souvent discutables (même ordre de grandeur que les apports atmosphériques, fertilisation organique parfois non prise en compte) ; Mieux vaut une partie des prairies d'une exploitation à apport nul que l'ensemble avec un apport moyen, ce qui simplifie par ailleurs le travail de l'agriculteur	(Schmidt, 2007)
Réduction des chargements animaux en prairie	Restauration de la richesse floristique et faunistique (insectes en particulier) par création d'un couvert végétal plus hétérogène	Maintien des performances individuelles des animaux généralement observé, mais diminution du nombre d'animaux que peut nourrir un hectare	↘ de la quantité de fourrage valorisée (importance des refus) ; ↘ de la qualité du fourrage pour des animaux à fort potentiel de production (ex : vaches laitières) Une réduction trop forte des chargements peut se traduire par une situation proche de l'abandon, défavorable à la biodiversité	Importance de la conduite et vulgarisation d'essais prouvant qu'il est possible de faire "autrement" que des systèmes intensifs	(Lemaire, 1999; Audic et al., 2001)
Utilisation d'une date de première exploitation tardive en prairie	Restauration des espèces végétales à reproduction sexuée; restauration d'un habitat pour des espèces animales inféodées à des espèces végétales (ex : insectes pollinisateurs) ou à une structure de la végétation (ex : oiseaux nicheurs)		↘ de la quantité de fourrage produite ; ↘ de la qualité du fourrage pour des animaux à fort potentiel de production	Primes compensatoires pour la diminution de quantité de fourrage (et de qualité dans les systèmes bovins laitiers à haut niveau de production) ; MAE à obligation de résultat de biodiversité ; le retard de la date de première exploitation entraîne généralement une réduction de la fertilisation, cumulant les effets bénéfiques sur la biodiversité	
Accroissement de la diversité végétale intra-parcelle					
Agroforesterie moderne	Augmenter la productivité totale de la parcelle (biomasse) en combinant arbres et cultures tout en créant des bénéfices environnementaux dont biodiversité	Systèmes agroforestiers traditionnels (Dehesas, vergers traditionnels...) reconnus pour leur valeur paysagère et biodiversité ; mais l'agroforesterie moderne est au stade expérimental (agriculteurs novateurs) : effets environnementaux établis (réduction des nitrates, de l'érosion), moins de recherches sur la biodiversité	Régulations et subventions mal adaptées à de tels systèmes ; investissement à long terme nécessaire de la part des agriculteurs ; itinéraires techniques encore mal connus	Nécessaire vulgarisation afin de promouvoir ces systèmes, adapter les régulations et mécanismes de soutien (ne pas défavoriser l'agroforesterie par rapport à l'agriculture en monoculture), recherche	(Graves et al., 2007)

Implantation de bandes fleuries dans les inter-rangs des vergers (Suisse)	Augmenter la faune aphidiphage	↑ observée des aphidiphages (Coccinelle, Hétéroptère, Chrysope), ↑ abondance araignées dont les toiles piègent bcp de pucerons (vols de migration) Peuvent également être efficaces contre les Psylles et les Lépidoptères	Gestion du couvert végétal (implantation, fauche), choix des espèces à utiliser (adaptation locale, pérennité du mélange...); si un effet positif sur le contrôle des ravageurs est observé, une productivité plus faible ou des dégâts sont tout de même enregistrés La même expérimentation conduite en Allemagne donne un résultat contradictoire (hypothèse :floraison trop tardive du mélange en situation septentrionale)	L'agriculteur doit pouvoir obtenir une compensation pour ces dégâts sous forme d'un prix plus élevé à la récolte En Suisse, technique couramment appliquée contre le puceron cendré du pommier SCE avec jachères florales ≥3,5% de SAU exploitation pour une certification	(Wyss, 1995)
Sous semis floraux et herbacés en verger et application limitée d'insecticides spécifiques (République Tchèque)	Maintenir les populations d'araignées	Augmentation de l'abondance et de la diversité spécifique des araignées Sud-est France : bénéfice d'un sol avec couvert herbacé par rapport à sol nu pour le contrôle du psylle du poirier	Utilisation d'insecticides spécifiques qui ne font pas nécessairement face à tous les problèmes	Enherbement inter-rang couramment pratiqué en République tchèque	(Pekar, 1999)
Utilisation de variétés particulières					
Utilisation de variétés de céréales résistantes aux pucerons (USA)	Contrôle des populations de pucerons sans insecticide	Diminution significative de la croissance de pucerons	Différence de qualité dans la farine	Programme de sélection variétale à mettre en place	(Zehnder et al., 2007)
Utilisation de variétés de maïs résistantes aux pucerons (Belgique)	Limiter l'utilisation de pesticides et les inputs énergétiques dans la culture	Diminution significative des populations de pucerons en champs et présence de nombreux auxiliaires	Effet sur le troisième niveau trophique, moins de prédateurs de pucerons sur les plantes les plus résistantes	Introduire l'utilisation des plantes résistantes dans un programme de protection intégrée plus large Mise sur pieds de système d'avertissement en culture de maïs en Belgique	(Zehnder et al., 2007)
Utilisation de variétés rustiques de blé pour appliquer des itinéraires à bas niveau d'intrants (France)	Conduite intégrée visant un rendement inférieur à celui de la conduite classique et limitant les intrants (densité de semis réduite, pas d'apport d'azote au tallage, pas de régulateur de croissance, et nombre de traitements fongicides réduit)	Un réseau d'essais dans des contextes géographiques et agronomiques très variés a montré que ce choix peut être rentable. La stratégie intégrée est gagnante dans 70 à 85% des cas.	Les marges obtenues sont très variables selon les années	Le résultat économique sera sensible au prix du blé (analyse faite pour un prix du blé de 100 €/t)	(Anonyme, 2006)

Lutte biologique par lâchers inondatifs					
Lâcher de Trichogrammes sur + de 80.000 ha de maïs en France (20% de la superficie française de maïs)	Lutter contre la pyrale du maïs en France	Contrôle satisfaisant de la pyrale, taux de parasitisme supérieur à 70%	Techniques nécessitant des années de recherches avant d'aboutir à une application concrète	Demande une information technique des agriculteurs ; réussite possible par amélioration constante de la technique + adaptation au besoin des producteurs (application au champ simplifiée en réduisant le nombre de points et de périodes de lâcher)	(Frandon et al., 2005)
Lâchers de parasitoïdes de pucerons sur céréales (Belgique)	Contrôle par parasitoïdes des pucerons	Faisabilité technique démontrée	Etude au stade de l'essai Facteur limitant = coût de production des parasitoïdes	Enjeu = production industrielle de parasitoïdes à un coût acceptable pour les agriculteurs Combiner techniques d'aménagement de l'habitat + lâchers ou utilisation de plantes résistantes permettrait de réduire les coûts, mais en accroissant encore la technicité	(Legrand et al., 2001; Brewer & Elliott, 2004; Levie et al., 2005)
Limitation du recours aux pesticides dans un cadre de PFI					
Lutte contre le carpocapse de la pomme par confusion sexuelle (France)	Réduction du nombre de traitements chimiques, gestion de la résistance aux insecticides	Résultats intéressants dans parcelles à population de Carpocapse connue et à faible infestation initiale, accompagnée d'une bonne surveillance	Efficacité insuffisante des diffuseurs si la pression des ravageurs est trop forte et/ou si immigration de femelles fécondées : nécessité de traitements complémentaires	Accompagnement technique nécessaire. Il est possible de combiner ce type de traitement avec une pulvérisation de virus de la granulose (lutte microbiologique) par exemple, 6 à 7 pulvérisations à raison d'une tous les 10 jours	(Deschanel & Florac, 1996; Charmillot et al., 2003)
Utilisation de seuils d'intervention dans un cadre de Production fruitière intégrée (PFI) (France)	Réduction des résidus de pesticides dans les fruits après récolte, prise en compte de la qualité du produit et de la protection de l'environnement	Psylle du poirier : réduction de 50% des traitements phytosanitaires par application de seuil économique et en prenant en compte l'efficacité naturelle des prédateurs (spécialement les <i>Anthocoris</i>) du Psylle	Concept de qualité ambigu chez le consommateur (attaché à l'aspect du fruit + qu'à une absence de résidu) Pour arboriculteurs français : qualification = handicap économique + contraintes techniques et cahier des charges. Temps de contrôle en verger Utilisable pour des ravageurs pouvant être tolérés à des niveaux de population élevés (ex. psylles du poirier, acariens du pommier)	Relier produit de qualité et qualité environnementale, rémunérer l'agriculteur pour son rôle dans la protection de l'environnement et de la biodiversité Développement de la PFI au niveau européen et élaboration de labels de qualité ; mais difficulté à passer à une production plus écologique pour les arboriculteurs (objectif centré sur le volume de production et le monde marchand). Rendre plus facile la valorisation d'innovations techniques en production fruitière	(Audemard, 1987; Bellon et al., 2006)

Références bibliographiques citées dans le chapitre 3

- Aarts N.M.C., van Woerkum C.M.J. (1999). Communication and nature policies : the need for an integral approach to policy design *In* Integral design : innovation in agriculture and resource management (Leeuwis C., ed.), 15, Mansholt Institute/Backhuys Publishers, Wageningen/Leiden: 33-48.
- Agarwal C., Green G.M., Grove J.M., Evans T.P., Schweik C.M. (2002). A review and assessment of land-use change models: dynamics of space, time, and human choice, CIPEC Collaborative Report Series, Center for the Study of Institutions Population, and Environmental Change (CIPEC) Indiana University, USDA Forest Service Northeastern Research Station, 1: 90 p. <http://hero.geog.psu.edu/archives/AgarwalEtAlInPress.pdf>
- Agreil C., Fritz H., Meuret M. (2005). Maintenance of daily intake through bite mass diversity adjustment in sheep grazing on heterogeneous and variable vegetation. *Applied Animal Behaviour Science* 91(1/2): 35-56.
- Agreste (2008). Dans le sillon du non-labour. *Agreste Primeur* 207: 4 p.
- Akrich M. (1998). Les utilisateurs, acteurs de l'innovation. *Education permanente* 134: 79-89.
- Alard V., Béranger C., Journet M. (2002). A la recherche d'une agriculture durable. Etude de systèmes herbagers économes en Bretagne, Collection Espace Ruraux, INRA, Paris, 340 p.
- Alphandéry P., Billaud J.P. (1995). Cultiver la Nature. *Etudes Rurales* 141-142: 238 p.
- Alternatech (2005). Les bases de l'itinéraire technique intégré du blé, testé et validé par Agro-Transfert Chambre d'Agriculture de l'Aisne, Agro-Transfert: 2 p. http://www.alternatech.org/IMG/pdf/Les_bases_de_l_itineraire_technique_integre_du_ble.pdf
- Amblard H., Bernoux P., Herreros G., Livian Y.F. (1996). Les nouvelles approches sociologiques des organisations, Seuil.
- Anonyme (2006). Sécuriser la marge en couplant variétés rustiques et réduction d'intrants. *La France agricole* 3155: 36-37.
- Argyris C., Schön D.A. (1978). Organizational Learning: A Theory of Action Perspective, Addison Wesley Publishing Company, 356 p.
- Aubry C. (2007). La gestion technique des exploitations agricoles, composante de la théorie agronomique. Mémoire HDR, Institut National Polytechnique De Toulouse, 101 p.
- Audemard H. (1987). Lutte biologique et intégrée en vergers de pommiers, poiriers et abricotiers. *BioControl* 32(1): 59-71.
- Audic C., Hardy A., Pelletier P. (2001). Extensification par agrandissement des surfaces en herbe dans les bassins allaitants de plaine. *Fourrages* 167: 311-327.
- Babu M.B.B.P., Yaduraju N.T. (2000). Decision support systems: a tool for sustainable weed management. *Indian Journal of Weed Science* 32(3/4): 119-128.
- Bajwa W.I., Kogan M. (2004). Cultural practices: springboard to IPM. *In* Integrated Pest Management: potential, constraints and challenges, (Koul O. et al., eds.), CABI Publishing: 21-38
- Baker J.P., Hulse D.W., Gregory S.V., White D., Van Sickle J., Berger P.A., Dole D., Schumaker N.H. (2004). Alternative futures for the Willamette river basin, Oregon. *Ecological Applications* 14(2): 313-324.
- Barthe Y. (2005). Discuter des choix techniques. *Projet* 284: 80-84.
- Baudry J., Burel F., Aviron S., Martin M., Ouin A., Pain G., Thenail C. (2003). Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecology* 18(3): 303-314.
- Baudry J., Burel F., Thenail C., Le Coeur D. (2000). A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France. *Landscape and Urban Planning* 50(1-3): 119-128.
- Baudry J., Jouin A., Thenail C. (1998). La diversité des bordures de champ dans les exploitations agricoles de pays de bocage. *Etudes et Recherches sur les Systemes Agraires et le Developpement* No. 31: 117-134.
- Beaudoin N., Saad J.K., van Laethem C., Machet J.M., Maucorps J., Mary B. (2005). Nitrate leaching in intensive agriculture in Northern France: effect of farming practices, soils and crop rotations. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 111(1-4): 292-310.
- Bedmar F., Eyherabide J.J., Leaden M.I. (2001). Management of weeds with direct sowing production systems. *In* Siembra Directa II, Ediciones INTA 99-139.
- Bellon M.R., Adato M., Becerril J., Mindek D. (2006). Poor farmers' perceived benefits from different types of maize germplasm: The case of creolization in lowland tropical Mexico. *World Development* 34(1): 113-129.
- Benoît M. (1985). La gestion territoriale des activités agricoles, l'exploitation et le village : deux échelles d'analyse en zone d'élevage. Cas de la Lorraine (région de Neufchâteau). Thèse de doctorat d'ingénieur, Discipline : Sciences Agronomiques, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 150 p.
- Benoît M. (2006). Règles d'organisation territoriale d'une exploitation agricole. *In* Acteurs et territoires locaux : vers une géoagronomie de l'aménagement, (Benoît M. et al., eds.), Editions Quae: 89-101.
- Benoît M., Morlon P. (1990). Etude méthodologique d'un parcellaire d'exploitation agricole en tant que système. *Agronomie* 10(6): 499-508.
- Benoît M., Veyssset P. (2003). Conversion of cattle and sheep suckler farming to organic farming: adaptation of the farming system and its economic consequences. *Livestock Production Science* 80(1): 141-152.
- Beuret J.E., Pennanguer S., Tartarin F. (2006). D'une scène à l'autre, la concertation comme itinéraire. *Nature, Sciences Sociétés* 14: 30-42.
- Blackshaw R.E., O'Donovan J.T., Harker K.N., Clayton G.W., Stougaard R.N. (2006). Reduced herbicide doses in field crops: a review. *Weed Biology and Management* 6(1): 10-17.
- Boiffin J., Stengel P. (1999). Réapprendre le sol : nouvel enjeu pour l'agriculture et l'espace rural. *In* Déméter 2000 : Economie et Stratégies agricoles, 2000, Armand Colin, Paris: 147-213.
- Bond W., Grundy A.C. (2001). Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research* 41(5): 383-405.
- Bonny S. (2005). Les systèmes de production agricole dans la chaîne agro-alimentaire : position et évolution. *Economie Rurale* 288: 91-98.
- Bonny S. (2006). L'agriculture biologique en Europe : situation et perspectives, Notre Europe: 30 p. http://www.notre-europe.eu/fileadmin/IMG/pdf/Bonny_Agrbio.pdf
- Bonny S. (2007). Agriculture, land areas and sustainable development: artificialisation and renewed links. The case of France, 47. *Congress of the ERSA and 44. Congrès de ASRDLF : Local governance and sustainable development*, Paris, 2007/08/29-2007/09/02, ERSA, European Regional Science Association, ASRDLF, Association de Science Régionale de Langue Française: 11 p.

- Bradley K.W. (2006). A review of the effects of row spacing on weed management in corn and soybean, *Plant arrangement in fields to maximize productivity*, 2004 CSSA meeting, Seattle, USA., Crop Science Society of America, Crop Management: 1-10.
- Bretagnolle V. (2004). Prairies et cultures fourragères : Quels enjeux pour les oiseaux dans les milieux céréaliers intensifs ? *Fourrages* 178: 171-178.
- Bretagnolle V. (2006). Evaluation des surfaces et durées de rotation optimales par modélisation, et validation expérimentale par des mesures agri-environnementales, *DIVA "Action Publique, Agriculture & Biodiversité"*, Rennes, 2006/10/23-25, MEDD: 45-52.
- Bretagnolle V., Houte S. (2005). Enjeux de biodiversité en céréaliculture intensive : diagnostic, actions et perspectives pour les oiseaux de plaine, *Agriculture et Biodiversité: s'accorder sur des actions concrètes* scéance du 23/03/05, Décamps H., ed., Académie d'Agriculture de France: 3-12.
- Brewer M.J., Elliott N.C. (2004). Biological control of Cereal Aphids in North America and mediating effects of host plant and Habitat Manipulation. *Annual Review of Entomology* 49(1): 219-242.
- Brumfield R.G., Rimal A., Reiners S. (2000). Comparative costs analyses of conventional, integrated crop management and organic methods. *HortTechnology* 10: 785-793.
- Brunschwig P., Veron J., Perrot C., Faverdin P., Delaby L., Seegers H. (2001). Etude technique et économique de systèmes laitiers herbagers en Pays de la Loire, 8. *rencontres autour des recherches sur les ruminants*: 237-245.
- Buchgraber K. (1997). Effects of grassland extensification on species composition and on yield of high quality, 2. *Pflanzensoziologische Tagung "Pflanzengesellschaften im Alpenraum und ihre Bedeutung für die Bewirtschaftung"*, Irnding Austria, 1997/09/01-02, BAL Gumpenstein: 63-71.
- Bugaud C. (2001). Influence de la nature des pâturage sur les caractéristiques de texture et de flaveur des fromages : cas des fromages d'Abondance. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 120 p.
- Bugaud C., Buchin S., Hauwuy A., Coulon J.B. (2002). Texture et flaveur du fromage selon la nature du pâturage : cas du fromages d'Abondance. *INRA Productions animales* 15(1): 31-36.
- Buller H. (2000). Regulation 2078: patterns of implementation. In *Agri-environmental Policy in the European Union*, (Buller H. et al., eds.), Ashgate, Aldershot: 219-254.
- Burel F., Baudry J. (2005). Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators* 5(4): 305-313.
- Burton R.J.F. (2004). Seeing Through the 'Good Farmer's' Eyes: Towards Developing an Understanding of the Social Symbolic Value of 'Productivist' Behaviour. *Sociologia Ruralis* 44(2): 195-215.
- Busck A.G. (2002). Farmers' landscape decisions: relationships between farmers' values and landscape practices. *Sociologia Ruralis* 42(3): 233-249.
- Callon M. (1986). Elements pour une sociologie de la traduction. La domestication des coquilles Saint-Jacques et des marins-pêcheurs dans la baie de Saint-Brieuc. *L'Année Sociologique* 36: 169-208.
- Callon M. (1991). Réseaux technico-économiques et irréversibilité. In *Figures de l'irréversibilité en économie*, (Boyer R. et al., eds.), Editions de l'EHESS, Paris: 195-230.
- Callon M., Lascoumes P., Barthes Y. (2001). Agir dans un monde incertain. Essai sur la démocratie technique, La couleur des idées, Seuil, Paris, 357 p.
- Candau J., Ruault C. (2002). Discussion pratique et discussion stratégique au nom de l'environnement : différents modes de concertation pour définir des règles de gestion des marais. *Economie rurale* 270: 19-35.
- Capitaine M. (2005). Organisation des territoires des exploitations agricoles. Impact du recours à des collectifs d'action: la conduite de chantiers de récolte en CUMA. Thèse, Institut Polytechnique de Lorraine, Nancy, 170 p.
- Carpenter S.R., DeFries R., Dietz T., Mooney H.A., Polasky S., Reid W.V., Scholes R.J. (2006). Millennium Ecosystem Assessment: Research Needs. *Science* 314(5797): 257-258.
- CE (2005). Organic farming in the European Union. Facts and figures, DG agriculture et développement rural, DG analyses économiques et évaluation: 30 p. http://ec.europa.eu/agriculture/qual/organic/facts_en.pdf
- Celette F., Wery J., Chantelot E., Celette J., Gary C. (2005). Belowground interactions in a Vine (*Vitis vinifera* L.)-tall Fescue (*Festuca arundinacea* Shreb.) intercropping system: water relations and growth. *Plant and Soil* 276(1-2): 205-217.
- Charmillot P., Pasquier D., Genini M., Olivier R., Ioriatti C., Butturini A. (2003). Résistance du carpocapse *Cydia pomonella* aux insecticides. Tests par application topique sur des larves diapausantes collectées en automne 2002 *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et d'Horticulture* 35(6): 363-368.
- Chicouene D. (2007). Mechanical destruction of weeds. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 27(1): 19-27.
- Cnasea (1997). Contribution à l'évaluation des mesures agri-environnementales. Enquête auprès de 1183 agriculteurs contractants: 37 p.
- Collins K.L., Boatman N.D., Wilcox A., Holland J.M., Chaney K. (2002). Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93(1/3): 337-350.
- Conan H. (1998). Le statut du fermage et la protection de l'environnement, Nantes.
- Connor D.J. (2001). Optimizing crop diversification. In *Crop science: progress and prospects*, (Nosberger J. et al., eds.), Cab International, Bristol, UK: 191-211.
- Cosser N.D., Gooding M.J., Thompson A.J., FroudWilliams R.J. (1997). Competitive ability and tolerance of organically grown wheat cultivars to natural weed infestations. *Annals of Applied Biology* 130(3): 523-535.
- Crochet F., Labreuche J. (2006). Techniques sans labour : réduire ses coûts d'implantation en Champagne berrichonne. *Perspectives agricoles* 326: 48-54.
- Crochet F., Labreuche J., Chambellant F., Moynier J.L. (2007a). Techniques sans labour : réduire ses coûts d'implantation en Poitou-Charentes. *Perspectives agricoles* 336: 40-45.
- Crochet F., Labreuche J., Couture D. (2007b). Techniques sans labour : réduire ses coûts d'implantation dans le Gâtinais. *Perspectives agricoles* 335: 50-53.
- Darré J.P. (1998). Production de diversité et production de connaissance. In *Pour une agriculture diversifiée*, (Jollivet M., ed.), L'Harmattan, Paris: 141-147.
- Deborde I. (2006). Dans une exploitation normande, effets du passage à un système herbager sur la consommation d'énergie, les coûts et le travail. *Fourrages* 187: 321-328.

- Debras J.-F., Dussaud A., Rieux R., Dutoit T. (2007). Recherche prospective sur le rôle " source " des haies en production fruitière intégrée. Le cas des perce-oreilles : *Forficula auricularia* L. et *Forficula pubescens* Gené. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 330(9): 664-673.
- Deffuant G. (2001). Improving agri-environmental policies: a simulation approach to the cognitive properties of farmers and institutions. Final report of the FAIR3 CT 2092 project, Cemagref: 191 p. <http://www.wisc.clermont.cemagref.fr/imagesproject/freport.pdf>
- Delattre F., Hauwuy A., Perron L. (2005). Les Appellations d'Origine Contrôlée fromagères des Savoie : dynamiques passées, acquis et risques de rupture face aux évolutions en cours (PAC, urbanisation). *Revue de Géographie Alpine* 93(4): 111-118.
- Deléage E. (2004). Paysans, de la parcelle à la planète. Socio-anthropologie du Réseau d'agriculture durable, Syllepse, Paris, 245 p.
- Demarquilly C. (1976). Avantages et inconvénients, vus à travers les animaux, des associations graminées et légumineuses. *Fourrages* 66: 117-130.
- Derksen D.A., Anderson R.L., Blackshaw R.E., Maxwell B. (2002). Weed dynamics and management strategies for cropping systems in the northern great plains. *Agronomy Journal* 94(2): 174-185.
- Deschanel I., Florac M. (1996). Lutte par confusion sexuelle contre le carpocapse. *Phytoma, la défense des végétaux* 482: 19-20.
- DRAF Bretagne (2007). Programme Breizh bocage, cahier des charges 18 p. http://draf.bretagne.agriculture.gouv.fr/drdaf/IMG/pdf/CahierChargesV2008-05-15_cle822e22.pdf
- Drake L., Bergström P., Svedsäter H. (1999). Farmers' attitude and uptake. In *Countryside stewardship: farmers, policies and markets*, (Huylenbroeck G.V., Whitby M., eds.), Elsevier Science, Oxford: 89-111.
- Dürr C., Aubertot J.N. (2000). Emergence of seedlings of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) as affected by the size, roughness and position of aggregates in the seedbed. *Plant and Soil* 219(1-2): 211-220.
- Duru M., Gibon A. (1988). Prévoir la valeur nutritive des foin et des regains dans les Pyrénées centrales. I - Principaux facteurs de variation de la composition chimique. *Fourrages* 114: 143-165.
- Ehrhard F. (2006). J'ai introduit du colza et du tournesol dans l'assolement. *La France agricole* 3160: 33.
- El Titi A., Boller E.F., Gendrier J.P. (1993). Integrated production principles and technical guidelines *IOBC WPRS Bulletin* 16(1): 96 p.
- Eurostat (2005). Organic farming in Europe, Statistics in Focus, Agriculture and Fisheries, N 31/2005: 8 p. http://ec.europa.eu/agriculture/qual/organic/statfocus0705_en.pdf
- Farber S., Costanza R., Childers D.L., Erickson J., Gross K., Grove M., Hopkinson C.S., Kahn J., Pincetl S., Troy A., Warren P., Wilson M. (2006). Linking Ecology and Economics for Ecosystem Management. *BioScience* 56: 121-133.
- Ferron P., Deguine J.P. (2005). Crop protection, biological control, habitat management and integrated farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 25(1): 17-24.
- FGACQ (2004). Analyse de groupe provinciale- Lait biologique 2003 Fédération des groupes conseils agricoles du Québec
- Fish R., Seymour S., Watkins C. (2003). Conserving English landscapes: land managers and agri-environmental policy. *Environment and Planning A* 35(1): 19-41.
- Fleury P. (1996). Les différentes composantes de la biodiversité dans les prairies. Exemples dans les Alpes du Nord françaises. *Acta botanica gallica* 143(4-5): 291-298.
- Fleury P. (2005). Biodiversité : atout et/ou contrainte de développement pour l'agriculture des Alpes du Nord, *Communication Académie d'Agriculture de France*, séance du 23 mars 2005, 23 mars 2005: 9 p.
- Fleury P. (2007). Agriculture et agriculteurs dans le développement des Alpes. L'agronomie à la rencontre d'autres disciplines. HDR, Ecole doctorale RP2E : Ressources, Procédés, Produits, Environnement, Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy, 148 p.
- Fleury P., Larrère R., Dorioz J.M., Giuseppe E., Jullian C., Birk C. (2003). Gestion concertée de la biodiversité, agriculture et développement local en montagne. *Montagnes méditerranéennes* 18: 65-74.
- Fleury P., Petit S., Larrère C., Dobremez L. (2006). Biodiversité : atout et/ou contrainte de développement pour l'agriculture des Alpes du Nord ?, *colloque de restitution des résultats du programme DIVA "action publique, agriculture et biodiversité"*, Rennes, 2006/10/23-25: 59-66
- Frandon J., Kabir F., Pizzol J. (2005). Amélioration du conditionnement des trichogrammes pour la lutte biologique contre la pyrale du maïs : vers plus de simplicité et d'efficacité, 7. *Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture*, Montpellier, 2005/10/ 26-27 AFPP.
- Geven C.G.M. (2000). Economic perspectives of organic vegetable farms in the Netherlands, 25. *International Horticultural Congress, Part 14: Horticultural Economics at Micro and Macro Level, International Trade and Marketing, International Cooperative Programs, Relations between Research, Development, Extension and Education*, Acta Horticulturae, 524, De Groot et al., ed., ISHS: 27-32.
- Gilardeau J.M. (1992). De l'agriculture à l'environnement: contrats, initiatives privées. *JCP N* 45/46: 335-347
- Gilardeau J.M. (1994). Agriculture et environnement. *Les Petites Affiches* 50: 12.
- Granatstein D. (2003). Tree fruit production with organic farming methods, Centre for Sustainable Agriculture and Natural Resources, Washington State University, Wenatchee: 10 p. <http://organic.tfrec.wsu.edu/OrganicFP/OrganicFruitProduction/OrganicMgt.PDF>
- Grasset M., Roger P., Dequin A., Follet D., Thebault M., Berkani M.E., Le Gall A. (1997). Etude de systèmes fourragers laitiers maximisant le pâturage en Bretagne : synthèse des résultats 95 et 96, analyse du fonctionnement et mise au point d'indicateurs, 4. *Journées Rencontres Recherches Ruminants (3R)*, Paris, 1997/12/04-05, Inra, Institut de l'Elevage: 9-14.
- Graves A.R., Burgess P.J., Palma J.H.N., Herzog F., Moreno G., Bertomeu M., Dupraz C., Liagre F., Keesman K., van der Werf W., Koeffeman de Nooy A., van den Briel J.P. (2007). Development and application of bio-economic modelling to compare silvoarable, arable, and forestry systems in three European countries. *Ecological Engineering* 29(4): 434-449.
- GTPi (2007). Directives pour les PER et la production fruitière intégrée en Suisse, Groupe de Travail pour le Production Fruitière Intégrée, Fruit-Union Suisse: 17 p. http://www.srva.ch/files/gtpi-saio-richtlinien_2007_f.pdf
- Guillot P., Fleury P., Jeannin B. (1998). Représentations de la montagne alpine dans la presse et approche physiognomique du paysage. *Cahiers Agricultures* 7(3): 213-221.
- Guthman J. (2004). Agrarian dreams. The paradox of organic farming in California, University of California Press, Berkeley, 264 p.
- Halfacree K. (1999). Contrasting roles for the post-productivist countryside. In *Contested countryside cultures: otherness, marginalisation and rurality*, (Cloke P., Little J., eds.), Routledge, London: 70-93.
- Hance T. (2002). Impact of cultivation and crop husbandry practices. In *The agroecology of Carabid beetles*, (Holland J.M., ed.), Intercept Ltd, Andover, UK: 231-249.
- Hanson J.C., Musser W.N. (2003). An economic evaluation of an organic grain rotation with regards to profit and risks, Working Paper College of agriculture & natural Resources, Department of Agricultural & Resource Economics, University of Maryland, 03-10.

- Hatcher P.E., Melander B. (2003). Combining physical, cultural and biological methods: prospects for integrated non-chemical weed management strategies. *Weed Research* 43(5): 303-322.
- Hatchuel A. (1999). Connaissances, modèles d'interaction et rationalisations - De la théorie de l'entreprise à l'économie de la connaissance. *Revue d'économie industrielle* 88: 187-209.
- Hatchuel A. (2001). Quel horizon pour les sciences de la gestion ? Vers une théorie de l'action collective. In Les nouveaux fondements des sciences de gestion, (David A. *et al.*, eds.), Vuibert, Paris: 7-43.
- Hauwuy A., Fleury P., Pocard P. (2005). Une agriculture s'appuyant sur la biodiversité des écosystèmes prairiaux et microbiens : l'exemple des zones de montagne des Alpes du Nord, avec des systèmes laitiers destinés à la production de fromages typés, *Conférence Internationale Biodiversité : Science et gouvernance*, Paris, 2005/01/24-28.
- Heatherly L.G., Elmore C.D., Spurlock S.R. (2001). Row width and weed management systems for conventional soybean plantings in the midsouthern USA. *Agronomy Journal* 93(6): 1210-1220.
- Heidger C., Nentwig W. (1989). Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 3. Artificial introduction of a spider species which preys on wheat pest insects. *Entomophaga* 34(4): 511-522.
- Heinz I. (2002). Co-operative agreements to improve efficiency and effectiveness of policy targets. In Nature and agriculture in the European Union: new perspectives on policies that shape the European countryside, (Brouwer F.M., van der Straaten J., eds.), Edward Elgar: 233-251.
- Hemingway R.G. (1999). The effect of changing patterns of fertilizer applications on the major mineral composition of herbage in relation to the requirements of cattle: a 50-year review. *Animal Science* 69(1): 1-18.
- Henle K., Alard D., Clitherow J., Cobb P., Firbank L., Kull T., McCracken D., Moritz R.F.A., Niemela J., Rebane M., Wascher D., Watt A., Young J. (2008). Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe - A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124(1-2): 60-71.
- Hervillard S., Crochet F., Labreuche J. (2006). Techniques sans labour : réduire ses coûts d'implantation en Pays de la Loire. *Perspectives agricoles* 328: 50-56.
- Herzon I., Mikk I. (2007). Farmers' perceptions of biodiversity and their willingness to enhance it through agri-environment schemes: A comparative study from Estonia and Finland. *Journal for Nature Conservation* 15(1): 10-25.
- Ison R.L., High C., Blackmore C.P., Cerf M. (2000). Theoretical frameworks for learning-based approaches to change in industrialised-country agricultures. In Cow up a tree : knowing and learning processes in agricultures of industrialised countries, Editions INRA, Paris: 31-54.
- Jackson W. (1985). New Roots for Agriculture, University of Nebraska Press, Lincoln, USA, 151 p.
- Janssen S., van Iltersum M.K. (2007). Assessing farm innovations and responses to policies: A review of bio-economic farm models. *Agricultural Systems* 94(3): 622-636.
- Javelle A. (2007). Perceptions de la biodiversité par des agriculteurs sur une zone atelier du nord-est de la Bretagne et évaluation de leur rencontre avec des chercheurs en environnement ou La main et le stylo. Thèse de doctorat, Ecole doctorale Vie-Agro-Santé, Université de Rennes 1, 354 p.
- Jeangros B., Troxler J. (2007). Are mineral fertilizers essential for a mountain dairy farm? *Revue Suisse d'Agriculture* 39(1): 31-36.
- Joannon A., Bro E., Thenail C., Baudry J. (2008). Crop patterns and habitat preferences of the grey partridge farmland bird. *Agronomy for Sustainable Development* 28: DOI: 10.1051/agro:2008011.
- Johnstone N., Serravalle C., Scapecchi P., Labonne J. (2007). Public environmental policy and corporate behaviour: project background, overview of the data and summary results. In Environmental Policy and Corporate Behaviour, (Johnstone N., ed.), Edward Elgar Publishing, en association avec OCDE.
- Joly P.-B. (2006). Transformations de l'innovation en agriculture: une analyse basée sur les recherches en sciences sociales, *Agronomes et innovations*, Le Pradel, 8-10 septembre 2004, Caneill J., ed., L'Harmattan: 21-39.
- Jouin A. (2003). Les techniques et le temps de travail pour l'entretien des haies. In De la haie aux bocages: organisation, fonctionnement et gestion, (Baudry J., Jouin A., eds.), Editions Inra, MEED: 155-167.
- Journet M. (2003). Des systèmes herbagers économes : une alternative aux systèmes intensifs bretons. *Fourrages* 173: 63-88.
- Jurt L. (1998). The aesthetic attitudes of farmers and their importance for biodiversity. *Agrarwirtschaft und Agrarsoziologie* No. 2: 125-137.
- Justes E., Dorsainvil F., Alexandre M., Thiebaud P. (2004). Simulation with STICS soil-crop model of catch crop effects on nitrate leaching during the fallow period and on N released for the succeeding main crop. In Controlling nitrogen flows and losses. 12th Nitrogen Workshop, (Hatch D.J. *et al.*, eds.): 444-446.
- Kaljonen M. (2006). Co-construction of agency and environmental management. The case of agri-environmental policy implementation at Finnish farms. *Journal of Rural Studies* 22(2): 205-216.
- Karlen D., Duffy M., Colvin T. (1995). Nutrient, labor, energy and economic evaluations of two farming systems in Iowa. *Journal of Production Agriculture* 8(4): 540-546.
- Kazenwadel G., van der Ploeg B., Badoux P., Häring G. (1998). Sociological and economic factors influencing farmers' participation in agri-environmental schemes. In The economics of landscape and wildlife conservation, (Dabbert S. *et al.*, eds.), CAB International, Wallingford: 187-203.
- Kirkland K.J., Holm F.A., Stevenson F.C. (2000). Appropriate crop seeding rate when herbicide rate is reduced. *Weed Technology* 14(4): 692-698.
- Klaus G., Schmill J., Schmid B., Edwards P.J. (2001). Diversité biologique - Les perspectives du siècle naissant: Résultats du projet suisse consacré à la biodiversité, Editions Birkhäuser Verlag, Bâle, 178 p.
- Kleijn D., Berendse F., Smit R., Gilissen N. (2001). Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413(6857): 723-725.
- Kleijn D., Sutherland W.J. (2003). How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40(6): 947-969.
- Knowler D., Bradshaw B. (2007). Farmers' adoption of conservation agriculture: A review and synthesis of recent research. *Food Policy* 32(1): 25-48.
- Koller N., Pearson S., Schiess C., Hirschi N. (1998). Qualité et réseaux dans les régions – nouveautés en compensation écologique. In Classeur "Nature et Paysage", Service Romand de Vulgarisation Agricole: 10 p.

- Kortbech-Olesen R. (2006). Demand for organic products from East Africa Capacity Building Task Force on Trade, Environment and Development, International Trade Centre (ITC), United Nations Conference on Trade and development (UNCTAD), United Nations Environment Programme (UNEP): 52 p.
http://www.unep-unctad.org/CBTF/events/arusha/Draft%20ITC%20UNCTAD%20demand%20study%20_25%20FEB%2006_.pdf
- Kuc J. (2001). Concepts and direction of induced systemic resistance in plants and its application. *European Journal of Plant Pathology* 107(1): 7-12.
- Labreuche J., Laurent F., Moquet M., Protin P.V., Aubrion G. (2006). Cultures intermédiaires : la protection des eaux pour un surcoût de 20 à 45 €/ha. *Perspectives agricoles* 321: 22-29.
- Labreuche J., Viloingt T., Caboulet D., Daouze J.P., Duval R., Ganteil A., Jouy L., Quere L., Boizard H., Roger-Estrade J. (2007). La pratique des TCSL en France, Evaluation des impacts environnementaux des Techniques Culturelles Sans Labour (TCSL) en France, Arvalis Institut du Végétal, N° de contrat 04 75C 0014.
<http://www2.ademe.fr/servlet/getBin?name=5680C7959D885993461050D16846DCE91201854798739.pdf>
- Lagrange L., Valceschini E. (2000). Les signes officiels de qualité. Efficacité, politique et gouvernance. *Economie Rurale* 258: 4-5.
- Laignel G., Benoît M. (2004). Production de viande ovine en agriculture biologique comparée à l'élevage conventionnel : résultats technico-économiques d'exploitations de plaine et de montagne du nord du Massif central. *INRA Productions animales* 17(2): 133-143.
- Lamine C., Bellon S. (à paraître). Conversion to organic farming: a multidimensional research object at the crossroads of agricultural and social sciences. A review. *Agronomy for Sustainable Development* DOI: 10.1051/agro:2008007.
- Landis D.A., Wratten S.D., Gurr G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Lankoski L. (2006). Environmental and economic performance: the basic links. In *Managing the Business Case for Sustainability : The Integration of Social, Environmental and Economic Performance* (Schaltegger S. et al., eds.), Greenleaf Publishing, Sheffield: 32-46.
- Lanoie P., Llerena D. (2007). Des billets verts pour les entreprises agricoles vertes ?, Working paper GAEL, UMR GAEL, 2007-08: 37 p.
<http://www.grenoble.inra.fr/Docs/pub/A2007/gael2007-08.pdf>
- Larrère R., Fleury P. (2004). Malentendus, incompréhensions et accords dans la gestion de la biodiversité. *Fourrages* 179: 307-318.
- Laurent F., Fontaine A. (2006). Pertes d'azote par lessivage : cultures intermédiaires, une efficacité immédiate et durable. *Perspectives agricoles* 327: 26-30.
- Le Du-Blayot L., Le Cœur D. (2007). Évaluation de la qualité écologique et de l'entretien des nouvelles haies des programmes de replantation dans les exploitations agricoles. In *Paysages : de la connaissance à l'action*, (Berlan-Darqué M. et al., eds.), Editions Quae.
- Légrand M.A., Levie A., Hance T. (2001). Mise au point d'une technique de lutte contre les pucerons de céréales à l'aide de microhyménoptères parasitoïdes, Ministère des Classes Moyennes et de l'Agriculture: 72 p.
- Lemaire G. (1999). Les flux de tissus foliaires au sein des peuplements prairiaux. Éléments pour une conduite raisonnée du pâturage. *Fourrages* 159: 203-222.
- Lémery B. (2003). Les agriculteurs dans la fabrique d'une nouvelle agriculture. *Sociologie du travail* 45(1): 9-25.
- Leopold A. (1949). *A sand county almanac*, Oxford University Press, 226 p.
- Levie A., Légrand M.-A., Dogot P., Pels C., Baret P.V., Hance T. (2005). Mass releases of *Aphidius rhopalosiphii* (Hymenoptera: Aphidinae), and strip management to control of wheat aphids. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 105(1-2): 17-21.
- Loomis R.S., Connor D.J. (1996). Crop ecology: productivity and management in agricultural systems, Cambridge University Press: 552 p.
- Lorvellec L. (1995). GATT, agriculture et environnement. *Revue de droit rural* 234: 284-293.
- Lynch J. (1998). The role of nutrient-efficient crops in modern agriculture. *Journal of Crop Production* 1(2): 241-264.
- Marchenay P. (2005). Conserver vivant, savoirs et pratiques locales : une gageure. In *biodiversité et savoirs naturalistes locaux en France*, (Berard L., ed.), Cirad, Iddri, IFB, Inra, Paris: 91-99.
- Mason H.E., Spaner D. (2006). Competitive ability of wheat in conventional and organic management systems: a review of the literature. *Canadian Journal of Plant Science* 86(2): 333-343.
- Matthews R., Gilbert N., Roach A., Polhill J., Gotts N. (2007). Agent-based land-use models: a review of applications. *Landscape Ecology* 22(10): 1447-1459.
- Menzler-Hokkanen I. (2006). Socioeconomic significance of biological control. In *An Ecological and Societal Approach to Biological Control*, Progress in Biological Control, Springer Netherlands: 13-25.
- Meynard J.M., Aggeri F., Coulon J.B., Habib R., Tillon J.P. (2006). Recherches sur la conception de systèmes agricoles innovants, Rapport à la Direction de l'INRA: 55 p. + annexes.
- Meynard J.M., Debaeke P., Dejoux J.F., Saulas P. (1997). What type of varietal selection for sustainable agriculture? *OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides* 4(6): 426-430.
- Michel-Guillou E., Moser G. (2006). Commitment of farmers to environmental protection: From social pressure to environmental conscience. *Journal of Environmental Psychology* 26(3): 227-235.
- Miéville-Ott V. (2000). Les éleveurs du Jura face à l'écologisation de leur métier. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 40: 75-84.
- Miéville-Ott V. (2001). De l'ordre et de l'entretien. Les représentations paysannes de la nature et du paysage. In *On achève bien les paysans*, (Droz Y., Miéville-Ott V., eds.), 5, Georg, Genève: 9-101.
- Mignolet C., Schott C., Benoît M. (2004). Spatial dynamics of agricultural practices on a basin territory: a retrospective study to implement models simulating nitrate flow. The case of the Seine basin. *Agronomie* 24(4): 219-236.
- Morlon P., Benoît M. (1990). Étude méthodologique d'un parcellaire d'exploitation agricole en tant que système. *Agronomie* 10(6): 499-508.
- Morris C., Potter C. (1995). Recruiting the new conservationists: Farmers' adoption of agri-environmental schemes in the U.K. *Journal of Rural Studies* 11(1): 51-63.
- Morris J., Mills J., Crawford I.M. (2000). Promoting farmer uptake of agri-environmental schemes: the Countryside Stewardship Arable Options Scheme. *Land use Policy* 17: 241-254.
- Mougenot C. (2003). *Prendre soin de la nature ordinaire*, Maison des sciences de l'homme, Editions Inra, 230 p.
- Neeser C., Dille A., Krishnan G., Mortensen D.A., Rawlinson J.T., Martin A.R., Bills L.B. (2004). Title: WeedSOFT(R): a weed management decision support system. *Weed Science* 52(1): 115-122.
- Nieddu G., Graviano O., Porqueddu C., Fiori P.P. (2000). Effects of ground cover on grapevines. *Informatore Agrario* 56(2): 63-78.

- Nieminen M. (1999). What land? What nature? What threat? Controversy over Finnish shorelines. *In All shades of green. The environmentalization of Finnish society*, (Kontinen E. *et al.*, eds.), SoPhi: 180-196.
- Pacini C., Wossink A., Giesen G., Vazzana C., Huirne R. (2003). Evaluation of sustainability of organic, integrated and conventional farming systems: a farm and field-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 95(1): 273-288.
- Papy F. (1987). Comportement d'une couche labourée sous des actions de compactage en fonction de son état hydrique et structural. *Agronomie* 7(2): 111-121.
- Papy F., Baudry J. (2005). Le système de culture : différents niveaux d'organisation à distinguer et articuler. *In Agronomes et Territoires, 2èmes entretiens du Pradel* (2002/09/12-13), (Prévost P., ed.), L'Harmattan: 171-182.
- Parsons B. (2005). Rentabilité comparée des fermes laitières biologiques du Nord-Est, mimeo, Université du Vermont.
- Pascual U., Perrings C. (2007). Developing incentives and economic mechanisms for in situ biodiversity conservation in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 256-268.
- Pekar S. (1999). Effect of IPM practices and conventional spraying on spider population dynamics in an apple orchard. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73(2): 155-166.
- Phimister E., Roberts D. (2006). The effect of off-farm work on the intensity of agricultural production. *Environmental & Resource Economics* 34(4): 493-515.
- Picard M. (2007). Bio – Une tendance qui envahit tous les rayons. *L.S.A.* 1996: 36-45.
- Pimentel D., Hepperly P., Hanson J., Douds D., Seidel R. (2005). Environmental, energetic, and economic comparisons of organic and conventional farming systems. *BioScience* 55(7): 573-582.
- Pinton F., Alphanhéry P., Billaud J.P., Deverre C., Fortier A., Géniaux G. (2007). La construction du réseau Natura 2000 en France, La Documentation Française, Paris, 254 p.
- Plancquaert P. (1976). Les associations graminées + légumineuses: résultats expérimentaux de l'I.T.C.F. *Fourrages* 66: 31-61.
- Plancquaert P. (1990). Création des prairies temporaires et artificielles. *In Encyclopédie des techniques agricoles*, Techniques Agricoles, Paris: fasc. 2220, 1-19.
- Porter M. (1991). American's Green Strategy. *Scientific American* 264: 168.
- Porter M., van der Linde C. (1995). Towards a new conception of environment-competitiveness relationship. *Journal of Economic Perspectives* 9(4): 97-118.
- Potter V.R. (1988). Global bioethics: building on the Leopold legacy, Michigan State University Press, 203 p.
- Potts D. (2002). Arable farming: the options for game and wildlife. *Journal of the Royal Agricultural Society of England* 163: 72-82.
- Poux X. (2006). Agriculture, environnement et territoires : quatre scénarios à l'horizon 2025, La documentation française, Paris, 224 p.
- Prager K., Vancly F. (2007). Balancing bottom-up and top-down: Landcare and natural resource management in Germany and Australia, 22. *Congress of the European Society for Rural Sociology (ESRS)*, Wageningen, 2007/08/20-24.
- Purtauf T., Roschewitz I., Dauber J., Thies C., Tschamtkke T., Wolters V. (2005). Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(2): 165-174.
- Quemada M., Cabrera M.L., McCracken D.V. (1997). Nitrogen release from surface-applied cover crop residues: evaluating the CERES-N submodel. *Agronomy Journal* 89(5): 723-729.
- Rathke G.W., Behrens T., Diepenbrock W. (2006). Integrated nitrogen management strategies to improve seed yield, oil content and nitrogen efficiency of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 117(2-3): 80-108.
- Reichelderfer K.H., Bottrell D.G. (1985). Evaluating the economic and sociological implications of agricultural pests and their control. *Crop Protection* 4(3): 281-297.
- Rengel Z. (2001). Genotypic differences in micronutrient use efficiency in crops. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32(7/8): 1163-1186.
- Richard G., Cellier P. (1998). Effect of tillage on bare soil energy balance and thermal regime: an experimental study. *Agronomie* 18(3): 163-180.
- Rickert K.G. (1996). Stocking rate and sustainable grazing systems. *In Grassland science in perspective*, (Elgersma A. *et al.*, eds.), Wageningen Agricultural University Papers: 29-63.
- Rieux R., Simon S., Defrance H. (1999). Role of hedgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73(2): 119-127.
- Roger-Estrade J., Recous S., Pellerin S. (2006). Effets des systèmes de culture sur l'évolution des états du milieu cultivé. *In L'agronomie aujourd'hui*, (Doré T. *et al.*, eds.), Editions Quae, Paris: 169-248.
- Rozakis S., Danalatos N., Tsioukas K. (2001). Crop rotation in Thessaly: bio-economic modeling for efficient farm management. *Medit* 12(4): 50-57.
- Sanchez-Giron V., Serrano A., Hernanz J.L., Navarrete L. (2004). Economic assessment of three long-term tillage systems for rainfed cereal and legume production in semiarid central Spain. *Soil & Tillage Research* 78(1): 35-44.
- Sarrazin C. (2006). Blé dur : la rotation est plus rentable que la monoculture. *La France agricole* 3153: 33.
- Schans J. (1996). MGOPT_CROP, a multiple goal linear programming model for optimisation of crop rotations, version 1.0, AB-DLO, 69: 79 p.
- Schmidt W. (2007). How long does it take for diversity to return to species-poor *Alopecurus pratensis* meadows? Results of permanent plot experiments following reduction of agricultural use intensity. *Hercynia* 40(1): 111-132.
- Schramek J., Biehl D., Buller H., Wilson G.A. (1999). Implementation and effectiveness of agri-environmental schemes established under Regulation 2078/92. Final Consolidated Report, Project FAIR 1, CT95-274., Institut für ländliche Strukturforchung.
- Schröder B., Seppelt R. (2006). Analysis of pattern-process interactions based on landscape models--Overview, general concepts, and methodological issues. *Ecological Modelling* 199(4): 505-516.
- Sebillotte M. (1974). Agronomie et agriculture : essai d'analyse des tâches de l'agronome. *Cahiers ORSTOM, série Biologie* 24: 3-25.
- Sebillotte M. (1990). Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In: (Eds), ". INRA, Paris, pp. 165-196. *In Les systèmes de culture*, (Combe L., Picard D., eds.), Inra: 165-196.
- Siebert R., Toogood M., Knierim A. (2006). Factors affecting European farmers' participation in biodiversity policies. *Sociologia Ruralis* 46(4): 318-340.
- Simon C., Leconte D., Vertès F., Le Meur D. (1997). Maîtrise de la pérennité du trèfle blanc dans les associations. *Fourrages* 152: 483- 498.
- Simon H.A. (1955). A Behavioral Model of Rational Choice. *Quarterly Journal of Economics* 69(1): 99-118.

- Simon S. (1999). Incidence de l'environnement végétal sur les populations d'arthropodes du verger de poiriers. Thèse de doctorat, Biologie des populations et écologie, Université de Montpellier 2, Montpellier, 438 p.
- Sorby K. (2002). What is sustainable coffee?, Background paper, Agricultural Technology Note World Bank, 30: 7 p. http://www-wds.worldbank.org/external/default/WDSContentServer/WDSP/IB/2004/07/15/000090341_20040715133751/Rendered/PDF/296000Sustana10also02453501public1.pdf
- Storkey J., Westbury D.B. (2007). Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Management Science* 63(6): 517-523.
- Stott A.W., Walker K., Bowley F. (1996). Determining optimum crop rotations using dynamic programming. *Scottish Agricultural Economics Review* 9: 1-7.
- Sunderland K., Samu F. (2000). Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 95(1): 1-13.
- Teasdale J.R., Pillai P., Collins R.T. (2005). Synergism between cover crop residue and herbicide activity on emergence and early growth of weeds. *Weed Science* 53(4): 521-527.
- Thenail C. (1996). Exploitations agricoles et territoire(s) : contribution à la structuration de la mosaïque paysagère. thèse de doctorat, Université de Rennes 1, 350 p.
- Thenail C. (2002). Relationships between farm characteristics and the variation of the density of hedgerows at the level of a micro-region of bocage landscape. Study case in Brittany, France. *Agricultural Systems* 71(3): 207-230.
- Thenail C. (2003). Les structures du parcellaire, le fonctionnement des exploitations agricoles et les usages du sol. In De la haie aux bocages: organisation, fonctionnement et gestion, (Baudry J., Jouin A., eds.), Editions Inra, MEED: 169-203.
- Thenail C., Baudry J. (2004). Variation of farm spatial land use pattern according to the structure of the hedgerow network (bocage) landscape: a case study in northeast Brittany. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101(1): 53-72.
- Thenail C., Codet C., Le Coeur D., Baudry J. (2004). La gestion technique des bordures de champs dans les exploitations agricoles, *Colloque interrégional savoirs et savoir-faire sur les bassins versants*, Vannes, France: 141-142.
- Thevenet C., Dobremez L., Fleury P., Larrère R. (2006). Insertion de contrats de préservation de la biodiversité dans des exploitations agricoles des Alpes du Nord. *Fourrages* 188: 495- 510.
- Thompson P.B. (1995). The spirit of the soil : agriculture and environmental ethics, Routledge, Taylor & Francis Group, London, 208 p.
- Tirel J.C. (1987). Intensification hier? Extensification demain? Un essai d'analyse d'images sur des clichés flous... Editions Inra, 98 p.
- Tomasi J.P. (1990). Droit rural et protection de l'environnement. Thèse de doctorat, Université Lyon 3, 1452 p.
- Trewavas A. (2004). A critical assessment of organic farming-and-food assertions with particular respect to the UK and the potential environmental benefits of no-till agriculture. *Crop Protection* 23(9): 757-781.
- Tuovinen T. (1994). Influence of surrounding trees and bushes on the phytoseiid mite fauna on apple orchard trees in Finland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 50(1): 39-47.
- Turner R.J., Davies G., Moore H., Grundy A.C., Mead A. (2007). Organic weed management: a review of the current UK farmer perspective. *Crop Protection* 26(3): 377-382.
- van Alebeek F., Kamstra J.-H., van Kruistum G., Visser A. (2006). Improving natural pest suppression in arable farming : field margins and the importance of ground dwelling predators. *IOBC WPRS Bulletin* 29(6): 137-140.
- van Lenteren J.C., Woets J. (1988). Biological and integrated pest control in greenhouses. *Annual Review of Entomology* 33: 239-269.
- Verniers A., Seconda L. (2005). Les cultures intermédiaires. *Référence environnement* 20/09/2005.
- Walford N. (2002). Agricultural adjustment: adoption of and adaptation to policy reform measures by large-scale commercial farmers. *Land Use Policy* 19(3): 243-257.
- Walford N. (2003). Productivism is allegedly dead, long live productivism. Evidence of continued productivist attitudes and decision-making in South-East England. *Journal of Rural Studies* 19(4): 491-502.
- Watson P.R., Derksen D.A., Van Acker R.C. (2006). The ability of 29 barley cultivars to compete and withstand competition. *Weed Science* 54(4): 783-792.
- Wearing C.H. (1988). Evaluating the IPM implementation process. *Annual Review of Entomology* 33: 17-38.
- Webster J.P.G., Bowles R.G., Williams N.T. (1999). Estimating the economic benefits of alternative pesticide usage scenarios: wheat production in the United Kingdom. *Crop Protection* 18(2): 83-89.
- Wicks G.A., Nordquist P.T., Baenziger P.S., Klein R.N., Hammons R.H., Watkins J.E. (2004). Winter wheat cultivar characteristics affect annual weed suppression. *Weed Technology* 18(4): 988-998.
- Wiesman U., Liechti K., Rist S. (2005). Between conservation and development. Concretizing the First World Natural Heritage Site in the Alps Trough Participatory Processes. *Mountain Research and Development* 25(2): 128-138.
- Wiggering H., Müller K., Werner A., Helming K. (2003). The concept of multifunctionality in sustainable land development. In Sustainable Development of Multifunctional Landscapes, (Helming K., Wiggering H., eds.), Springer Berlin: 3-18.
- Willer H., Yussefi M. (2006). The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2006, International Federation of Organic Agriculture Movements (IFOAM) & Research Institute of Organic Agriculture (FiBL): 211. <http://orgprints.org/5161/01/yussefi-2006-overview.pdf>
- Wilson E.O. (2002). The future of life, Knopf, 256 p. [traduction française: L'avenir de la vie, Paris, Ed. du Seuil, 2002, 288 p].
- Wyss E. (1995). The effects of weed strips on aphids and aphidophagous predators in an apple orchard. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75(1): 43-49.
- Yliskyla-Peuralahti J. (2003). Biodiversity - a new spatial challenge for Finnish agri-environmental policies? *Journal of Rural Studies* 19(2): 215-231.
- Zebisch M., Wechsung F., Kenneweg H. (2004). Landscape response functions for biodiversity: assessing the impact of land-use changes at the county level. *Landscape and Urban Planning* 67(1-4): 157-172.
- Zehnder G., Gurr G.M., Kühne S., Wade M.R., Wratten S.D., Wyss E. (2007). Arthropod pest management in organic crops. *Annual Review of Entomology* 52: 57-80.
- Zhang Z.H., Weaver S.E., Hamill A.S. (2000). Risks and reliability of using herbicides at below-labeled rates. *Weed Technology* 14(1): 106-115.

Chapitre 4.

Biodiversité, agriculture et politiques publiques

Coordonateur :
Michel Trommetter

Contributeurs :
Christian Deverre
Isabelle Doussan
Philippe Fleury
Felix Herzog
Robert Lifran

Sommaire

Introduction	3
4.1. Le "statut" juridique et économique de la biodiversité	5
4.1.1. La biodiversité et les sciences juridiques	5
4.1.1.1. L'historique de la prise en compte de la biodiversité par le droit	5
4.1.1.2. Les difficultés de la protection juridique de la biodiversité	6
4.1.2. La biodiversité et les sciences économiques	10
4.1.2.1. L'évolution des liens entre sciences économiques et biodiversité	10
4.1.2.2. La valeur de la biodiversité	11
4.1.2.3. La gestion des interactions locales	14
4.2. Le cadre d'action des politiques publiques	18
4.2.1. La Convention sur la Diversité Biologique	18
4.2.2. La Stratégie Européenne	19
4.2.3. La Stratégie Nationale pour la Biodiversité	20
4.3. Les instruments communautaires et français de préservation de la biodiversité dans le domaine agricole	21
4.3.1. Les Mesures Agro-environnementales (MAE)	21
4.3.1.1. Le contexte général des MAE	21
4.3.1.2. L'analyse de la littérature sur les MAE et leurs liens avec la biodiversité	25
4.3.1.3. Une synthèse	37
4.3.2. Le dispositif Natura 2000	39
4.3.2.1. La mise en œuvre du dispositif Natura 2000 en France	40
4.3.2.2. Les outils de protection de la biodiversité dans les sites Natura 2000	41
4.3.3. La conditionnalité des soutiens publics	42
4.3.3.1. La mise en œuvre de la conditionnalité	42
4.3.3.2. L'acceptabilité et l'évaluation de la mesure	44
4.3.4. La certification	46
4.3.4.1. L'efficacité environnementale	47
4.3.4.2. L'efficacité économique pour les producteurs	49
4.3.4.3. L'exemple de l'agriculture biologique	49
4.3.4.4. La certification : des limites	51
4.4. L'augmentation de l'efficacité des instruments associés à l'action publique	53
4.4.1. La cohérence des politiques publiques	53
4.4.2. L'amélioration de la mesure de la biodiversité et de sa valeur	54
4.4.2.1. L'analyse juridique et économique des atteintes à la biodiversité	54
4.4.2.2. La prise en compte de nouveaux services écosystémiques et de nouvelles activités	57
4.4.3. Une meilleure connaissance de la biodiversité dans sa relation à l'agriculture	61
4.4.4. Une meilleure régulation de la relation entre agriculteur et biodiversité	62
4.4.4.1. La construction de réseaux	62
4.4.4.2. Les différentes conceptions du débat public	63
4.4.5. Des mesures d'accompagnement : des innovations	65
4.4.5.1. Les systèmes agricoles innovants	65
4.4.5.2. Les innovations d'intrants	66
4.4.6. Des changements sociétaux	68
4.4.7. Synthèse conclusive	69
Annexe	71
Références bibliographiques citées dans le Chapitre 4	75

Introduction

Les pays développés prennent davantage en compte les enjeux environnementaux liés aux productions agricoles. Pourtant, la mise en œuvre de politiques publiques en liaison avec la biodiversité dépend largement de la construction sociale des objectifs à atteindre et des types d'outils mobilisables pour aboutir à une efficacité satisfaisante sur les plans économique, écologique et social. Certains modèles théoriques ont été proposés ; par exemple, l'agriculture écologiquement intensive¹ aurait principalement pour objectifs d'une part, de réduire les impacts sur la biodiversité (améliorer l'efficacité écologique et sociale) et d'autre part, d'améliorer la manière dont les pratiques agricoles mobilisent les services écosystémiques. Green et al. (2005) montrent que l'arbitrage entre agricultures intensives et extensives dans un objectif de gestion de la biodiversité est complexe et ils proposent deux options pour le développement de l'agriculture en lien avec la biodiversité : favoriser l'agriculture intensive potentiellement destructrice de biodiversité et protéger le reste ; extensifier totalement la production agricole au risque d'accélérer la déforestation, donc d'avoir potentiellement des effets destructeurs sur la biodiversité. Comme souvent dans ce genre d'arbitrage, l'optimum est sûrement une combinaison des deux. D'ailleurs, les chapitres précédents ont montré que l'agriculture pouvait mobiliser certains services liés à une bonne gestion de la biodiversité, notamment au plan agronomique, et ont mis en évidence des marges de manœuvre permettant de mieux concilier objectifs de production agricole et objectifs de préservation de la biodiversité, par exemple par le biais d'une modification des itinéraires techniques appliqués dans les parcelles ou la gestion des espaces semi-naturels présents sur le territoire de l'exploitation. L'analyse a également montré qu'un frein à l'adoption de telles options plus favorables à la biodiversité résultait des coûts additionnels et du manque à gagner au niveau de l'exploitation agricole (donc principalement un problème d'efficacité économique de ces options).

A la suite des travaux présentés précédemment, ce chapitre a pour objectif de soulever les points spécifiques tant pour la construction de politiques publiques associant agriculture et biodiversité que pour la définition d'outils de mise en œuvre. L'objectif est donc d'identifier les caractéristiques qui permettront de proposer des politiques publiques qui fassent le lien entre pratiques agricoles, biodiversité, productions et marchés agricoles.

Dans une première section, du fait que le concept de biodiversité reste délicat à appréhender (voir Chapitre liminaire), nous reviendrons sur le statut juridique et économique de la biodiversité. En effet, la manière dont le concept de biodiversité a évolué au cours du temps dans les diverses disciplines explique certaines difficultés que l'on peut encore rencontrer aujourd'hui dans la mise en œuvre de politiques publiques. Sur le plan des sciences juridiques, cette évolution qui ne s'est pas faite sans mal, a des effets sur l'effectivité même du droit de l'environnement. Quant aux sciences économiques, l'évolution du concept de biodiversité n'est pas étrangère à la difficulté à en appréhender la valeur. Or l'approche par la valeur est mobilisée pour construire des politiques publiques, ce qui a pu générer des conflits d'usages au lieu de les régler.

La seconde section sera consacrée au cadre d'action, international, européen et national, des politiques publiques. Même s'il existe certaines flexibilités dans la mise en œuvre de ces diverses stratégies, une politique publique, quel que soit son levier d'action (réglementaire, définition de droits, mécanismes incitatifs...) devra correspondre à la mise en œuvre de ces diverses stratégies retenues aux différents niveaux d'échelle.

¹ L'agriculture écologiquement intensive a plusieurs objectifs (Griffon, 2006) : i) Proposer des systèmes agricoles qui se substituent aux pratiques basées sur un modèle où la dépendance des agriculteurs aux firmes semencières et agrochimiques est trop importante, l'objectif étant d'améliorer l'efficacité économique et sociale ; ii) Améliorer la productivité des pratiques extensives des agriculteurs pour limiter la déforestation, donc limiter les effets défavorables sur la biodiversité. L'objectif est d'augmenter l'efficacité économique et sociale tout en améliorant l'efficacité écologique. L'agriculture écologiquement intensive propose donc de mettre en œuvre des pratiques construites en harmonie avec l'écosystème dans lequel elle se trouve, pour améliorer la production agricole sans recourir (ou de manière limitée) à des intrants chimiques.

Dans une troisième section, les instruments communautaires et français de préservation de la biodiversité dans le domaine agricole seront analysés. Il est vrai qu'en termes d'impacts sur la biodiversité, c'est en réalité l'ensemble des mesures concernant l'agriculture qu'il aurait fallu passer au crible de l'expertise. Toutefois devant l'ampleur de la tâche, le choix a été fait de ne présenter que les principaux instruments de protection de la biodiversité dans le domaine agricole, à savoir les mesures agro-environnementales, le dispositif Natura 2000, la conditionnalité des paiements directs et enfin les outils de certification². Pour chacun de ces instruments, seront tout d'abord présentées de manière générale leurs conditions de mise en œuvre tant au niveau européen qu'au niveau français. La littérature scientifique portant sur l'identification des caractéristiques qui ont des effets positifs ou négatifs sur la mise en œuvre des divers instruments aux niveaux juridique, socio-économique et écologique sera ensuite étudiée. Cela permettra de faire une synthèse sur ces différents instruments en montrant que, même s'ils ont des aspects positifs (à des degrés divers) quant à la gestion de la biodiversité, des améliorations sont toujours possibles, particulièrement quant aux conditions de leurs évaluations (économique, écologique et sociale).

Cette dernière constatation est à l'origine d'une quatrième section sur les pistes possibles d'une amélioration de l'efficacité des instruments de, ou associés à, l'action publique. En effet, en dépit d'une intégration croissante de l'environnement en général et de la biodiversité, dans les politiques agricoles communautaire et française, les précédentes sections ont mis en évidence les avantages et des limites des instruments présentés et utilisés. Apparaît notamment l'intérêt d'avoir une cohérence des politiques publiques qui sera un préalable à la mise en relation entre agriculture et biodiversité. L'efficacité de cette mise en cohérence peut être favorablement accompagnée par d'autres facteurs : seront ainsi présentés les travaux sur l'amélioration nécessaire de la mesure de la valeur de la biodiversité qui nécessite avant tout de mieux la connaître ; viendront ensuite les travaux qui permettent d'améliorer la régulation de la relation entre agriculture et biodiversité par une meilleure coordination entre les divers acteurs (et pas seulement les agriculteurs) impliqués dans les usages et la gestion de la biodiversité ; pour autant, l'efficacité de cette coordination entre les acteurs pourra être encore améliorée grâce à des incitations à innover tant dans la création de systèmes agricoles (pratiques, liens avec les acteurs de la filière...) que dans les intrants (semences, pesticides...) nécessaires à la production agricole. Enfin, de manière plus prospective, les travaux référencés relatifs aux changements sociétaux et plus particulièrement aux circuits de diffusion des productions agro-alimentaires, seront plus rapidement abordés.

Une dernière section de conclusion permettra de dresser un bilan des actions passées en mettant en avant les éléments positifs mais également les manques qui ont pu être identifiés. Enfin, quelques voies d'améliorations fondées sur la littérature scientifique mobilisée pour ce travail pourront être proposées.

² Néanmoins, d'autres dispositifs généraux, tels que la réglementation des produits phytopharmaceutiques, le droit de la responsabilité civile, le droit de l'eau, les règles de police de l'environnement, ou plus ciblés comme le bail rural environnemental, seront abordés au fil du texte.

4.1. Le "statut" juridique et économique de la biodiversité

Le concept de biodiversité n'est pas facilement appréhendable par les diverses disciplines. D'autant plus que la prise en compte de ce concept a évolué au cours du temps en passant par exemple d'une approche basée uniquement sur les espèces et les écosystèmes remarquables à une approche intégrant également les services écosystémiques. Sera donc présentée la manière dont les juristes et les économistes ont appréhendé la biodiversité dans leurs disciplines respectives. C'est ainsi que les outils et concepts qui ont été mobilisés et éventuellement les difficultés rencontrées pour répondre aux questions relatives à la prise en compte de la biodiversité pourront être identifiés.

4.1.1. La biodiversité et les sciences juridiques

Un rapide historique de la prise en compte de la biodiversité par le droit (section 4.1.1.1) permet de comprendre l'origine des difficultés de sa protection juridique (4.1.1.2).

4.1.1.1. *L'historique de la prise en compte de la biodiversité par le droit*

Les analyses juridiques relatives à l'évolution du droit de l'environnement permettent de replacer les règles protectrices de la biodiversité dans une perspective historique (par ex. Born & De Sadeleer, 2004; De Klemm, 2001). Le besoin de droit, comme mode de régulation des rapports entre les activités humaines et les ressources naturelles, naît d'une part de l'exploitation, voire de la surexploitation, de ces dernières, et d'autre part de la nécessité d'assurer la santé et la sécurité des personnes contre des dommages résultant d'atteintes aux milieux naturels (pollution des eaux, de l'air notamment). L'institution de règles juridiques protectrices des ressources naturelles a donc, dans un premier temps³, pour objectifs d'organiser le partage de l'accès aux ressources et la préservation du capital économique qu'elles représentent, et de réduire les pollutions et nuisances résultant d'activités dangereuses pour l'homme. Cette approche utilitariste et anthropocentrée commence à évoluer sous l'impulsion de scientifiques et d'un mouvement d'opinion (au moins dans les pays du Nord) en faveur d'une politique de conservation de la nature. La période 1970-80, qui marque la naissance du droit de l'environnement moderne, voit se construire un droit plus complexe, formé d'un arsenal de régimes juridiques protecteurs des espèces de faune et de flore les plus vulnérables, ou de certains sites remarquables, auxquels s'ajoutent des limitations ou des interdictions fixées aux activités humaines en raison de leur impact sur les ressources naturelles. La période 1980-92 est celle des tentatives d'approches globales et de la construction de concepts propres à rendre compte des spécificités et de la complexité des rapports entre l'homme et son environnement naturel. Le concept de biodiversité en est un. Plusieurs études juridiques (par ex. Lambert-Habib, 2002) relèvent en effet qu'antérieurement à 1992, l'approche juridique de la biodiversité est scindée entre les trois éléments la composant - la diversité génétique, la diversité spécifique et la diversité écologique -, avec des découpages au sein de chaque élément. Les auteurs sont nombreux à noter que l'efficacité d'un droit éclaté de la biodiversité est très réduite, puisque l'on se contente de protéger des éléments isolés de l'environnement, sans prendre en compte l'écosystème. De plus, ces règles protectrices sont le plus souvent contrecarrées par des normes plus efficaces, dont l'application porte atteinte à l'environnement. Par exemple, des règles protectrices d'une espèce aquatique (comme l'interdiction de pêche) voient leur effet s'annuler du fait de normes relatives à la mise sur le marché de produits chimiques destructeurs de l'écosystème de cette espèce.

Au cours des années 80, la prise en compte de la biodiversité dans son ensemble a été le fait des ONG de protection de la nature (par ex. UICN), puis des organismes interétatiques concernés (UNESCO,

³ Les périodes sont très variables selon les droits considérés, nationaux ou international. Le droit romain prévoyait des catégories spécifiques pour l'eau par exemple ; plusieurs Conventions internationales ayant pour objet la protection de ressources naturelles exploitées datent du début du 20^e siècle, par exemple la Convention sur les phoques à fourrure de 1911.

PNUE, FAO). Le projet de l'UICN d'une Convention cadre sur la diversité biologique est repris par le PNUE qui constitue en 1988 un groupe d'experts juridiques et techniques, le Comité de négociation intergouvernemental (CNI), chargé d'élaborer la Convention sur la diversité biologique. **L'année 1992 marque ainsi la naissance d'un droit de la biodiversité**, puisque pour la première fois, un instrument juridique à vocation universelle, la Convention sur la diversité biologique (CDB) consacre cette notion⁴. Il s'agit d'une Convention cadre qui établit les fondements qui devraient sous tendre l'ensemble des droits nationaux de conservation de la biodiversité. La diversité biologique y est définie comme la "variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes". Ses objectifs, tels qu'édictés dans son article 1er, sont la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques.

Mais le **bilan des études juridiques de la CDB est mitigé** : "La Convention sur la diversité biologique marque à la fois un progrès important dans la prise de conscience de la nécessité de préserver les espèces et les écosystèmes puisqu'elle est la matérialisation, sous la forme d'obligations contraignantes, d'un consensus universel sur les objectifs de conservation et un recul évident par rapport à certaines avancées conceptuelles antérieures" (De Klemm, 2001). Au-delà même de la CDB, les travaux juridiques relèvent les difficultés à traduire la protection de la biodiversité en règles de droit.

4.1.1.2. Les difficultés de la protection juridique de la biodiversité

De nombreux auteurs notent que la biodiversité reste un concept abstrait, difficile à appréhender et que l'effectivité des mesures de protection dépend du statut juridique de la biodiversité et de sa place dans la hiérarchie des valeurs protégées par le droit.

. Un concept difficile à appréhender

De nombreuses études juridiques relèvent le fait que la diversité biologique reste un concept, dont l'appréhension et partant la protection, est extrêmement difficile à mettre en œuvre, dans la mesure où il implique une approche globale et écosystémique de l'environnement qui devrait concerner tant les politiques de protection des espaces et espèces que celles relatives à la prévention des atteintes liées aux activités anthropiques (Hermitte, 2007). En outre, la protection de la biodiversité implique des échelles d'action très diverses qui vont du mondial au local, la prise en compte du long terme (à l'échelle de plusieurs générations), mais également la variabilité des écosystèmes. Partant de là, les auteurs remarquent que **l'approche écosystémique est un "défi" pour le droit** (Naim-Gesbert, 1999) et que la biodiversité est appréhendée en réalité surtout à travers ses éléments constitutifs (eau, espaces, espèces, etc.).

Il apparaît en effet, dans les études juridiques qui lui sont consacrées, que le concept de biodiversité n'apporte pas, dans l'état actuel du droit positif, de changement fondamental dans les techniques de protection de l'environnement. Les auteurs observent par exemple une **grande diversité des approches et des instruments d'action** dans les textes juridiques (Born & De Sadeleerf, 2004) : par espèce (espèces menacées d'extinction ou jouant un rôle clé dans un écosystème), par écosystème et type d'habitat naturel (comme les zones humides), par paysage ou "biorégion", ou encore par type de processus anthropique affectant la biodiversité (comme les intrants agricoles). Ces approches se concrétisent par la mise en place de techniques diversifiées : les techniques visant des espaces déterminés dans lesquels sont mises en œuvre des mesures de conservation et de restauration des milieux et des espèces, les techniques visant les individus ou les populations d'une espèce, qui se traduisent par des mesures de protection directe des spécimens (interdiction de prélèvements, de

⁴ Les différents textes adoptés lors de la Conférence de Rio de 1992 font aussi référence au concept de biodiversité : programme Action 21, Déclaration sur les forêts, Déclaration de Rio sur l'environnement et le développement...

destruction des habitats par ex.) ou par la réglementation de leur exploitation (quotas de pêche par ex.), ou encore les techniques visant à lutter contre des processus de dégradation de la biodiversité, qui se fondent sur différents standards, tels que les objectifs de qualité des milieux récepteurs, les normes d'émission de polluants, la réglementation ou l'interdiction de pratiques et de l'emploi de substances. Ces différentes techniques relèvent la plupart du temps de dispositifs normatifs distincts (droit des produits phytosanitaires, droit de l'eau, etc.), elles sont plus rarement combinées dans un même dispositif de protection ; c'est le cas de Natura 2000 - l'un des rares dispositifs spécifiques à la biodiversité -, qui combine l'approche par espèce et l'approche par écosystèmes, en prévoyant la création d'aires protégées pour conserver, d'une part les habitats de certaines espèces, et d'autre part certains types d'habitats naturels.

En outre, certains auteurs montrent que les techniques visant à lutter contre les processus anthropiques de dégradation de l'environnement n'intègrent que très rarement des mesures spécifiques à la biodiversité, celle-ci étant, au mieux, appréhendée au travers des normes de qualité des milieux physiques tels que eau et air notamment (Romi, 1993). Il en va ainsi des études d'impact en droit français par exemple : le droit commun et le régime ICPE⁵ (L110-1 code env.) visent de façon générique "les conséquences dommageables pour l'environnement" et "les effets directs et indirects, temporaires et permanents... sur les équilibres biologiques", les études d'incidence en matière d'eau ne visent pas la biodiversité, sauf implicitement pour les zones Natura 2000 ("l'évaluation de ses incidences au regard des objectifs de conservation du site"), enfin les évaluations environnementales doivent bien comprendre une analyse des "effets notables probables de la mise en œuvre du plan ou document sur l'environnement et notamment, s'il y a lieu... sur la diversité biologique", mais le champ d'application de ces évaluations est limité à certains plans et documents ayant "une incidence notable sur l'environnement" (Billet, 2005).

. La place accordée à la biodiversité dans la hiérarchie des valeurs protégées

Les travaux juridiques sont nombreux à traiter de la valeur accordée à la biodiversité, en particulier à travers la question du statut des éléments de l'environnement. Le droit de l'environnement, quel que soit le niveau décisionnel envisagé, national, régional ou international, a pu être défini comme un droit des lobbies, qu'il s'agisse des règles régissant les activités destructrices de l'environnement ou des règles protectrices de l'environnement. "Ce type d'ordre juridique se caractérise par des lacunes dans certains domaines (lorsqu'il n'y a pas de groupe de pression) et surtout une incohérence générale, liée à l'absence d'idée d'ensemble, de projet global de développement de la société"⁶ (Hermitte, 1988). Un remède à cette "maladie de jeunesse" du droit de l'environnement réside dans **l'instauration d'un statut juridique permettant d'appréhender, notamment, la biodiversité**⁷. Déterminer un statut permet alors d'identifier les catégories juridiques fondamentales à partir desquelles peuvent ensuite être fondées les réglementations ; la cohérence d'un droit tient à sa soumission à des catégories juridiques dont tout découle ensuite de manière logique. Or, quel que soit l'ordre ou le système juridique considéré (international, national, droits anglo-saxon ou latins), il existe une division fondamentale entre les êtres humains, seuls sujets de droits, et les choses, objets de droits ; les éléments naturels font partie des choses juridiques et à ce titre ne peuvent être titulaires de droits, comme le droit à la vie ou à leur intégrité physique par exemple, droits qui seraient opposables, c'est-à-dire dont le respect s'imposerait à tous. En revanche, ces choses peuvent faire l'objet de droits, au premier rang desquels le droit de propriété. Or, **la spécificité des ressources naturelles, et notamment de la biodiversité, est de ne pouvoir être réduite à un objet comme un autre**, tout en étant différente d'un être humain ou d'une communauté de personnes. Nombreuses sont les propositions des juristes relatives à la définition d'un statut propre à l'environnement ou à certains de ces éléments ou encore à la biodiversité, qui permette de dépasser cette division (par ex. Del Rey-Bouchentouf, 2004; Thomas, 2005; Beurrier, 1996; Ost, 1995; Remond-Gouillou & Hermitte, 1990;

⁵ Installations classées pour la protection de l'environnement.

⁶ Ce constat sévère est toujours d'actualité, mais il est à nuancer afin de tenir compte du mouvement de mise en cohérence autour de grands principes, qui s'amorce depuis une dizaine d'années.

⁷ Un statut juridique est un ensemble de règles spécifiques applicables à un sujet ou objet particulier.

Edelman & Hermitte, 1988). Si le fait de considérer les ressources naturelles à l'égal des êtres humains, comme des personnes juridiques, n'est globalement pas retenu, l'instauration d'un statut spécifique qui tiendrait compte non seulement de l'impérative nécessité de les protéger, mais aussi d'assurer leur gestion commune, avait donné lieu, notamment, à l'élaboration du concept de **"patrimoine commun de l'humanité"**. Le concept de patrimoine se situe en quelque sorte, entre l'être et l'avoir, en empruntant à la notion de bien, au sens juridique du terme, et à celle de personnes. En outre, la référence à l'humanité transcende les individus en introduisant une dimension universelle, tout à la fois présente et future. Reconnaître le statut de patrimoine commun de l'humanité à la biodiversité implique des conséquences pratiques importantes, notamment en termes de gestion ; celle-ci doit permettre d'assurer les besoins des générations présentes, mais également futures. On comprend dès lors que l'affectation d'un patrimoine à l'humanité oblige à une gestion commune, qui met à mal les souverainetés nationales. La mise en œuvre concrète d'un tel statut est de nature à bouleverser sensiblement les fondements de l'organisation politique, juridique et économique du monde. Il n'est pas très étonnant de constater que la notion de patrimoine commun de l'humanité n'a pas accédé au rang de catégorie juridique. Les effets juridiques de la référence à ce concept sont restés très limités, dans l'ordre international, mais aussi dans les droits nationaux⁸. Au mieux, son utilisation sert de fondement à l'instauration d'obligations de préservation à la charge des Etats. En revanche, il ne s'accompagne pas de la création d'un régime juridique spécifique et universel. De manière significative, la CDB ne retient pas ce concept, mais dispose simplement que la diversité biologique est une "préoccupation commune de l'humanité".

A contrario, le **droit de la propriété intellectuelle sur les ressources phytogénétiques** - même si celles-ci ne relèvent pas du champ de la présente expertise⁹ - offre un exemple particulier des difficultés résultant de l'absence de statut juridique de la biodiversité propre à rendre compte de sa spécificité en tant que "bien commun" (Bellivier & Noiville, 2006; Hermitte, 2004; Noiville, 1997). La "matière biologique"¹⁰, parce qu'elle est brevetable, est un objet de droits donnant lieu à un marché, à l'intérieur duquel il est extrêmement difficile de faire valoir l'intérêt public attaché à la protection de la biodiversité. C'est en raison de l'incapacité de la CDB à protéger ces ressources qu'un régime dérogatoire a été institué par le Traité international sur les ressources phytogénétiques pour l'alimentation et l'agriculture de 2002. Mais ce texte ne concerne que les ressources considérées comme vitales du point de vue agricole et alimentaire et qui suscitent une forte dépendance des pays les uns par rapport aux autres.

Plus globalement, de nombreux travaux juridiques soulignent que **l'absence de statut spécifique** aux ressources naturelles et à la biodiversité explique que la protection de l'environnement relève de **règles juridiques particulières** (le droit de l'environnement) **sans avoir les moyens de se diffuser dans l'ensemble du champ normatif**, qu'il soit international, communautaire ou national.

Par exemple, les juristes insistent sur le fait que la protection de l'environnement est hors du champ de compétences normatives de l'OMC (Maljean-Dubois, 2000) et que le principe d'intégration¹¹ n'est que très imparfaitement mis en œuvre (Thieffry, 2005). Dès lors, **les conflits sont inévitables entre le droit de l'environnement et les autres corps de règles**. Dans certains cas, le conflit est prévu et réglé par le droit ; c'est le cas des atteintes considérées comme légitimes dans les différents dispositifs de protection de l'environnement. Par exemple, la destruction d'un site spécifiquement protégé comme les zones Natura 2000, n'est admise que pour des raisons d'intérêt public majeur et sera interdite dans les autres cas. Au contraire, il est admis que l'exercice d'activités économiques, comme dans le régime des ICPE français par exemple, puisse porter atteinte à la biodiversité ou à l'environnement

⁸ L'article 1^{er} de la loi constitutionnelle française du 1^{er} mars 2005 dispose que "l'environnement est le patrimoine commun des êtres humains".

⁹ Voir toutefois le Règlement 1590/2004 du 26 avril 2004 établissant un programme communautaire concernant la conservation, la caractérisation, la collecte et l'utilisation des ressources génétiques en agriculture, qui établit un lien direct entre la biodiversité agricole et "l'utilisation durable des ressources naturelles", ainsi que "l'amélioration de la qualité de l'environnement et du paysage".

¹⁰ Au sens de la directive 98/44 relative à la protection juridique des inventions biotechnologiques et de l'article L611-19 du code de la propriété intellectuelle français notamment.

¹¹ Défini comme la prise en compte de l'environnement et des objectifs du développement durable dans l'ensemble des politiques et instruments d'action publics.

"ordinaire". Mais dans de nombreux autres cas, la règle de résolution du conflit entre la protection de la biodiversité et d'autres intérêts soit n'existe pas, soit ne bénéficie pas des mécanismes permettant de l'appliquer. C'est assez typiquement le cas par exemple des règles de l'OMC et des règles de protection de la biodiversité qu'elles soient internationales, régionales (comme l'UE) ou nationales. Par exemple, si l'on sait que la protection de l'environnement est l'un des "intérêts légitimes" reconnus par l'OMC permettant aux Etats de déroger aux règles de la libre concurrence, les études relatives à la jurisprudence de l'ORD (organe de règlement des différends) montrent qu'elle demeure encore restrictive sur ce type de contentieux, faisant ainsi prévaloir la liberté de la concurrence sur la protection de l'environnement. En droit français, de nombreux auteurs constatent que le bilan coût/avantages, préalable à l'autorisation d'une activité ou d'un produit, est rarement favorable à l'environnement (Hostiou, 2006; Delhoste, 2006).

Enfin de très nombreux travaux juridiques traitent de la **gestion des risques** que les activités humaines font peser sur les ressources naturelles et la biodiversité (par ex. Noiville, 2003) ; c'est le cas des études relatives au principe de précaution, aux OGM, ainsi qu'au droit des activités et produits présentant des dangers pour la santé et l'environnement. Ce point peut être illustré par l'exemple des produits phytopharmaceutiques. Les chapitres 1 et 2 de l'Expertise montrent clairement que ces produits peuvent avoir un impact sur la biodiversité. Leur mise sur le marché et les conditions de leur utilisation sont l'objet d'un cadre législatif et réglementaire, communautaire et national, visant à connaître, évaluer et réduire les risques qu'ils présentent, pour la santé humaine, mais également des espèces, animales et végétales, "non cibles". Pour autant, ce cadre est perfectible comme en témoignent la proposition de règlement communautaire (COM (2006) 388) et les différents plans d'actions les concernant, dont les priorités sont, notamment : une meilleure connaissance des effets potentiels de ces produits sur les différents compartiments de l'environnement (eau, air, sol) et la biodiversité, la substitution des substances les plus dangereuses par d'autres moins nocives¹², l'amélioration des conditions de leur distribution et de leur utilisation. La problématique essentielle des produits phytopharmaceutiques, comme celle d'autres produits dangereux, identifiée par les études juridiques, est celle du "**risque acceptable**", lequel requiert des procédures de décision et d'évaluation démocratiques et transparentes, mais aussi la détermination de critères d'acceptabilité des risques, qui rendent compte de la valeur de la biodiversité ; la prise en compte de ces éléments par le droit reste encore à améliorer.

C'est donc, en résumé de ces travaux, la question fondamentale de la place reconnue à la biodiversité au sein de la hiérarchie des valeurs et des intérêts protégés par le droit, qui est soulevée par les auteurs, parce qu'elle "conditionne, en réalité, le poids et l'effectivité des mesures prises en matière de conservation" (Born & De Sadeleer, 2004).

. L'effectivité du droit de la protection de l'environnement et de la biodiversité

De très nombreux auteurs (par ex. Van Lang, 2007; Insserguet-Brisset, 2005; Prieur, 2003), mais aussi plusieurs rapports administratifs¹³ relèvent les difficultés d'application des règles protectrices de l'environnement et de la biodiversité. Globalement sont pointés le non respect des contraintes réglementaires par les agents privés mais également les autorités publiques en charge de leur contrôle¹⁴, la faiblesse des sanctions pénales, la lourdeur des procédures, l'insuffisance des moyens matériels et humains affectés à la protection de l'environnement... Le constat de la faible effectivité du droit de l'environnement en général s'applique dans le cas spécifique des activités agricoles (Doussan, 2002; Hermon, 2002; Gaonac'H, 2002; Van Lang, 2005). En plus des explications

¹² Cf. 6^e programme d'action communautaire pour l'environnement (2005-2010) et PIRRP français (2006-2009).

¹³ Par exemple : Renforcement et structuration des polices de l'environnement, Rapport interministériel, 2005 ; Fiscalité et environnement, Conseil des Impôts, 2005 ; La politique de la préservation de la ressource en eau destinée à la consommation humaine, CNE, 2001. Plus spécifiquement sur les activités agricoles : Elevages et fonctionnement du CDH d'Ille et Vilaine, MATE, MAP, 2001 ; La préservation de la ressource en eau face aux pollutions d'origine agricole : le cas de la Bretagne, Cour des Comptes, 2002 ; Les activités agricoles et la protection de l'environnement, AN n°1237, 2003.

¹⁴ Les travaux de P. Lascoumes en particulier ont montré le recours privilégié – et souvent illégal – à la négociation dans les processus d'application des réglementations environnementales. Il faut également rappeler les condamnations des Etats par l'UE pour non respect du droit communautaire de l'environnement.

présentées ci-dessus, on soulignera la prise en considération plus tardive des atteintes à l'environnement en agriculture relativement à l'industrie, ceci en raison principalement du caractère diffus de nombreuses pollutions d'origine agricole qui fait qu'il est difficile d'identifier les diverses sources d'émissions et encore plus de quantifier leurs contributions respectives. Par ailleurs, l'application d'une politique agricole communautaire et nationale ayant longtemps visé des objectifs de production a conduit à un développement d'un droit agricole peu perméable aux considérations environnementales¹⁵. Enfin, l'application du droit de l'environnement à l'agriculture s'est parfois traduite par des programmes incitatifs en substitution de la réglementation, à l'encontre donc des principes juridiques généraux comme de principes propres au droit de l'environnement (en particulier, le principe de prévention et le principe pollueur-payeur) (Doussan, 2002).

4.1.2. La biodiversité et les sciences économiques

Au niveau des sciences économiques, nous allons dans un premier temps présenter une analyse historique sur l'évolution des liens entre sciences économiques et biodiversité. Ensuite, nous verrons les difficultés à appréhender la valeur de la biodiversité, et en quoi ces difficultés peuvent conduire, par exemple, à l'émergence de conflits d'usages. Enfin, nous présenterons les travaux qui portent sur la gestion des interactions locales pour réduire les sources potentielles de conflits.

4.1.2.1. L'évolution des liens entre sciences économiques et biodiversité

A l'origine, les travaux économiques portant sur la biodiversité ont principalement étudié d'une part la valorisation des espèces emblématiques et des écosystèmes extraordinaires, et d'autre part la valorisation des ressources génétiques dans les secteurs pharmaceutique (molécules d'intérêt) et agro-alimentaire (maintien d'une diversité génétique). L'objectif est de justifier la mise en place de zones protégées, par la valeur patrimoniale des animaux et des écosystèmes (souvent mesurée par la méthode d'évaluation contingente), et la constitution de collections de ressources génétiques ex-situ, comme une assurance face aux changements locaux ou globaux - mutations de pathogènes ou changements climatiques. Les ressources génétiques sont alors considérées comme un patrimoine commun de l'humanité.

Au niveau de la valorisation des ressources à des fins pharmaceutiques, certains points ont pu être relevés : certains auteurs, qui appréhendaient la conservation de la biodiversité à un niveau plus global, justifiaient cette approche par le fait que la biodiversité pouvait potentiellement avoir une valeur, dans son utilisation en pharmacie, qui pouvait atteindre plusieurs centaines de milliards US\$ (Glachant, 1991). Une telle approche conduisait à confondre la valeur de la ressource génétique avec la valeur du bien (du médicament), sans prendre en compte la valeur ajoutée à chacune des étapes de la recherche. Parallèlement, la brevetabilité du vivant a conduit à des possibilités, pour les laboratoires de recherche tant publics que privés, d'appropriations privatives de séquences génétiques. La conjonction, en particulier, de ces deux événements (surestimation de la valeur des ressources génétiques et appropriation privative des séquences génétiques) a conduit les Pays du Sud à revendiquer, à juste titre, un meilleur partage des avantages issus de leurs ressources génétiques – les ressources génétiques ne seront plus un patrimoine commun de l'humanité. Mais encore eut-il fallu que les acteurs se mettent d'accord sur la mesure de l'avantage. Cela a eu pour effet de conduire à une souveraineté nationale des Etats sur leurs ressources génétiques dans le cadre de la Convention sur la Diversité Biologique, et à définir les conditions de partage des avantages par une traçabilité des ressources génétiques avec le certificat d'origine et la divulgation d'origine dans le cas où un industriel (ou un laboratoire public) obtiendrait un droit de propriété intellectuelle.

Au milieu des années 1990, certains auteurs ont commencé à étudier de nouvelles notions et concepts liés à la biodiversité, telle que la résilience des écosystèmes (principalement les travaux de Charles

¹⁵ Le droit rural français, en particulier le statut du fermage et la notion de "bonne exploitation du fonds", ont fait l'objet de plusieurs études critiques : Tomasi, 1990; Peignot, 1997; Congrès des Notaires de France, 1994; Gilardeau, 1994.

Perrings en sciences économiques) et à analyser le fonctionnement des écosystèmes. Cela a conduit à changer le niveau d'échelle de l'analyse : on passe d'une analyse par espèce ou par écosystème (paysage) à une vision systémique de la biodiversité. Les espèces ne sont plus simplement emblématiques, elles peuvent être des clés de voûte pour le bon fonctionnement des écosystèmes ; parce qu'une espèce clé de voûte maintient le système et consomme préférentiellement les espèces qui pourraient autrement dominer le système, l'approche devient alors dynamique et les conservationnistes parlent de "maintien d'un potentiel évolutif" (Trommetter & Weber, 2004). Puis, l'analyse a porté sur les services que peuvent retirer les êtres humains des écosystèmes. Les auteurs ont montré que ces services sont aujourd'hui largement utilisés par divers acteurs, généralement gratuitement et souvent sans le savoir. Par contre, ces auteurs montrent également que leur disparition pourrait entraîner des coûts de substitution élevés, voire prohibitifs. Parmi ces travaux, l'étude la plus connue est celle de Costanza et al. (1997), même si leurs résultats restent controversés. Ces auteurs ont tenté d'identifier et d'évaluer ces services au niveau de la planète. Lorsque les divers services écosystémiques ont été regroupés¹⁶, l'évaluation de ces services représentait une valeur de 33 billions US\$, montant supérieur au PNB global de la planète. Ainsi, "ce qui est à l'extérieur du marché est plus grand que ce qui est à l'intérieur". L'approche par les services, dont la capacité de réponse et d'adaptation par exemple aux changements globaux, n'a pas pour objectif de remettre en cause l'intérêt d'avoir des zones protégées et des collections ex-situ, bien au contraire. Il s'agit de montrer qu'il existe une complémentarité entre les deux approches, du fait qu'une politique basée uniquement sur la mise en place de zones protégées peut ne pas être suffisante pour assurer à la fois le maintien d'espèces et d'écosystèmes remarquables et le maintien d'un potentiel évolutif face à des risques de changements globaux. Ainsi, les zones protégées ne doivent pas être des îlots isolés du monde, qui auraient peut-être bien du mal à s'adapter face aux changements globaux en l'absence par exemple de couloirs écologiques (trame verte dans le Grenelle de l'environnement). Il a donc fallu créer un lien entre la biodiversité extraordinaire et la biodiversité ordinaire par le biais des approches en termes de résilience et de fonctionnement des écosystèmes. Il y a donc un changement d'échelle par rapport à la gestion de la biodiversité (voir les travaux du *Millennium Ecosystem Assessment*). Une question est alors posée : comment mesurer les dommages à la biodiversité et comment financer la conservation de la biodiversité, sachant que les fonds publics ne sont pas indéfiniment extensibles ? En effet, la biodiversité est un bien public au niveau global dont les attendus sont, par exemple, le maintien d'un équilibre dynamique entre les espèces et les écosystèmes au niveau mondial et également le maintien d'un potentiel évolutif face aux changements globaux (une assurance). Le niveau disponible de ce bien public global va dépendre d'actions et d'usages locaux. Au niveau local, la biodiversité peut être utilisée à la fois dans des activités économiques marchandes et par le biais de biens publics locaux (utilisation de la biodiversité sous la forme de services généralement gratuits). Il va donc y avoir un arbitrage entre les différents usages de la biodiversité. Des nouveaux concepts sont alors développés, avec les notions de compensation et de rémunération des services écosystémiques. Devant l'ampleur de la tâche (conservation de la biodiversité), il y a un passage d'un financement public à un financement mixte public-privé de la conservation de la biodiversité. Cette évolution dans le financement de la conservation de la biodiversité devrait avoir un double effet : augmenter les fonds liés à la conservation et augmenter la prise de conscience des acteurs des enjeux économiques, écologiques et sociaux de leurs interactions par rapport à la question de la biodiversité.

4.1.2.2. La valeur de la biodiversité

L'évolution de la biodiversité est très fortement liée aux activités humaines. Dans cette section, nous allons nous référer aux travaux portant sur différents niveaux d'échelle auxquels peuvent être réalisés ces différents usages (de la ressource à l'écosystème) avant d'analyser les interactions d'acteurs qui vont exister à un niveau d'échelle donné, voire entre niveaux d'échelle.

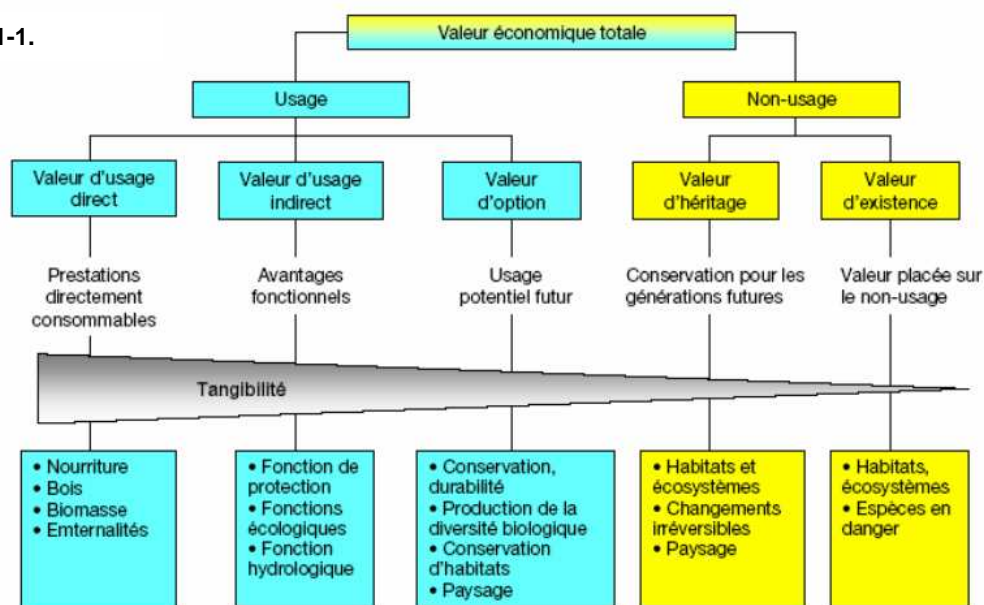
¹⁶ Dans leurs travaux, Costanza et al. avaient identifiés 17 services écosystémiques : régulation des gaz dans l'atmosphère, régulation du climat, régulation des perturbations, régulation de l'eau, offre d'eau, contrôle de l'érosion des sols et rétention des sédiments, formation des sols, cycles des nutriments, pollinisation, contrôle biologique, refuge, production alimentaire, production primaire, ressources génétiques, activités récréatives, aspects culturels.

. Des valeurs diverses associées à des usages divers

La section sur l'analyse historique des liens entre économie et biodiversité et la Figure 1.4-1 illustrent bien la difficulté à mesurer la valeur économique totale (VET) de la biodiversité et de sa prise en compte dans les politiques de conservation de la biodiversité. Cette VET est classiquement décomposée en deux catégories, la valeur d'usage et la valeur de non-usage. La valeur d'usage comprend la valeur d'usage direct (production agricole, cadre touristique...), la valeur d'usage indirect (fonction écologique, pollinisation...) et la valeur d'option (prix accordé à la préservation de la biodiversité au titre d'un usage potentiel futur). Quant à la valeur de non-usage, elle regroupe la valeur d'héritage (conservation de la biodiversité au bénéfice des générations futures) et la valeur d'existence (prix accordé à la biodiversité au seul motif qu'elle existe) ; la valeur de non-usage est étroitement associée à des considérations de justice, de morale et d'équité, de droit de la nature ou de droits des générations futures, etc. Sur la base de cette décomposition, et même si les économistes ont développé des méthodes pour essayer d'évaluer au moins certaines composantes de la VET de la biodiversité, on comprend aisément que la tâche n'est pas facile ! Cette difficulté d'évaluation de la biodiversité et des différentes composantes de sa valeur a été mise en évidence, par exemple, dans le cadre du *Millennium Ecosystem Assessment* (MEA).

Au-delà de la difficulté d'évaluation de la biodiversité, les auteurs relèvent des conflits d'acteurs par rapport à un usage, voire des conflits entre usages par des acteurs différents. La question qui se pose alors est : comment créer une hiérarchie entre les usages et entre les acteurs ? Par une intervention de l'Etat (par la réglementation, par la définition de droits de propriété...) ou par le marché ?

Figure 4.1-1.



Source : Centre d'analyse stratégique, février 2008

. Des interactions complexes entre acteurs

Le fait qu'il existe de multiples acteurs ayant différents usages sur un même écosystème peut conduire à des interactions complexes entre eux et à des conséquences sur le milieu, en particulier sur la biodiversité. Ces interactions d'acteurs vont avoir des conséquences sur le partage des bénéfices qui peuvent être issus de la biodiversité, mais également sur les coûts pour les acteurs de bénéficier de certains services issus de la biodiversité. On entre dans le monde des externalités : soit positives, soit négatives, tant pour la biodiversité en général que pour les usages d'autres acteurs en particulier.

* **Des conflits d'acteurs par rapport à un usage** d'une ressource (exemple de la pêche ou des pâturages pour les troupeaux...). Cette question d'accès aux ressources est classique et conduit à limiter les

situations d'accès libre, ce que Garrett Hardin (1968) avait nommé la tragédie des communaux. Dans ce cadre, il s'agit d'un modèle de partage des avantages tirés de la valorisation des ressources.

*** Des conflits d'usages par rapport à une même ressource** (exemple des arbres qui peuvent être utilisés pour leur bois - comme bois de chauffage, bois pour ébénisterie...-, mais également pour leurs feuilles ou leurs fruits dans une activité de cueillette à des fins alimentaires, voire à des fins d'innovations génétiques). Ces conflits d'usages sont à analyser dans le cas de conflits locaux, ce qui est relativement classique dans la littérature. Mais ils peuvent également conduire à des conflits à des niveaux d'échelle plus globaux : si la valeur d'existence d'un éléphant (mesurée, par exemple, par la méthode d'évaluation contingente) est beaucoup plus élevée que la perte de récolte que peut causer un éléphant dans un village africain, le décideur peut en conclure qu'il faut préserver l'éléphant au détriment de la production locale. Glachant (1991), dans un autre registre, explique qu'il faut conserver les ressources génétiques en extrapolant des probabilités de trouver des gènes importants en pharmacie à l'échelle de la planète. Ces deux démarches sont potentiellement porteuses de conflits à un niveau plus global. Ainsi, on compare des valeurs : une valeur d'usage des populations locales ; une combinaison entre valeur d'usage et valeur patrimoniale pour le touriste ; une valeur de quasi option de la ressource pour une firme pharmaceutique qui crée un médicament ; une valeur de quasi option mesurée sur la base de la valeur pour la société de l'existence de ce médicament... Une difficulté repose alors sur la manière dont on va analyser et hiérarchiser ces différentes valeurs : comment faire en sorte que les populations locales puissent co-exister avec les éléphants, comment peuvent-elles être compensées pour leurs pertes, surtout si elles sont dans une situation de survie ? Dans le cas de la valorisation par les ressources génétiques, la quasi valeur d'option est présentée comme une alternative monétaire à la destruction de la ressource. Or, pour accéder aux ressources génétiques *in situ*, encore faut-il que l'écosystème dans lequel elles se trouvent existe. Deux options sont possibles : développer le site ou le maintenir dans l'espoir d'y trouver une molécule d'intérêt. Ainsi, comment inciter les populations à renoncer à se développer ou à se développer autrement ? Elles n'ont pas nécessairement le temps ni la capacité pour attendre - voir les récentes émeutes de la faim (2008) dans plusieurs pays en voie de développement. Ce point est d'autant plus crucial que dans le même temps, des travaux montrent que ce n'est pas aux entreprises de financer la conservation de la biodiversité, même dans un objectif de valorisation des ressources génétiques, du fait que la "valeur marginale" des ressources génétiques est proche de zéro. Toutefois, cette approche est controversée du fait qu'elle repose sur une hypothèse de substituabilité forte entre ressources génétiques (Sarr et al., 2008). Les services "maintien des ressources génétiques" et "maintien des connaissances sur ces ressources" ne sont généralement pas rémunérés à leur juste valeur.

*** Des interactions d'acteurs par rapport à des interactions d'usages**

- *Entre utilisation de ressources et services sur un écosystème donné* : la destruction d'une ressource ou l'introduction de nouvelles ressources peut avoir des conséquences positives ou négatives sur les services dont bénéficient d'autres acteurs : destruction *versus* création de services. Couper une forêt peut avoir des conséquences sur la fertilité des sols et sur l'épuration de l'eau ; installer des ruches peut avoir des effets sur la pollinisation, donc sur la production agricole. Ici, le conflit n'est pas lié à un désaccord sur le partage de la valeur mais sur le fait que les avantages qu'en tirent les uns peuvent se traduire en perte ou en coût supplémentaire pour les autres. L'effet de conflit est donc renforcé par la multiplication d'usages différents. L'approche par les services nécessite alors de revoir la relation entre les acteurs par rapport au maintien ou à la destruction de ces services.

- *Entre utilisation d'écosystèmes et de leurs impacts sur les utilisations de ressources et/ou de services*. Ce point est proche du point précédent, mais il y a un changement d'échelle. La construction d'une infrastructure (par exemple un barrage) aura des conséquences sur les utilisations directes et indirectes au niveau même de l'écosystème, y compris si ces utilisations sont transfrontalières ; de même pour la mise en œuvre d'une zone protégée. Quelles vont être les conséquences de la nouvelle allocation des écosystèmes sur l'allocation des ressources entre les acteurs ? Ici on retrouve les notions de perte et de coût qui vont être primordiales, particulièrement lorsque l'on va prendre en compte le déplacement de populations par exemple.

La question qui se pose est donc : comment gérer des interactions locales dans un environnement global ?

4.1.2.3. La gestion des interactions locales

Pour pouvoir décider, il faut pouvoir comparer : quelle est la situation initiale et qu'elles sont les options possibles pour la décision. Dans ce cadre d'analyse, les auteurs proposent d'une part de définir des droits de propriété pour améliorer l'allocation des ressources, et d'autre part de revoir les règles de négociation entre les acteurs de manière à obtenir une solution acceptable et acceptée par tous. En termes plus théoriques, il ne sert à rien de vouloir mettre en œuvre une solution de "*first best*" si elle conduit à une situation inverse du fait d'une mauvaise prise en compte des incertitudes et des asymétries d'information entre acteurs dans la prise de décision.

. La définition de droits

La question de l'allocation des ressources entre les divers acteurs a été traitée de diverses manières. Pour gérer les conflits d'usages liés à une situation d'accès libre généralisé (tragédie des communaux de Hardin) tant aux ressources qu'aux écosystèmes, Hardin a proposé de mettre en œuvre des droits de propriété. Deux questions se posent alors : quels sont les objets concernés et qui sont les titulaires de ces droits ? Il existe :

- des droits fondamentaux comme le droit à l'alimentation (bien public global). La mise en œuvre de ces droits est entre autres une obligation morale et peut avoir d'autres conséquences, des travaux ayant montré que limiter les inégalités entre acteurs, en particulier en réduisant la pauvreté, a des effets favorables sur la biodiversité, particulièrement dans les pays du Sud ;
- des droits de propriété - privés, collectifs, publics - sur des terres, sur des ressources, sur des biens. Ces droits peuvent éventuellement être associés à des droits d'accès et d'usages : ainsi, des droits d'usages peuvent être accordés à certains acteurs dans le cadre de droits collectifs...

Economiquement, on peut montrer qu'il n'existe pas un modèle de droit de propriété qui soit universellement optimal (Trommetter & Weber, 2004). Dans certaines sociétés, mettre en œuvre des droits de propriété collectifs associés à des droits d'usages peut être plus efficace que le recours à des droits de propriété privés et inversement. Dans ce contexte, il s'agit de gérer des conflits d'usages. Dans ce cadre, les outils à mettre en œuvre ne seront pas les mêmes selon qu'il s'agira par exemple de régler des questions liées à un partage de bénéfices entre acteurs ou à une augmentation (réduction) de coûts pour un seul acteur (toutes choses égales par ailleurs).

. La construction d'outils pour des politiques publiques de protection de la biodiversité

Ce n'est pas parce qu'il est difficile, voire impossible, de mesurer la VET de la biodiversité que cette dernière n'a pas de valeur. Et **c'est parce que la biodiversité a une valeur, mais que cette dernière n'est pas reflétée dans un prix de marché, que la théorie de l'économie publique justifie et légitime une intervention de l'Etat**. La biodiversité est un bien public au sens où tous les agents économiques en bénéficient sans possibilité, dans la très grande majorité des situations, d'appropriation unique par un seul acteur et exclusion des autres. Mais comme il n'existe pas de marché, donc de prix, de la biodiversité, celle-ci n'est pas prise en compte, ou seulement de façon partielle, dans les calculs économiques des agents privés, par exemple les agriculteurs. Faute de prix, la biodiversité a ainsi tendance à être fournie à un niveau plus faible que souhaitable. Il y a alors justification et légitimation d'une intervention du régulateur public pour ramener la biodiversité au niveau souhaitable. Ce raisonnement très simple ne règle pas, naturellement, la question de la détermination du niveau souhaitable, lequel suppose qu'il est possible d'attribuer une valeur à la biodiversité, pas plus qu'il ne fournit une grille pour caractériser la forme optimale d'intervention. En pratique, de très nombreux instruments peuvent être utilisés pour un même résultat en termes de préservation de la biodiversité : la réglementation, la taxation de pratiques défavorables à la biodiversité, le subventionnement de pratiques favorables, etc. Le choix entre les différents instruments possibles est basé sur des critères tels que la simplicité de mise en œuvre, les coûts d'administration des mesures, le respect du principe pollueur-payeur et son corollaire bénéficiaire-payeur, etc. Nous présentons dans cette section uniquement la philosophie de quelques outils qui seront, pour certains, développés dans la suite du rapport.

Des outils pour la gestion des ressources

Les pouvoirs publics cherchent par exemple le meilleur outil pour régler un conflit sur l'usage d'une ressource, donc sur un partage des avantages. Dans l'exemple de la pêche, on peut noter qu'après avoir testé divers outils de régulation (taxes, subventions, nombre de jours de pêche, taille des bateaux...), une solution qui est apparue comme étant la moins mauvaise par rapport à l'objectif visé – gérer des stocks de poissons - a été d'attribuer des quotas transférables aux pêcheurs, même si cet outil conserve certains effets pervers (en particulier, le rejet à la mer des poissons de petite taille, dont la plupart ne vont pas survivre). Les quotas transférables sont ainsi des outils de régulation associés à des mécanismes de marchés. L'idée de cette présentation est de montrer qu'il existe des outils divers pour gérer des ressources, mais que leur efficacité dépendra de diverses caractéristiques, dont l'objectif à atteindre au niveau de la ressource, qui est ici le maintien d'un stock de poissons. Les quotas transférables, associés à un stock de poissons (s'il est bien mesuré), peuvent alors répondre à au moins deux des critères d'efficacité : économique et écologique.

Des outils pour gérer la compensation

Dans le cas de la gestion de l'arbitrage entre développement et services, on va pouvoir compenser. Compenser signifie que l'on va pouvoir se développer. D'ailleurs, la Convention de Ramsar de 1971, qui protège les zones humides en raison des services rendus par ces écosystèmes, prévoyait déjà un système de compensation. Lorsqu'elle est prévue, la compensation accompagne les cas d'atteintes jugées légitimes : implantation d'activités industrielles, aménagement du territoire... L'obligation légale de la compensation écologique permet à des sociétés (les banques de compensation écologique ou *Mitigation Banks*) d'investir dans la reconstitution d'habitats semi-naturels. Ce mécanisme de compensation est assez élaboré, en particulier aux Etats-Unis où les *Mitigations Banks* ont été créées dans le cadre du *Clean Water Act* de 1972 pour la protection des zones humides. Ces banques de compensation rassemblent l'ensemble des offres de crédits (*Mitigation Credits*) afin de les vendre pour des futurs projets de développement. Au niveau organisationnel, ces entreprises achètent des terrains, qui sont soit déjà suffisamment préservés pour représenter une unité de compensation, soit réalisent une activité de restauration (surcoût par rapport au prix d'achat du terrain), par exemple, de marais, de prairies permanentes, de haies, etc. Elles revendent ensuite des unités de compensation aux entreprises qui aménagent des habitats ailleurs. Le prix de l'unité de compensation est fixé par les lois du marché après que l'administration ait validé l'équivalence entre le nombre d'ha qui est aménagé et le nombre d'ha qui est restauré (le nombre d'hectares restaurés étant généralement supérieur au nombre d'hectares détruits). L'OCDE (2004) rappelle que l'acquisition des unités de compensation est une condition préalable à la délivrance du permis de développement¹⁷. De 1993 à 2000, 95 km² de zones humides ont été aménagées en échange de 165 km² de restauration (le ratio, généralement décidé par les pouvoirs publics au cas par cas, entre espace restauré et espace aménagé est donc strictement supérieur à 1). L'OCDE précise encore que dans cette période, le coût de l'unité de crédit est compris entre 1,8 et 24,7 millions US\$ par km² selon le coût d'opportunité des zones humides restaurées.

Des outils pour rémunérer les services écosystémiques

Ces rémunérations pour le maintien de service montrent une prise de conscience qu'en matière de ressources environnementales (air, eau, atmosphère, biodiversité), l'absence d'un système de propriété défini permet aux agents économiques de les utiliser (soit directement, soit pour en tirer des services) à coût nul (ce sont des biens publics), alors que le coût réel pour la société est positif. L'Etat est alors

¹⁷ Au-delà de la compensation, les transferts de droits de développement sont des outils potentiellement utiles pour favoriser la conservation de la biodiversité. Il s'agit de déconnecter le droit de propriété de la terre du droit d'usage de la terre. On retrouve ce genre de situation dans le cadre des permis de construire où ce n'est pas parce que l'on possède une terre que l'on a le droit d'y construire. Tietenberg (2003) et Woodward (2002) quant à eux ont plutôt étudié les permis transférables. Les permis de développement transférables font référence aux travaux de Panayotou (1994). Cet outil peut être mobilisé selon Perrings et al. (2007) pour limiter les effets pervers des paiements directs de compensation. "*Trade Development Right extends the longstanding agroecological zoning schemes which aim to direct development to areas of high productivity potential and to restrict agricultural land use in ecological and sensitive areas. However such zoning programs do not allow for any substitutability between plots in meeting overall conservation goals can be introduced.*"

légitime à intervenir pour ramener l'impact sur les ressources à un niveau tolérable. Les travaux dépassent la notion de compensation pour la destruction de biens publics et proposent une révision de la rémunération des services écosystémiques qui est basée sur les coûts de substitution et de maintien du service. Dans ces modèles, on peut également envisager une révision de la comptabilité des écosystèmes (un tel travail est en cours actuellement à l'Agence Européenne pour l'Environnement, 2006). Donc au delà des tentatives d'attribuer une valeur globale aux services des écosystèmes, qui n'ont en définitive pas beaucoup de portée opérationnelle (voir les travaux de Costanza et al. précédemment cités), les économistes disposent de plusieurs méthodes pour évaluer à la marge la valeur d'un projet affectant les écosystèmes.

Ces méthodes sont souvent fondées sur des analyses en termes de coûts et sur un principe de substituabilité entre actifs naturels et actifs manufacturés :

- Les coûts évités : la méthode consiste à évaluer les coûts, pour les acteurs qui en bénéficiaient, d'un arrêt de ces services. Cette méthode est en général mobilisée pour évaluer les dommages aux infrastructures, dans le cas de catastrophes naturelles, de dommages de santé, ou dans le cas de régulation face aux espèces invasives.
- Les coûts de remplacement : il s'agit d'évaluer les coûts de la disparition d'un service, pour les acteurs qui en bénéficiaient, par la création et la mise en œuvre de services de substitution. Une des applications les plus connues de cette méthode est celle des services d'épuration de l'eau.
- Les facteurs de revenus : le passage d'une mauvaise qualité à une bonne qualité des écosystèmes, par exemple des étangs exempts de polluants, procure une productivité supérieure de la pêche, et donc soutient le revenu de ce secteur (et inversement).
- La méthode des prix hédoniques : en l'absence de marchés directs, il est possible d'évaluer indirectement la demande à travers une dépense liée (coûts de déplacements...), par exemple pour bénéficier de ce service (aménités paysagères, récréatives ou autres...).
- Quand les autres méthodes ne sont pas mobilisables (approches par les coûts), on peut recourir aux méthodes d'analyse contingentes (évaluation ou choix contingents) : il s'agit ici de créer une situation hypothétique de décision face à un projet, afin de déceler les consentements à payer et les substitutions possibles entre alternatives, incluant le *statu quo*.

Une autre manière de réaliser ces évaluations est de mobiliser les modèles de "choix expérimentaux", où les individus choisissent entre plusieurs projets de développement et de prise en compte de l'environnement. Les subventions, particulièrement dans le cas du lien entre agriculture et biodiversité, font référence à la question de la rémunération pour la création d'un bien public. Pour la plupart des auteurs, cela nécessite d'évaluer la valeur du bien public pour la société par le biais de la méthode d'évaluation contingente (Alvarez et al., 2005, associent la méthode d'économie expérimentale à une analyse plus classique d'évaluation contingente). Il s'agit d'identifier la volonté de payer pour l'environnement (Travisi, 2004). Dans ce contexte, Brouwer et Slangen (1998) utilisent également la méthode d'évaluation contingente pour justifier la mise en œuvre de politiques publiques de préservation de la biodiversité en lien avec l'agriculture ; ils insistent sur le fait que "*a rough cost benefit analysis indicates the current policy towards management agreements is justified, based on a neo-paretian welfare criterion*". Dans ce contexte, ils utilisent conjointement la méthode d'évaluation contingente et la méthode du Choice experiment qui permet de ne pas simplement raisonner de manière monétaire, mais de choisir un programme de mesures selon le coût que cela représenterait pour les contribuables. Enfin, Kallas et al. (2007) combinent évaluation contingente et processus analytique hiérarchique pour montrer que la demande pour la multifonctionnalité existe et qu'elle peut être fondée sur des caractéristiques diverses.

La valeur d'un bien écologique peut donc être différente de son coût de production et il est important pour ces biens écologiques, lorsqu'ils sont le fruit d'une connexion avec les usages des terres agricoles, de les appréhender en termes de prix pour les biens écologiques (Gerowitt et al., 2003). Il ne s'agit donc pas d'évaluer la "valeur de la biodiversité" en tant que telle, mais de l'approcher par les services que les êtres humains retirent de la biodiversité. Ces services peuvent être divers (cf. Chapitre 2). Une fois les services identifiés et évalués, il faut mesurer le coût de leur maintien et leurs modes de

financement. Bartram (2003) propose que tout le monde paie pour la mise en œuvre d'une agriculture plus durable par rapport à la gestion de la biodiversité. Le fait que tout le monde paie à la hauteur dont il bénéficie de la biodiversité rejoint bien les travaux sur la rémunération des services écosystémiques. On peut alors distinguer 3 types de financements possibles : paiement par les pouvoirs publics ; paiement par les bénéficiaires (usager du service public) ; paiement par le consommateur du produit agricole issu d'une production favorisant la biodiversité - cas des produits identifiés (labels, marques privées), dont le prix supérieur (en principe) peut être considéré comme le paiement pour le service écologique lors de l'acte de production.

4.2. Le cadre d'action des politiques publiques

L'action des politiques repose principalement sur trois axes stratégiques : la Convention sur la Diversité Biologique, la Stratégie européenne en faveur de la diversité biologique et la Stratégie nationale pour la biodiversité en France.

4.2.1. La Convention sur la Diversité Biologique

La Convention sur la Diversité Biologique (CDB) de juin 1992 est le premier texte international à consacrer le principe de la préservation de la biodiversité (ce texte a valeur de traité pour les pays qui l'ont ratifié). Son article 1^{er} en fixe les objectifs, à savoir "la conservation de la diversité génétique, l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques, notamment grâce à un accès satisfaisant aux ressources génétiques et à un transfert approprié des techniques pertinentes, compte tenu de tous les droits sur ces ressources et aux techniques, et grâce à un financement adéquat". Le lien entre l'agriculture et la biodiversité est donc consacré dès le préambule de la CDB où les Parties se déclarent "conscientes du fait que la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique revêtent la plus haute importance pour la satisfaction des besoins alimentaires (...) de la population de la planète". En outre, il est précisé que la biodiversité comprend les espèces domestiquées ou cultivées, définies à l'article 2 comme toute espèce dont le processus d'évolution a été influencé par l'homme pour répondre à ses besoins. Plus précisément, l'article 10 de la Convention est relatif à l'utilisation durable des éléments constitutifs de la diversité biologique et fait directement référence à l'agriculture en engageant chaque Partie contractante à protéger et encourager "l'usage coutumier des ressources biologiques, conformément aux pratiques culturelles traditionnelles compatibles avec les impératifs de leur conservation ou de leur utilisation durable". Enfin, l'article 8 relatif à la conservation *in situ* oblige les Etats à prendre en compte "les risques associés à l'utilisation et à la libération d'organismes vivants et modifiés résultant de la biotechnologie", mais également à respecter, préserver et maintenir "les connaissances, innovations et pratiques des communautés autochtones et locales qui incarnent des modes de vie traditionnels présentant un intérêt pour la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique".

Tous les deux ans, la dernière fois en mai 2008 à Bonn (Allemagne), les pays qui ont ratifié la convention se réunissent, lors d'une Conférence dite des Parties (COP), pour faire le point sur les actions menées dans le cadre de la CDB et, le cas échéant, adopter de nouvelles dispositions. Les actions à mener dans le domaine des productions agricoles sont essentiellement le fruit des travaux de la COP, dès la troisième réunion en 1996. La COP affirme en premier lieu l'importance de la diversité biologique agricole et se déclare compétente sur cette question. Elle consacre des développements relatifs aux incidences de la biodiversité sur l'agriculture. L'activité agricole, qui repose sur l'utilisation de ressources naturelles, est présentée comme dépendante de la biodiversité. Il s'agit de la diversité des espèces animales et végétales susceptibles d'être domestiquées et cultivées mais aussi celle du sol, à travers les micro-organismes qu'il contient, ou encore celle des insectes pollinisateurs, auxquels une proportion importante de plantes cultivées doit ses bons rendements. Quant aux incidences de l'agriculture sur la biodiversité, la COP qualifie les pratiques agricoles conventionnelles, fortement consommatrices d'intrants, de "non viables" en ce qu'elles ont eu pour effet une "dégradation d'envergure de la diversité agricole et des habitats par le biais de la destruction des ressources biotiques et abiotiques et de la menace qu'elles font peser sur les ressources naturelles dont dépend l'agriculture et des problèmes socio-économiques causés par la dégradation des ressources locales". Le texte ajoute que "trop compter sur la monoculture et la mécanisation à outrance et abuser des produits chimiques agricoles entraînent l'érosion de la diversité biologique - faune, flore et micro-organismes -, y compris les organismes utiles. Ces pratiques ont habituellement pour effet de réduire les éléments constitutifs de l'environnement à leur plus simple expression et de soumettre les systèmes de production à tous les aléas". Enfin, les incidences socio-économiques sont dénoncées, dans la mesure où ces méthodes de production favorisent l'uniformisation des cultures des communautés

traditionnelles. En revanche, d'autres pratiques agricoles, tant traditionnelles que modernes, sont identifiées comme favorables à la diversification biologique. Leur adoption permet de préserver les sols, de réduire l'abandon des terres marginales par leur mise en culture et ainsi d'éviter le ruissellement des produits chimiques et des nutriments ; ces systèmes de production reposent aussi sur la sélection de variétés de plantes cultivées qui résistent aux maladies, aux ravageurs et aux pressions abiotiques en raison de leurs propriétés génétiques.

Quant au programme d'action dans le domaine de l'agriculture, les bases en sont jetées lors de la troisième COP, mais le programme voit officiellement le jour lors de la cinquième COP, en mai 2000. Celui-ci concerne la diversité biologique agricole proprement dite, mais également les ressources en eau, les intrants, les savoirs traditionnels, ainsi que les marchés agricoles, notamment les rapports entre les pratiques agricoles favorables à la biodiversité et les "forces du marché". Par ailleurs, deux domaines d'étude prioritaires sont déterminés : la disparition progressive des pollinisateurs et des micro-organismes des sols¹⁸.

4.2.2. La Stratégie Européenne

Au niveau de l'Union européenne, **la stratégie communautaire en faveur de la diversité biologique établie en 1998** définit un cadre dans lequel doivent être élaborés les politiques et les instruments communautaires propres à satisfaire aux obligations de la CDB (COM(1998) 42 final). Cette stratégie s'articule autour de quatre thèmes principaux, à savoir la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique ; le partage des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques ; la recherche, l'identification, la surveillance et l'échange d'informations ; et l'éducation, la formation et la sensibilisation. Elle définit les domaines d'intervention et pour chaque domaine, les objectifs à atteindre : pour ce qui est de l'agriculture, le renforcement de la conservation des ressources génétiques ayant une valeur pour l'alimentation ; la promotion de bonnes pratiques agricoles permettant de préserver la diversité génétique et de réduire la pollution, notamment en conditionnant le soutien agricole au respect de critères écologiques ; le renforcement des mesures agro-environnementales ; la promotion des politiques commerciales favorables au respect de la diversité biologique ; etc.

A chaque domaine est associé un plan d'action ; pour ce qui est de l'agriculture, **le plan d'action en faveur de la biodiversité biologique dans le domaine de l'agriculture du 27 mars 2001** (COM(2001) 162 final) définit les priorités et identifie les instruments communautaires, notamment ceux de la Politique Agricole Commune (PAC), mobilisables à cette fin. De façon générale, plusieurs évolutions récentes de la PAC, par exemple la conditionnalité des aides directes de soutien des marchés et des revenus (aides dites du premier pilier) au respect de différents critères, en particulier environnementaux, ou le renforcement des mesures agro-environnementales de la politique de développement rural (deuxième pilier de la PAC) s'inscrivent dans cette perspective. Le plan d'action relatif au domaine agricole est complété par des textes spécifiques portant sur, notamment, les produits phytosanitaires¹⁹, l'agriculture biologique²⁰ et les ressources génétiques en agriculture²¹.

Enfin, le 22 mai 2006, la Commission européenne a proposé une nouvelle communication intitulée "Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà – préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain" (COM(2006) 216 final). Cette communication "analyse l'adéquation de la réponse apportée par l'Union européenne à ce jour" en matière de préservation de la

¹⁸ Lors de la cinquième COP, une "initiative internationale pour la conservation et l'utilisation durable des pollinisateurs" est créée ; une "initiative intersectorielle sur la diversité biologique des sols" est lancée lors de la sixième.

¹⁹ "Vers une stratégie thématique concernant l'utilisation durable des pesticides" (COM(2002) 349 final) et "Stratégie thématique concernant l'utilisation durable des pesticides" (COM(2006) 372 final), communications de la Commission européenne ayant conduit à une proposition de directive, le 12 juillet 2006, instaurant un cadre d'action communautaire pour parvenir à une utilisation durable des pesticides.

²⁰ "Plan d'action européen en matière d'alimentation et d'agriculture biologiques" (COM(2004) 415 final).

²¹ Règlement (CE) 1590/2004 du Conseil établissant un programme communautaire concernant la conservation, la caractérisation, la collecte et l'utilisation des ressources génétiques en agriculture.

biodiversité. Bien que des progrès importants aient été réalisés et que les taux de diminution de la biodiversité présentent des premiers signes de ralentissement, la Commission fait le constat que le rythme et l'étendue de la mise en œuvre de la stratégie communautaire en faveur de la diversité biologique et des plans d'action relatifs aux différents domaines ont été insuffisants. Elle réaffirme que les objectifs souscrits en 2001 de "mettre un terme à l'appauvrissement de la biodiversité [dans l'Union européenne] d'ici 2010" (Conseil européen de Göteborg, 15 et 16 juin 2001) et "de remettre en état les habitats et les écosystèmes" (COM(2001) 264 final) sont néanmoins atteignables, mais à condition que l'Union et les Etats membres renforcent les dispositifs à cette fin.

4.2.3. La Stratégie Nationale pour la Biodiversité

Relayant l'échelon européen, la plupart des Etats membres ont élaboré ou sont en train d'élaborer des stratégies et/ou des plans d'action nationaux. **C'est ainsi que la France a défini, en 2004, une stratégie nationale pour la biodiversité** qui partant du constat et des enjeux, fixe une finalité globale (stopper la perte de biodiversité d'ici 2010, conformément à l'engagement souscrit lors du Conseil européen de Göteborg de 2001, cf. supra) et les orientations (mobiliser tous les acteurs ; reconnaître sa valeur au vivant ; améliorer la prise en compte de la biodiversité par les politiques publiques ; et développer la connaissance scientifique et l'observation).

A l'image du niveau communautaire, la stratégie française en matière de préservation de la biodiversité se décline en plans d'action, dont **un plan d'action "agriculture"**. Ce dernier fixe cinq orientations majeures pour améliorer la prise en compte de la biodiversité dans les politiques agricoles françaises comme dans les pratiques de terrain, à savoir "promouvoir une prise en compte par les agriculteurs et leurs partenaires de la biodiversité dans les démarches territoriales ; généraliser les pratiques agricoles favorables à la biodiversité et améliorer celles à impacts négatifs ; protéger et renforcer la diversité des ressources génétiques pour l'agriculture et l'alimentation ; assurer le suivi de l'évolution de la biodiversité en milieu rural en lien avec les évolutions des pratiques agricoles ; et renforcer la sensibilisation et les compétences des acteurs de la filière, de l'enseignement, de la recherche et de l'encadrement agricoles pour améliorer les interrelations agriculture-biodiversité".

Dans ce cadre, mais aussi dans celui du Plan national santé - environnement de 2004, le Plan interministériel 2006-2009 de réduction des risques liés aux pesticides du 28 juin 2006 "prévoit la réduction de 50% des quantités vendues de substances actives les plus dangereuses" via des actions structurées autour de cinq axes (agir sur les produits en améliorant leurs conditions de mise sur le marché ; agir sur les pratiques et minimiser le recours aux pesticides ; développer la formation des professionnels et renforcer l'information et la protection des utilisateurs ; améliorer la connaissance et la transparence en matière d'impact sanitaire et environnemental ; et évaluer les progrès accomplis)".

4.3. Les instruments communautaires et français de préservation de la biodiversité dans le domaine agricole

Les mesures concrètes adoptées au titre de la préservation de la biodiversité relèvent de plusieurs politiques : les politiques de protection de l'environnement (eau, air, espaces et espèces protégés, prévention des pollutions et des risques, etc.), mais aussi les politiques sectorielles, par exemple la politique agricole. Les instruments de préservation de la biodiversité sont donc à rechercher dans des corpus normatifs très divers. Dans cette expertise, nous avons fait le choix de ne présenter que les principaux instruments de protection de la biodiversité dans le domaine agricole, à savoir les mesures agro-environnementales (aujourd'hui dénommées paiements agri-environnementaux) du volet "développement rural" de la PAC, le dispositif Natura 2000, la conditionnalité des aides directes de soutien des revenus et des marchés, et enfin les outils de certification. Ce choix ne doit pas occulter que la préservation de la biodiversité mobilise parallèlement d'autres outils, notamment, pour ce qui relève des aspects juridiques, le droit fiscal, le droit rural, le droit de l'eau ou le droit des produits phytosanitaires.

4.3.1. Les mesures agro-environnementales (MAE)

Dans cette section, les conditions de mise en œuvre des MAE, tant au niveau européen qu'au niveau français, seront présentées avant de faire état de la littérature. Celle-ci traite des conditions de mises en œuvre des MAE (tant sur le plan juridique qu'au niveau des modèles économiques), mais également de leurs impacts écologiques sur la biodiversité et des conditions d'adhésion des agriculteurs à ces MAE, à la fois au niveau individuel et au niveau collectif. Enfin, une synthèse des résultats sera opérée, sachant que certains d'entre eux sont valables pour d'autres instruments que les MAE.

4.3.1.1. Le contexte général des MAE

Ce contexte implique de s'intéresser à deux niveaux décisionnels : l'Union européenne et la France.

. Les MAE dans l'Union européenne

L'intégration de préoccupations et d'objectifs environnementaux dans la PAC est progressivement montée en puissance : option facultative en 1985 (article 19 du Règlement CEE 797/85), règlement spécifique d'application obligatoire en 1992 (Règlement CEE 2078/92 concernant des méthodes de production agricole compatibles avec les exigences de protection de l'environnement ainsi que l'entretien des espaces naturels)²², affirmation du développement rural comme le second pilier de la PAC (le premier pilier étant la politique de soutien des marchés et des revenus) à l'occasion de la réforme Agenda 2000 avec définition d'un Règlement de Développement Rural (RDR) regroupant en 22 mesures - dont les mesures en faveur des zones défavorisées et des zones soumises à des contraintes environnementales, ainsi que les mesures agro-environnementales -, l'ensemble des actions qui auparavant relevaient des mesures structurelles ou des mesures d'accompagnement de la PAC (Règlement CE 1257/1999), extension du domaine de l'agri-environnement et conditionnalité des soutiens budgétaires du premier pilier à divers critères, dont des critères environnementaux, à l'occasion de la réforme de la PAC de juin 2003. A l'échelle communautaire, cette montée en puissance s'est traduite par un accroissement régulier des ressources budgétaires allouées, sans

²² Le règlement CEE 797/85 dans son article 19 assigne à l'agriculture une nouvelle mission, celle de protéger l'environnement. En particulier, l'article 19 prévoit l'existence d'aides nationales dans les zones environnementalement sensibles, c'est-à-dire les zones ayant un intérêt du point de vue de l'écologie et du paysage (Dubois, 2007). Mais comme le note Born (2007), ce n'est qu'au début des années 90 avec la réforme Mc Sharry que la communauté européenne a véritablement intégré des exigences de nature environnementale dans la PAC. Cela a permis d'orienter l'agriculture vers une agriculture multifonctionnelle.

commune mesure toutefois avec celles consacrées aux mesures du premier pilier, ainsi que par une augmentation des surfaces agricoles et du nombre d'exploitations agricoles concernées.

Un premier bilan des MAE au niveau de l'UE montre que les fonds alloués pour financer les MAE ont augmenté sans interruption de 1993 à 2000 ; ils ont ensuite stagné voire légèrement diminué (Figure 4.3-1).

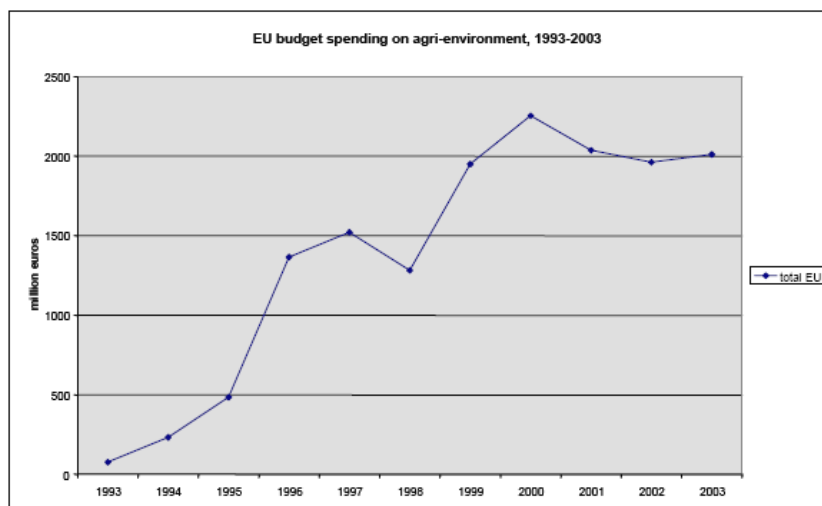


Figure 4.3-1. Evolution des dépenses de l'UE pour l'agro-environnement (1993-2003).

(Source : European Commission, 2005).

La figure 4.3-2 montre des tendances sur le pourcentage des superficies agricoles inscrites dans les MAE. Ces superficies représentent une part croissante de la surface agricole utile (SAU) de 1998 à 2002. La surface totale couverte par des contrats agro-écologiques dans les 15 Etats membres les plus anciens est, aujourd'hui, d'environ 25% de la SAU (Commission Européenne, 2005). En France, le pourcentage des terres inscrites dans des MAE est légèrement plus élevé que dans la moyenne des Etats membres de l'UE (EU-15).

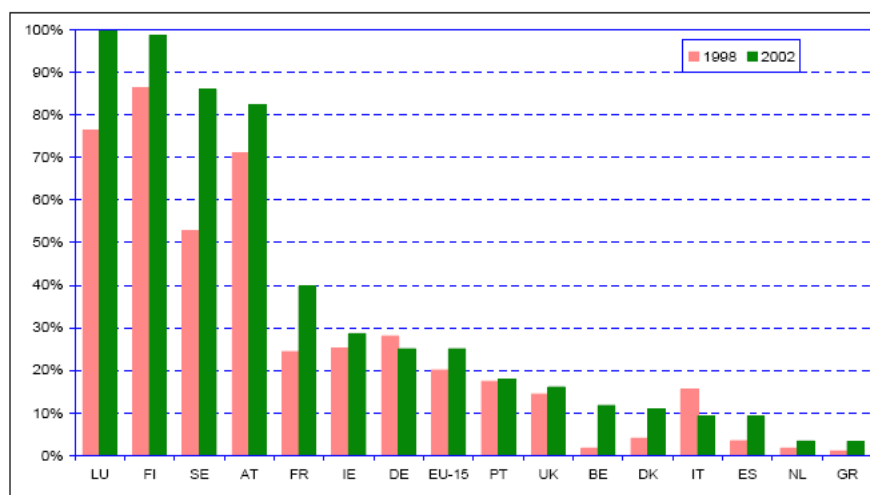


Figure 4.3-2. Pourcentage des SAU sous contrat agro-environnemental.

(Source : European Commission, 2005).

. Les MAE en France

En France, les premières applications de l'article 19²³ du Règlement CEE 797/85 datent de 1989 ; elles visent plus particulièrement la protection de biotopes sensibles. A l'occasion de la réforme de la

²³ L'utilisation des contrats agro-environnementaux par la France a été timide (Dubois, 2007). Ce retard dans la mise en œuvre tient à plusieurs effets : des réticences de l'Etat, le financement européen ne concernant que 25% des subventions totales contre 50% par la suite ; des réticences au niveau local, que ce soit du côté des DDAF ou des agriculteurs qui voyaient en elle une restriction de leurs libertés ou des écologistes qui les trouvaient anecdotiques ; enfin des réticences des élus locaux.

PAC de 1992, la France reconduit ces opérations "article 19" désormais intitulées **Opérations Locales Agro-environnementales**²⁴ (OLAE) et ciblées sur deux catégories de zones rurales sensibles d'un point de vue environnemental : les zones de **biotopes rares et sensibles** et les zones très extensifiées, fragilisées et/ou menacées par la **déprise agricole**²⁵. En outre, sont instaurés deux autres types de MAE, d'une part le dispositif national de la "Prime au Maintien des Systèmes d'Elevage Extensif" (PMSEE) plus connue sous le nom simplifié de "**prime à l'herbe**", d'autre part diverses **mesures régionales** dont la mesure de "conversion à l'agriculture biologique". Le dispositif de la prime à l'herbe est le plus important, tant du point de vue des surfaces consacrées que des ressources budgétaires allouées. On attendait de ce dispositif des retombées positives en matière de préservation de la biodiversité grâce au maintien de couverts prairiaux.

En 1999, la Loi d'Orientation Agricole (LOA) introduit le principe de la multifonctionnalité de l'agriculture ainsi qu'un nouveau contrat, le Contrat Territorial d'Exploitation (CTE)²⁶, qui reconnaît les fonctions économiques, sociales et environnementales des exploitations agricoles. En 2002, au CTE succède le **Contrat d'Agriculture Durable** (CAD)²⁷ davantage ciblé sur des objectifs agro-environnementaux ; néanmoins, outre que les MAE peuvent être contractualisées hors CAD, ce dernier outil est vite abandonné, en 2007. Les CTE, puis les CAD, s'inséraient dans un cadre plus large, le **Plan de Développement Rural National** (PDRN) 2000-2006, correspondant à la mise en œuvre en France du RDR communautaire de 1999. Dans ce plan global, les MAE ont elles-mêmes pu être révisées. Ainsi, la prime à l'herbe est-elle devenue la **Prime Herbagère Agro-environnementale** (PHAE) en 2003, et cette dernière qualifiée désormais de PHAE 1 a été remplacée en 2007 par la PHAE 2 mise en place dans le cadre du nouveau **Plan de Développement Rural Hexagonal** (PDRH) 2007-2013 ; de façon générale, l'évolution dans le temps correspond à des exigences croissantes sur le plan environnemental : ainsi la PHAE 2 oblige désormais l'agriculteur bénéficiaire à ce que les éléments fixes de biodiversité (haies, alignement d'arbres, arbres isolés, tourbières, prairies permanentes humides ou en zone Natura 2000, fossés, mares, cours d'eau, etc.) représentent l'équivalent d'au moins 20% de la superficie engagée au titre de la PHAE 2.

De cette présentation, fastidieuse bien que très résumée, de la mise en œuvre des MAE en France, on retiendra leur montée en puissance progressive aussi bien en termes de surfaces couvertes que de budget alloué. Même si les évolutions ont eu pour objectif, au niveau français comme à l'échelle communautaire, d'améliorer l'efficacité des mesures en corrigeant les principales insuffisances constatées, on retiendra aussi la complexité et la variabilité temporelle des mesures comme des dispositifs plus globaux dans lesquels celles-ci s'insèrent, avec une logique tantôt principalement territoriale (les OLAE ou les CAD), tantôt essentiellement verticale d'exploitation ou de filière (les CTE). Outre que cette complexité et cette instabilité ne facilitent pas l'évaluation, elles constituent deux freins au maintien dans le temps des retombées attendues des mesures, à l'apprentissage par les acteurs, à la capitalisation des enseignements et à l'amélioration progressive des outils (à la différence de ce qui a pu être fait dans d'autres Etats membres, au niveau national ou régional, par exemple en Allemagne dans le cadre du programme MEKA mis en œuvre dans le Bade-Wurtemberg).

En France, un premier bilan des PDRN a été réalisé en 2002-03. Vindel, (2005) rappelle que l'application du règlement CE 1257/99 s'est faite dans le cadre du PDRN, ainsi que par l'intégration

²⁴ Lepart Marty et Terraude (2007) précisent que dans le cadre des programmes régionaux, les préfets de région ont des moyens pour soutenir diverses catégories de mesures et notamment les Opérations Locales Agro-environnementales (OLAE) qui reposent sur des cahiers des charges négociés et élaborés localement. Les OLAE s'appliquent majoritairement au milieu des années 90 à la lutte contre la déprise, la protection des biotopes et la protection des eaux dans les secteurs d'agriculture intensive à forte présence de nitrates.

²⁵ La biodiversité agricole est menacée par l'abandon des terres tout autant que par l'intensification de la production (par ex. Kleijn & Băldi, 2005). Cela est confirmé par McDonald et al. (2000) et Strijkers (2005) qui montrent que les questions de déprise sont majeures, en particulier en rapport avec leurs conséquences environnementales et sociales.

²⁶ L'objectif était de définir collectivement les enjeux territoriaux liés à l'agriculture et au développement rural et de proposer des mesures types dans lesquelles chaque agriculteur pourrait choisir "à la carte" afin de signer un CTE (Dubois, 2007). Lepart et al. (2007) concluent à un échec relatif de ces mesures, principalement du fait que le monde non agricole s'est peu senti concerné et a donc été peu présent dans la construction de ces contrats.

²⁷ Selon Lepart, Maury et Terraude (2007), le CAD est moins souple et moins avantageux pour les agriculteurs. Le plafond moyen étant inférieur à 27 000 €, le cumul prime pour handicap naturel et prime à l'herbe en montagne est impossible.

de certaines mesures de développement rural dans les documents uniques de programmation (DOCUP d'objectifs 2 et DOCUP d'objectif 1). Ainsi, la mise en œuvre du RDR fait intervenir un programme national, et 20 programmes régionaux financés par le FEOGA dans le cadre des DOCUP. La mise en œuvre du dispositif est complexe du fait de l'articulation entre les deux instruments. Le nombre de mesures retenues en France est de 25 : 17 des 22 mesures proposées dans les RDR au titre des PDRN; 5 mesures accessibles au titre des DOCUP d'objectifs 2 et les 3 régions concernées par les DOCUP d'objectif 1 (Corse, Nord Pas de Calais - Hainaut -, Départements d'Outre Mer). Dans ce cadre, un effort particulier a été réalisé pour concevoir ces 25 groupes de mesures agro-environnementales. Vindel (2005) explique que, comme dans la plupart des autres pays européens, l'évaluation a été essentiellement basée sur :

- le traitement des données statistiques disponibles, auprès des services nationaux de statistiques agricoles et des bases de données administratives (principalement CNASEA) ;
- un survey (mise en commun des informations sur les bénéficiaires, envoi de questionnaires ou entretiens) ;
- des études de cas sur un ensemble de territoires diversifiés ;
- une synthèse des 21 évaluations régionales.

Parmi les 25 mesures possibles, les 7 mesures les plus contractualisées représentent 85% des paiements en 2002. La mesure 20 (gestion étendue des pâturages) et la mesure 21 (conversion en agriculture biologique) sont prédominantes (Figure 4.3-3), même si la mesure concernant la conversion à l'agriculture biologique implique seulement 5% des terres agricoles (Vindel, 2005).

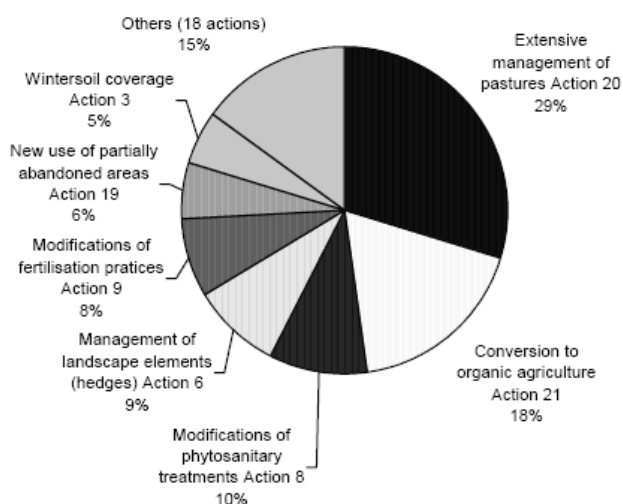


Figure 4.3-3. Répartition des paiements CTE en 2002 par mesure agro-environnementale.

Source : Vindel (2005).

En France, dans le cadre du PDRN, environ 43% des dépenses sont consacrées aux MAE (Commission européenne, 2005). En 2002, 44 102 CTE ont été signés (soit 11,3% des exploitations agricoles sous contrat). Jusqu'en 2007, 1,9 milliard d'euros ont été dépensés pour les paiements de CTE (en moyenne 44 500 € par exploitation agricole). Par rapport à la maquette financière qui avait été élaborée lors de la construction du PDRN, et qui prévoyait en moyenne une aide de 23 000 €, il y a eu une explosion du montant moyen des aides. Cette explosion du montant moyen des aides est expliquée par l'évolution de la taille moyenne des exploitations signataires, qui est passée de 78 ha en 2000 à 93 ha en 2002, et par le fait qu'il n'existait pas de plafond pour les aides versées (Panistat, 2003). Avec les CAD, un plafond maximum d'aides a été instauré, une exploitation agricole peut toucher au maximum 27 000 €.

Les bénéficiaires principaux de CTE sont (Planistat 2003) :

- les grandes exploitations agricoles (>100 ha),
- les sociétés agricoles (GAEC),
- les exploitations concentrées sur la production animale (en particulier les exploitations spécialisées dans l'engraissement de veaux, les exploitations laitières, mais également les élevages ovins et caprins).

Au niveau des régions, on peut noter (Planistat, 2003) que :

- Pour ce qui est du montant moyen du contrat par exploitation : les régions Centre, Auvergne, Limousin, Champagne-Ardenne et Ile de France sont au dessus de la moyenne nationale, alors que les régions Aquitaine, Midi-Pyrénées et Languedoc-Roussillon sont en dessous.
- Pour ce qui est du pourcentage d'exploitations agricoles signataires de CTE : les régions Midi-Pyrénées, Languedoc-Roussillon et Rhône-Alpes et dans une moindre mesure le Centre et PACA, sont les plus actives, tandis que les régions Bretagne, Ile de France, Nord-Pas De Calais, et Aquitaine sont en dessous de la moyenne nationale.

Ceci reflète une certaine concentration des contrats sur les régions qui sont dominées par la production animale et les systèmes d'exploitation basés sur des prairies. Tandis que dans les régions céréalières ou dans les régions spécialisées (par exemple le vignoble dans le département de la Gironde), il y a comparativement moins de contrats signés.

Au niveau de l'évaluation écologique de ces mesures, Lepart, Marty et Terraude (2007) expliquent que "le bilan des collaborations entre la profession agricole et la recherche sur la biodiversité est en France relativement faible. Dans ce contexte la contribution des naturalistes a été de proposer des objectifs en matière de biodiversité qui sont le plus souvent associés à une seule espèce". Vindel (2005) précise tout de même qu'il y a eu "un petit effet sur la gestion et la conservation des haies et sur l'entretien des pâturages naturels".

4.3.1.2. L'analyse de la littérature sur les MAE et leurs liens avec la biodiversité

Dans cette section, seront présentées les études juridiques relatives aux techniques contractuelles. Cet aspect a également été relevé par les économistes qui ont appréhendé ces MAE, par des modèles de type "principal/agent", où un des objectifs est la recherche du contrat optimal. Suivront l'analyse des résultats portant sur les évaluations écologiques des MAE quant à leurs impacts sur la biodiversité, ainsi que les travaux portant sur les conditions d'acceptabilité économiques et sociales de ces mesures, en particulier en prenant en compte des variables telles que la place de l'agriculteur dans la société.

. L'approche juridique : les techniques contractuelles

Les études juridiques abordent principalement les MAE comme l'un des exemples de mise en œuvre d'une politique environnementale par le biais du contrat²⁸. Or, le **recours au contrat comme outil de protection de l'environnement est globalement considéré par les juristes comme moins protecteur que les outils réglementaires**, en raison principalement du caractère volontaire du contrat, qui rend la mise en œuvre d'une politique dépendante du consentement des acteurs. L'instauration de mesures zonées peut ainsi être contrariée par le refus de certains agriculteurs à s'engager. C'est alors l'efficacité même du dispositif qui est en cause. Les auteurs soulignent que deux conséquences principales résultent du **caractère volontaire du contrat** :

- **L'absence de caractère permanent du contrat** : celui-ci résulte d'une part, de l'interdiction des engagements perpétuels et d'autre part, de la difficile articulation du droit de la concurrence et des aides à caractère permanent. En conséquence, les droits acquis par l'administration par le biais du contrat sont des **droits personnels** (attachés au signataire) et **non des droits réels** sur la parcelle ou la zone concernée (lesquels sont attachés au foncier). A cet égard, plusieurs études soulignent l'intérêt des **servitudes**, administratives ou conventionnelles, comme outil de protection de l'environnement (Thomas, 2005; Rebillard, 2005; Giraudel, 2000; Gilardeau, 1994)²⁹.

²⁸ Les développements relatifs aux techniques contractuelles concernent également les contrats Natura 2000.

²⁹ A cet égard, le bail rural environnemental fournit un exemple intéressant de contrat de longue durée ayant pour objet la mise en œuvre de pratiques agricoles favorables à l'environnement sur des terrains déterminés. La loi d'orientation agricole de 2006 a introduit une nouveauté dans le statut du fermage, en permettant au bailleur d'introduire des "clauses environnementales" dans le bail rural. Toutefois, cette mesure est réservée à certains types de bailleurs ou à certaines zones. En effet, l'article L 411-27 du code rural est complété par une disposition prévoyant que des clauses ayant pour objet le respect de l'environnement peuvent être incluses dans les baux ruraux, lors de leur conclusion ou de leur renouvellement,

- L'effet relatif du contrat, lequel n'oblige et n'a d'effets juridiques que pour les parties : en conséquence, l'information des tiers est limitée, ainsi que leurs moyens de contrôle ; par ailleurs, "le contrat offre (...) moins de garanties juridiques que l'acte réglementaire dans la mesure où **il ne vaut pas à l'égard des tiers** dont les activités peuvent présenter une menace pour la conservation de la zone" (CJCE, C-255/93, 5 octobre 1994). Enfin, de l'effet relatif du contrat découle le fait que la souscription d'un contrat "environnemental" peut être contrariée par des contrats privés souscrits par l'exploitant comme les contrats d'intégration avec des coopératives ou des IAA.

Les juristes soulignent souvent **l'absence de choix des autorités publiques entre la voie contractuelle et la voie réglementaire**. En effet, les objectifs de protection de l'environnement, comme d'autres objets d'intérêt général, s'imposent aux pouvoirs publics eux mêmes, par le biais de normes juridiques supérieures dans l'ordre juridique interne des Etats (loi, constitution), par le biais du droit européen pour les Etats membres ou encore par le biais des engagements internationaux. En conséquence, les autorités publiques ne disposent pas du pouvoir souverain de choisir entre différents instruments juridiques pour remplir cette mission, mais doivent agir en premier lieu par la voie du commandement unilatéral, dont les règles ainsi édictées s'imposent aux personnes assujetties. Autrement dit, **les instruments mis en œuvre volontairement par les personnes privées, comme le contrat, ne peuvent venir qu'en complément de l'action réglementaire et non en substitution**.

A travers le contrat, c'est également la question des **services environnementaux rendus par les agriculteurs** qui est traitée par plusieurs études juridiques (par ex. Doussan, 2008; Gilardeau, 1994). Les auteurs notent que, si de fait, les services agro-environnementaux peuvent être identiques ou comparables à ceux fournis par les écosystèmes, de droit, ils ne sont pas de même nature car ils ne répondent pas aux mêmes qualifications. Un **service écosystémique peut être qualifié d'objet d'intérêt général** et à ce titre les autorités publiques ont la charge de le protéger ; le coût de cette protection est alors supporté par les personnes dont les activités sont susceptibles de porter atteinte à ce service par le biais de la réglementation ou d'instruments de marché comme la fiscalité. Un **service agro-environnemental est une prestation**, fournie par un sujet de droit, l'agriculteur, au bénéfice de l'intérêt général ; le coût de cette prestation peut faire l'objet d'une indemnisation ou d'une rémunération publique, celle-ci obéissant alors au régime juridique répondant à sa nature (par exemple des aides publiques ou des marchés publics).

Certaines études abordent également la question des **modalités de contrôle du respect des engagements contractuels**, en relevant que, par principe, le non respect des obligations contractuelles est sanctionné par le non versement du paiement, plus simple à mettre en œuvre que des sanctions administratives ou pénales. Toutefois, plusieurs auteurs relèvent les mêmes difficultés que pour la réglementation compte tenu du taux faible de contrôles effectifs et de leur faisabilité ; par exemple les contrôles "terrain" ont montré un taux important de non conformité puisque sur 16 contrôles 15 présentaient des défauts en Loire-Atlantique (Bodiguel, 2003).

Malgré ces réserves, les **études juridiques relèvent les avantages du contrat**, en particulier par rapport à la réglementation. Le principal avantage identifié par les juristes est d'avoir contribué à **renforcer la prise de conscience des considérations environnementales** dans le milieu agricole et d'avoir ainsi permis de "faire avancer la norme". En ce sens, le contrat est fréquemment analysé comme permettant l'appropriation **du droit** par ceux à qui il s'adresse, et ainsi plus grande implication

lorsque le bailleur est une personne morale de droit public ou une association agréée de protection de l'environnement. Cette possibilité concerne également les parcelles situées dans des espaces naturels protégés. Les quelques études juridiques qui lui sont consacrées soulignent l'avancée significative au regard du statut du fermage peu perméable aux considérations environnementales (Doussan, 2006), même s'il a pu être noté qu'il ne s'agissait que d'un "embryon de statut d'un bail dérogatoire" (Crevel, 2007). Le bail rural présente des différences juridiques emportant des conséquences pratiques importantes avec les contrats agroenvironnementaux : il s'agit de contrats échappant au régime des contrats administratifs pour relever du droit privé et ils impliquent que la personne publique soit propriétaire des terres soumises à bail. En conséquence, le caractère incitatif de ces contrats ne repose pas sur le montant des aides publiques mais sur la valeur des terres ainsi mises à disposition de l'exploitant. En outre, le montant du loyer peut être fixé à un niveau inférieur aux montants déterminés par arrêté préfectoral. Quant aux modalités de contrôle et de sanction du respect des obligations contractuelles, on notera d'une part que la loi prévoit que le contrat "fixe les conditions dans lesquelles le bailleur peut s'assurer annuellement du respect par le preneur des pratiques culturelles convenues" et d'autre part, et surtout, que la violation de ses obligations par l'exploitant constitue un motif de résiliation du bail.

des partenaires, garants d'un **meilleur respect de la norme**. Le contrat est alors vu comme un complément aux instruments réglementaires classiques : comme "préparation" à une réglementation future ou comme moyen d'aller plus loin que les règles impératives existantes, sachant que les obligations qu'il contient doivent être distinctes des obligations réglementaires (sauf cas particulier et encadré des contrats de "mise aux normes"), lesquelles sont soumises aux exigences de nécessité et de proportionnalité.

La mise en œuvre des mesures agro-environnementales a donné lieu à plusieurs études spécifiques portant sur leur nature contractuelle en droit français. En effet, la détermination des engagements contractuels résulte de plusieurs textes, communautaires et nationaux, et non d'une négociation individuelle ; en ce sens les CTE/CAD s'assimilent à des "contrats d'adhésion", ce qui a conduit nombre de juristes à douter de leur nature contractuelle, considérant qu'ils se rapprochaient substantiellement des actes administratifs unilatéraux (Hernandez-Zakine, 1998; Struillou, 1999). La loi d'orientation agricole de 1999 en les qualifiant de contrats administratifs a mis fin à la controverse, sans faire cesser pour autant les critiques. En effet, plusieurs auteurs relèvent un **manque de lisibilité de l'action publique**, résultant de la différence entre la nature de l'outil et les modalités de sa mise en œuvre. Certains plaident dès lors pour des mesures unilatérales, qui peuvent être pour autant négociées avec les agriculteurs, y compris localement : "la gouvernance peut autant être organisée lorsque l'administration use de mesures unilatérales négociées avec les acteurs locaux et ce caractère unilatéral des mesures permet alors une lecture plus claire de la volonté publique" (Bodiguel, 2003).

L'**abandon des CTE et la mise en place des CAD** ont donné lieu à quelques analyses critiques sur la confusion qui a pu en résulter (Bodiguel, 2003).

Par ailleurs, les mesures agro-environnementales ont également été étudiées par le biais des **aides publiques et du droit de la concurrence** (par ex. Thieffry, 2006). Ces contrats sont actuellement financés par des aides publiques et échappent au droit des marchés publics ou plus largement au droit des services d'intérêt général, droits marqués par une tension forte entre les principes de la libre concurrence et la volonté politique de certains Etats membres, dont la France, de les maintenir hors du jeu du marché. Or certaines études relèvent que l'exclusion des contrats agro-environnementaux du champ d'application du droit de la concurrence n'est pas garantie. On a pu voir une brèche ouverte par le règlement 1698/2005 relatif au développement rural, qui prévoit expressément la possibilité de recourir à un système d'enchères dans l'attribution des aides (Bodiguel, 2007). En outre, il est théoriquement envisageable de considérer l'existence d'un **marché des services environnementaux**, susceptible de comprendre ceux fournis par les agriculteurs. Il est vrai que certaines mesures agro-environnementales n'ont aucun sens en dehors de la production agricole. Il en va ainsi, par exemple, des différentes techniques d'assolement, des traitements mécaniques pour le désherbage ou le défanage en remplacement de traitements chimiques, ou encore de la localisation ou de la réduction des traitements phytosanitaires ou d'apports azotés. Mais certains des services environnementaux fournis par les agriculteurs peuvent être remplis par d'autres acteurs, dans la mesure où ils ne sont pas directement liés à une activité ou des méthodes de production agricole. Il en va ainsi par exemple, des plantations et entretien de haies, d'arbres, des créations et entretien de mares, bosquets, talus, de l'entretien de chemins communaux qui jouxtent ou traversent le fond ou encore de l'élevage de races animales menacées de disparition. Dans ces domaines, d'autres acteurs sont susceptibles d'assurer des services environnementaux équivalents à ceux fournis par les agriculteurs ; cette possibilité a été relevée par certains juristes (Gilardeau, 1993; Couturier, 2003).

Enfin, certaines analyses juridiques ont porté sur la "**part incitative**" octroyée en plus des surcoûts et manque à gagner, qui conduisait, d'une part à qualifier le CTE/CAD de contrat de prestation de service à titre onéreux, et d'autre part, à une illégalité des aides au regard du droit international de l'OMC ; cette "part incitative" a été supprimée par le Règlement de 2005.

. L'approche socio-économique

La plupart des modèles économiques recourent à l'analyse coûts / bénéfices ou à l'analyse coûts / efficacités (Watzold, 2005; Wynn, 2002; Manchester, 1999; Firbank, 2005; Batie, 1986; Hogdson,

2005; Randall, 2002; Groenenveld, 2006). Dans un survey, Watzold (2005) montre que la mise en œuvre des politiques publiques a souvent été faite au détriment de l'analyse coût/efficacité. Une telle approche est alors socialement sous-optimale si l'on raisonne en termes d'efficacité de la gestion des fonds publics. C'est pourquoi dans cette section seront présentés, d'une part les travaux qui analysent les conditions pour aboutir à des contrats optimaux dans le cadre de modélisation principal/agent, et d'autre part l'intérêt pour le décideur public de faire une offre de contrats différenciés lorsque les agents sont hétérogènes soit dans leur type, soit dans les caractéristiques de leur exploitation.

La théorie économique et les mécanismes incitatifs

Dans la mise en œuvre de mécanismes incitatifs, un outil souvent présenté et étudié par les économistes est le modèle principal/agent. Ce modèle vise à résoudre des situations d'asymétrie d'information entre l'agent et le principal : les situations de sélection adverse et les situations de hasard moral. La sélection adverse est une asymétrie sur le type de l'agent. Par exemple lorsque l'on veut mettre en place un contrat incitatif, avant de proposer le montant de l'aide ou de la prime, le principal doit mettre en œuvre un mécanisme de révélation pour appréhender le coût réel pour un agent d'adhérer au contrat. C'est une analyse qui est réalisée *ex-ante* à la signature du contrat. Le hasard moral est une asymétrie d'information entre le principal et l'agent sur l'effort réel réalisé par l'agent une fois le contrat signé (donc *ex-post*). Cette situation d'asymétrie d'information existe du fait que lorsque l'agent signe un contrat par lequel il s'engage à réaliser un effort donné pour aboutir à un objectif environnemental attendu, la réalisation ou la non réalisation de cet objectif repose pour partie sur la réalisation d'événements exogènes. Il y a donc une incertitude exogène quant au fait que l'agent ait triché si un objectif environnemental n'était pas réalisé. Cette théorie a été appliquée aux contrats agro-environnementaux (Hueth, 1995; Wu & Babcock, 1995; Ozanne et al., 2001; Ozanne & White, 2004; Turpin et al., 2004...).

Pour résoudre des situations de sélection adverse, les auteurs proposent en général un menu de contrats, que l'on retrouvera dans la plupart des modèles appliqués aux MAE. Thoyer et al. (2007) ont réalisé un survey dans lequel : "Dans le cadre d'un problème de sélection adverse, afin d'inciter les agents à révéler leurs informations privées (leur "type"), la théorie des contrats optimaux propose d'offrir un menu de contrats adapté à chaque type d'agent. Ces menus sont solutions d'un problème de maximisation dans lequel l'agence environnementale ou le régulateur maximise le bien-être social (incluant le profit des agriculteurs, le gain environnemental et la minimisation des coûts budgétaires) sous deux contraintes: (i) une contrainte de participation (dite aussi contrainte de rationalité) qui impose que l'espérance d'utilité de l'agent sous contrat soit supérieure ou égale à son espérance d'utilité sans contrat. Si cette contrainte est violée, aucun agriculteur rationnel ne devrait s'engager dans un programme environnemental. (ii) une contrainte d'incitation qui impose que l'espérance d'utilité de l'agent qui choisit le contrat correspondant à son type est supérieure à son espérance d'utilité s'il triche sur son vrai type et sélectionne un contrat qui ne lui est pas destiné. Cette contrainte induit donc un comportement sincère de l'agent et une révélation *ex-post* de son type". Dans le cadre de ces modèles avec sélection adverse, Moxey et al. (1999) présentent un modèle de contrat optimal pour la réduction d'intrants polluants avec deux types d'agriculteurs, des agriculteurs à forte productivité et des agriculteurs à faible productivité. L'originalité de ce modèle est d'associer des transferts monétaires et des quotas d'input afin de maximiser le bien-être social et non de minimiser le coût budgétaire du contrat, comme c'est généralement le cas dans d'autres modèles.

Pour limiter les situations de hasard moral, les auteurs proposent des rémunérations différenciées selon le niveau de divergence entre les résultats réalisés et les résultats attendus. Ainsi, Ozanne et al. (2001) notent un relatif déficit de la prise en compte de l'aléa moral dans les modélisations des mesures agro-environnementales. La mise en œuvre de contrôles pour vérifier la conformité entre l'engagement de l'agriculteur et son effort réel sont peu étudiés. Ils montrent que dans les études précédemment réalisées qui considéraient que les agriculteurs étaient neutres au risque, les résultats avaient tendance à surestimer les effets liés au hasard moral. Ozanne et al. (2001) montrent que le hasard moral ne posera un problème que si le coût du contrôle est fonction de l'effort de contrôle et si le degré d'aversion au risque des agriculteurs est relativement faible. Par contre, avec une aversion au risque élevée, les auteurs démontrent que l'on peut se rapprocher du *first best* (contrat optimal). Or,

comme le rappellent Richard et Trommetter (2000), les agriculteurs seront en général averse au risque³⁰. Dans le même ordre d'idée, Richard et Trommetter (2000) ont montré l'intérêt de mettre en place une zone test qui permet à la fois de tester l'efficacité écologique et économique de la mesure avant de la mettre en œuvre pour le principal et d'être un signal favorable pour les agriculteurs. Au niveau opérationnel, la prise en compte de l'aversion pour le risque est expressément intégrée, au plan national, puisque les contrats "agro-environnementaux" peuvent faire l'objet d'un renouvellement et que cette information est révélée aux agriculteurs. Cela signifie que la prise en compte du temps, non seulement dans l'évaluation de la mesure, mais également dans la durée optimale du contrat, doit être analysée et est sans doute la question la plus délicate. Hopkins (2006), Lepoivre (1997) et Dupraz et al. (2007) étudient la question, mais Richard et Trommetter en 2000 expliquent l'importance de l'accompagnement de la phase de transition face à laquelle se retrouvent les agriculteurs lorsqu'ils passent d'un système d'exploitation à un autre (c'est par exemple le cas pour la conversion à l'Agriculture Biologique, cf. 4.3.4.3.). Les auteurs ont identifié des éléments clés dans la prise de décision publique : les incertitudes sur la réussite écologique du projet et sur les possibilités d'ouverture à d'autres agriculteurs en cas de succès, l'attitude des agriculteurs face au risque et le timing de la décision publique dans le cas de l'instauration de zones tests.

D'autres auteurs (White, 2002) intègrent à la fois de la sélection adverse et de l'aléa moral dans une même modélisation pour tenter d'avoir une représentation la plus proche de la réalité. Dans ce cadre, la recherche de contrats optimaux propose une solution théorique qui repose sur des hypothèses restrictives concernant la structure d'information. Ces modèles restent difficiles à construire et à mettre en œuvre dans la pratique. Cependant, Thoyer et al. (2007) présentent une étude empirique faite par Turpin et al. (2004) pour la lutte contre la pollution diffuse dans un bassin d'élevage en Loire-Atlantique. Les résultats font apparaître que l'utilisation d'une taxation non linéaire (équivalente d'un menu de contrats où l'agriculteur peut choisir parmi des niveaux d'efforts différents) sur le niveau de production du lait, aboutit à un bénéfice social positif et accroît le bénéfice net du régulateur par rapport à l'utilisation d'un contrat uniforme basé sur la réduction d'intrants ou imposant un quota d'engrais minéraux.

Pour prendre en compte l'efficacité environnementale et les effets de seuil. Bontems et al. (2008) se sont plus particulièrement intéressés aux effets de seuils dans la contractualisation. Ils montrent que le fait de travailler sur des effets de seuil est particulièrement pertinent dans la mise en œuvre des mesures agro-environnementales, et est également particulièrement complexe. Ils notent que historiquement ces effets de seuils ont été totalement ignorés, ce qui a conduit à mettre en œuvre et à financer des mesures agro-environnementales dont les effets ont été nuls : soit parce qu'il n'y avait pas suffisamment d'agriculteurs adhérents, soit parce qu'ils n'étaient pas répartis de manière optimale sur la zone par rapport à l'effet attendu. Or, avec le passage prévisible d'une obligation de moyen à une obligation de résultat, un travail sur ces seuils est nécessaire.

Enfin, même si selon l'OCDE (2003) il n'existe qu'un faible nombre d'applications dans lesquelles des taxes peuvent être efficaces dans le domaine agricole³¹, des mécanismes règlementaires peuvent être mobilisés dans une approche principal/agent. Ainsi, le modèle de Ozanne et White (2007) est particulièrement pertinent. Les auteurs montrent les conditions sous lesquelles des "quotas sur les inputs" sont équivalents à des "taxes sur les inputs" dans les modèles agro-environnementaux. Au niveau de l'opérationnalité de leur modèle, ils expliquent qu'en présence de hasard moral, cela peut limiter la volonté du régulateur de distinguer entre les types de producteurs par des contrats différenciés.

Les paiements différenciés

Par rapport à ces différents travaux théoriques, il existe des travaux qui soulèvent une controverse sur les effets réels des paiements homogènes ou des paiements différenciés selon les caractéristiques des

³⁰ Di Falco et Perrings (2007) montrent que l'aversion au risque est un élément important dans le maintien d'une diversité au niveau des productions agricoles, les agriculteurs par exemple des Pays du Sud préférant cultiver plusieurs espèces sur leurs exploitations pour limiter les risques.

³¹ Ainsi alors que le principe pollueur payeur est largement utilisé dans les autres industries il ne l'est que faiblement dans le secteur agricole, de même pour les permis négociables qui n'ont pas non plus un rôle significatif (OCDE, 2003).

agriculteurs. Il s'agit en particulier des travaux de Gren (2004), de Lankoski et Ollikainen (2003)... Ces auteurs montrent que dans le cas de qualités de terre hétérogènes, des taxes et des subventions doivent être différenciées selon les agriculteurs pour aboutir à une allocation optimale des ressources (Watzold, 2005, confirmant ce résultat du fait que la différenciation aboutit à un meilleur ratio coût/efficacité). Dans le même ordre d'idée, Holzkamper et Seppelt (2007) ont mis au point une méthode informatique (logiciel) qui permet d'allouer de manière efficace des budgets pour la conservation de la biodiversité. Cette méthode reste néanmoins critiquable, tout du moins montre ses limites, dans le sens où elle considère que les écosystèmes sont indépendants les uns des autres et qu'il n'y a pas de possibilité de contraindre le modèle pour aboutir à des situations de continuité spatiale entre les écosystèmes. Le fait de mettre en œuvre des primes différenciées peut être efficace économiquement et socialement si les coûts de transactions, pour le principal, pour obtenir les informations qui lui permettraient de réaliser cette différenciation, ne sont pas prohibitifs.

Un moyen de faire de la différenciation, en s'assurant que l'agriculteur révèle sa vraie valeur, est de passer par un mécanisme d'enchère.

Les enchères : un outil efficace ? Les expériences, présentées dans l'encadré 4.3-1, montrent que les enchères apparaissent comme des mécanismes d'allocation des contrats agro-environnementaux intéressants. Elles permettent de mettre en concurrence les agents, donc de les inciter à révéler une partie de leur information privée sur leurs coûts de production d'un service environnemental. Il existe un autre avantage mis en avant par Clayton (2005) : les agriculteurs perçoivent favorablement la possibilité qui leur est offerte de monter leur propre programme environnemental. Cela leur redonne une certaine marge d'initiative (une place dans la société) dans un système qui est de plus en plus piloté par les pouvoirs publics et qui est donc souvent perçu comme une entrave à leur liberté d'entrepreneur. L'acceptabilité des programmes ainsi conçus est fortement améliorée.

Encadré 4.3-1. Des expériences d'enchères agro-environnementales

(source : Thoyer et al., 2007)

Les Etats-Unis ont été les premiers à mettre en place un système d'enchères agro-environnementales avec le *Conservation Reserve Program* (CRP) de 1985. C'est un programme volontaire de mise en jachère longue des terres sensibles à l'érosion. Plutôt que d'offrir une compensation unique, les Etats-Unis ont choisi de mettre les agriculteurs intéressés en concurrence. Ils sont invités à faire des demandes de compensation pour la mise en jachère, sous pli scellé, au Ministère de l'Agriculture américain (USDA). Le critère d'acceptation se base sur le calcul d'un indice de bénéfice environnemental³² (*Environmental Benefits Index* EBI) évaluant la performance de la proposition en termes de protection de la qualité des eaux, de contrôle de l'érosion des sols, et de coût budgétaire.

En Grande Bretagne, le *Countryside Stewardship Scheme* (CSS) est considéré comme le principal programme agro-environnemental du Gouvernement. Il a pour objectif la conservation et l'amélioration de la beauté de la campagne anglaise à travers la préservation de ses paysages et de la biodiversité. Contre un paiement qui varie entre 4£ et 525£/ha (DAFRA, 2001) selon la qualité du projet présenté, les agriculteurs proposent un programme de conservation et de changements de pratiques respectueuses de l'environnement qui répond à des priorités sous-régionales définies par ailleurs et puisant dans un catalogue de 90 actions types. Le ministère de l'agriculture sélectionne les projets individuels, qui sont mis en compétition, par ordre de priorité en fonction de plusieurs critères (impact environnemental des pratiques, engagement de toute l'exploitation, situation dans les milieux particulièrement intéressants au niveau environnemental).

En Australie en 2001, le Ministère de l'Agriculture de l'Etat de Victoria (DNRE) a mis en place une première expérience pilote appelée *Bush Tender* dans le Nord de Victoria, suivie par une deuxième expérience en 2003 en Gippsland dans laquelle 1 million d'ha de flore sauvage est localisé sur des terres privées dont 60% sont menacées de disparition. Ce programme pilote utilise les mécanismes d'enchères pour allouer des contrats sur trois ans pour la conservation de la faune et la flore existante sur les terres privées. Chaque agriculteur est invité à soumettre un programme de changement de ses pratiques agricoles afin de mieux préserver la biodiversité locale, ainsi que le montant de la prime compensatrice qu'il souhaiterait recevoir pour la mise en application de son programme d'action.

³² Une description détaillée de la procédure d'enchère utilisée dans le CRP se trouve dans Vukina et al (2003).

Il existe une multitude de formats d'enchères forts bien répertoriés et décrits par Thoyer et al. (2007). Les contrats agro-environnementaux peuvent être alloués par des mécanismes d'enchère. Dans ce cadre, les pouvoirs publics sont acheteurs de bénéfices environnementaux. Les agriculteurs proposent le paiement qu'ils souhaitent recevoir en contrepartie de leurs efforts environnementaux, à l'image d'une procédure d'appel d'offre public. Ce sont des enchères mises en œuvre soit sous contrainte budgétaire, soit sous contrainte d'objectif. Dans le deuxième cas, le décideur veut atteindre un certain objectif environnemental, par exemple un nombre minimum d'hectares sous contrats ou un objectif environnemental (en terme de qualité de l'eau par exemple) et alloue des contrats jusqu'à atteindre ce seuil (Klemperer, 2004). Selon Latacz-Lohmann et Van Der Hamsvoort (1997), le recours aux enchères pour l'attribution de contrats agro-environnementaux présente deux avantages par rapport à l'allocation de contrats uniformes : une meilleure révélation de l'information privée concernant les coûts de mise en conformité de différents agriculteurs, et une diminution des coûts sociaux liés à la production environnementale. Au niveau de l'Union Européenne, les enchères ont été introduites explicitement dans le RDR de 2005 et reprises dans le PDRH.

Les enchères : un outil avec des limites. Toutefois, étant donnée la complexité des mécanismes révélateurs, l'enchère peut comporter un grand risque de non succès (Latacz Lohmann, 2004) : le risque de collusion ; le risque d'apprentissage ; le refus de participation lorsque les enchères sont perçues négativement par les agriculteurs, ou lorsqu'ils anticipent un coût de participation (des coûts de transaction liés à la rédaction de l'offre) trop élevé par rapport à leur gain espéré. Une des limites des mécanismes d'enchères est donc d'introduire des coûts de transactions plus élevés, tant pour les agriculteurs que pour les décideurs publics, ces coûts seront encore plus élevés si des contraintes supplémentaires, par exemple, de continuité spatiale sont nécessaires. Lorsqu'une continuité spatiale est souhaitée (les effets de seuils relevés par Bontems et al., 2008), les risques de collusions sont alors plus importants du fait que l'on peut autoriser les agriculteurs à faire des réponses collectives sur une zone. Parkhurst et al. (2002) ont toutefois montré théoriquement et expérimentalement qu'un tel mécanisme peut encourager la coopération, grâce à des effets de synergie et de partage des coûts. Les effets nets des enchères, en terme d'efficacité économique, écologique et sociale, restent donc délicats à mesurer.

. L'impact des MAE sur la biodiversité

En 2004, l'UE a réalisé une évaluation des programmes de développement rural, dont font partie les MAE. Holford et House (2004) ont compilé les évaluations nationales. En ce qui concerne les effets sur la biodiversité, ils ont déclaré que "les résultats disponibles sont peu nombreux sur les incidences réelles sur l'environnement (ainsi, peu d'analyses ont été réalisées sur les effets sur la biodiversité, le paysage et les ressources naturelles). Ceci reflète la difficulté de mesurer des impacts réels, surtout lorsque les mesures à évaluer sont récentes"³³. Ce rapport ne comporte aucune référence à la littérature scientifique, bien qu'en 2003, Kleijn et Sutherland aient publié un article sur l'efficacité des MAE européennes pour conserver et favoriser la biodiversité. L'article de Kleijn et Sutherland est basé sur 62 études provenant de 5 pays (aucune de France), dont la majorité (73%) relève de la littérature "grise", c'est-à-dire de rapports non validés par les pairs, et pour la plupart édités dans des langues nationales. Les auteurs ont constaté que "dans la majorité des études, le protocole expérimental était insatisfaisant pour pouvoir évaluer l'efficacité écologique des mesures". De manière générale, 54% des espèces examinées (groupes) ont augmenté, et 6% ont diminué, que ce soit en termes de richesse spécifique ou d'abondance d'espèces sur des parcelles contractualisées comparativement aux sites de référence.

Depuis cet article, un certain nombre d'études portant sur l'évaluation des MAE ont été publiées dans des revues à comité de lecture (contrôle par les pairs) entre 2003 et 2008. La recherche bibliographique conduite pour l'ESCO a identifié 27 publications de sept pays pour la période 2003-

³³ Pour la France, les évaluateurs nationaux résument que : "Les effets du programme à ce stade sur la protection de la faune et de la flore sur les terres agricoles seront probablement très limités. [Toutefois] Le programme a joué un rôle significatif sur l'entretien d'un certain nombre d'habitats, en particulier les haies et les prairies naturelles. Le programme a eu à ce jour un impact nul sur la préservation de races d'animaux ou de races végétales menacées"(CNASEA, 2004).

2008 (Bradbury & Allen, 2003; Critchley et al., 2003; Jeanneret et al., 2003; Bradbury et al., 2004; Kleijn et al., 2004; Swetnam et al., 2004; Aschwanden et al., 2005; Feehan et al., 2005; Herzog et al., 2005; McAdam et al., 2005; Kleijn et al., 2006; Knop et al., 2006; Marshall et al., 2006; Ottvall & Smith, 2006; Pywell et al., 2006; Rundlöf & Smith, 2006; Albrecht et al., 2007a; Albrecht et al., 2007b; Aschwanden et al., 2007; Aviron et al., 2007; Birrer et al., 2007; Holzschuh et al., 2007; Kohler et al., 2007; Kohler et al., 2007; Verhulst et al., 2007; Kampmann et al., 2008; Roth et al., 2008).

Au niveau méthodologique, la majorité des études comparent les sites sous MAE à des sites de référence. Comme les agriculteurs choisissent généralement les parcelles qui seront inscrites dans les MAE, la plupart des études ont essayé *ex-ante* d'identifier des sites de référence comparables pour pouvoir mesurer l'effet résultant de la mise en œuvre de la MAE. Des analyses alternatives ont porté sur la mesure des effets sur les paysages ; ils ont été inclus *a posteriori* dans l'analyse statistique. Dans dix études, des parcelles ont pu être comparées dans le temps et leurs évolutions ont été analysées.

Au niveau global, sur ces 59 études concernant des MAE et portant sur des taxons différents, 51% ont identifié un effet positif de la mesure sur la richesse spécifique ou sur l'abondance, voire sur la composition d'espèces ou sur le comportement d'espèces spécifiques d'oiseaux. Dans 49% des études, l'absence d'effet ou des effets contradictoires ont été identifiés. Notons qu'aucune des études n'a mis en évidence d'effets négatifs (Tableau 4.3-1).

Tableau 4.3-1. Nombre d'études évaluant l'efficacité des mesures agro-environnementales (MAE) et synthèse des résultats sur dix taxons.

Species group	N° of studies	Positive effect of AES	Negative effect of AES	Either no effect or both positive and negative effects
Plants	14	8	0	6
Snails	1	1	0	0
Grasshoppers	6	3	0	3
Ground beetles	2	1	0	1
Butterflies	4	2	0	2
Spiders	6	1	0	5
Hoverflies	1	1	0	0
Bees	8	5	0	3
Small mammals	1	1	0	0
Birds	15	7	0	9

Les plantes et les oiseaux sont les taxons qui sont le plus souvent étudiés, avec des effets positifs identifiés dans quasiment la moitié des études. Les résultats vont dans le même sens pour les groupes d'arthropodes, sauf pour les araignées, pour lesquelles un effet positif a été identifié dans une seule étude sur six. Les insectes pollinisateurs, les escargots et les petits mammifères ont été, chacun, évalués dans une seule étude, avec des effets positifs dans les trois cas.

Kleijn et Sutherland (2003) avaient conclu qu'il était difficile d'augmenter la diversité des plantes, particulièrement sur les terres qui ont été gérées de manière intensive sur une longue période, du fait de l'eutrophisation et d'une insuffisance de graines dans le sol. Ils en ont déduit que les arthropodes ont un temps de réponse plus rapide que les plantes, du fait que la réduction du niveau de perturbation (par exemple un retard dans la fauche des prés) leur permet d'accomplir leur cycle de vie. Cette différence de réponse n'est pas confirmée par notre analyse, les plantes et les groupes d'arthropodes montrant des proportions de réactions équivalentes à celles des autres taxons dans les résultats de l'évaluation des MAE³⁴. Pour les oiseaux, Kleijn et Sutherland (2003) n'ont pas pu mettre en évidence un modèle cohérent ; seules 4 des 19 études montraient que la MAE avait clairement favorisé la diversité ou l'abondance d'oiseaux, tandis que les résultats étaient mixtes dans les autres études. Parmi les 15 études éditées entre 2003 et 2008, seules 7 ont favorisé la diversité d'oiseaux.

³⁴ On voit ici tout l'intérêt de bien évaluer le timing avant d'évaluer une mesure. Elle doit être suffisamment avancée pour que son évaluation soit efficace tant écologiquement qu'économiquement. Cela met également en évidence la difficulté de reconduire ou de stopper des mesures sur la base d'évaluations sur l'efficacité écologique, surtout si ces évaluations se révèlent être réalisées trop précocement.

Dans le cadre de ces études, nous avons voulu comparer les résultats entre les prairies et les terres arables. Les travaux sur les prairies (26 études) portent sur la gestion de prés et de pâturages, avec des prescriptions du type retard de fauche ou réduction de l'usage des fertilisants. Les travaux sur les terres arables (21 études) portent principalement sur les bords de champ et sur la mise en place de pratiques de type production à bas intrants. Dans 12 études, il n'y a aucune différence entre ces catégories. En général, la moitié des études ont montré des effets positifs sur la richesse et/ou la composition d'espèces, et ce quel que soit le type de MAE (prairie, culture arable, mélangé) et quel que soit le groupe taxonomique. Une exception notable apparaît pour les MAE en cultures arables : toutes les études ont indiqué un effet positif sur les plantes vasculaires. Les mauvaises herbes sont parmi les espèces les plus menacées en Europe (Byfield & Wilson, 2005) et il semble que les mesures agro-environnementales contribuent à leur conservation.

Nous avons ensuite classé les taxons selon leur type de mobilité - faible, intermédiaire et plus élevée – afin de détecter si l'une des trois catégories est plus favorisée par les MAE (Tableau 4.3-2). Il n'y a aucun résultat probant. Si les trois systèmes d'utilisation du territoire sont fusionnés, on identifie un nombre identique d'études qui ont enregistré respectivement un succès relatif ou un non-succès pour les trois catégories de mobilité (9 succès et 6 non-succès pour les taxons à mobilité faible, 7 succès et 8 non-succès pour les taxons à mobilité intermédiaire, et 15 succès et 14 non-succès pour les taxons à mobilité plus élevée). Dans des systèmes de prairie, les groupes les plus mobiles semblent être légèrement favorisés, tandis que dans les systèmes de cultures arables, ce sont les groupes ayant la mobilité la plus faible qui semblent favorisés. Par conséquent, nous ne pouvons pas confirmer la conclusion de Kleijn et Sutherland (2003) d'une évaluation plus favorable pour les groupes les plus mobiles. Ces résultats, cependant, doivent être interprétés avec prudence du fait de la difficulté de classer les groupes taxonomiques dans des catégories de mobilité, et en raison du nombre relativement peu élevé d'études.

Tableau 4.3-2. Nombre d'études montrant des effets positifs (pos) ou mixtes (not pos) des MAE sur la richesse ou la composition des espèces (ou groupes d'espèces) et sur des catégories d'espèces (ou groupes d'espèces) selon leur mobilité.

	Grassland		Arable		Mixed	
	Pos	Not pos	Pos	Not pos	Pos	Not pos
a) Taxonomic groups						
Plants	3	4	4	0	1	2
Birds	3	4	3	4	1	1
Arthropods	7	4	4	6	3	3
Others	1	0	0	0	1	0
b) Mobility						
Lower mobility	3	4	4	0	2	2
Intermediate mobility	3	3	2	4	2	1
Higher mobility	8	5	5	6	2	3

Pos: Positive effect of AES

Not pos: No effect of AES or both positive and negative effects

Low mobility: Plants, snails

Intermediate mobility: grasshoppers, ground beetles, small mammals, spiders

Higher mobility: Butterflies, hoverflies, bees, birds

Une comparaison par pays a également été réalisée, les études ayant été réalisées dans huit pays européens. Pour l'Irlande et les Pays-Bas, il n'y a eu que peu d'effets positifs identifiés (Tableau 4.3-3). Dans le cas des Pays-Bas, ceci peut être dû, en partie, à une gestion intensive de l'agriculture, qui est considérablement plus forte que dans beaucoup d'autres pays européens (Herzog et al., 2006). En Allemagne, en Suède, en Espagne et au Royaume-Uni, les études aboutissant à des évaluations positives, et celles dont les évaluations concluent à des effets neutres ou contradictoires, sont en nombres équivalents. La Suisse est le seul pays où les études avec effets positifs sont plus nombreuses que celles ayant des effets ambigus. Le cas de la Suisse est particulier : les secteurs écologiques de compensation ont été initiés dans le cadre des MAE dans les années 1990 et sont devenus quasi-obligatoires en 1998, dans le cadre de la conditionnalité - cela peut donc biaiser, favorablement, les résultats pour la Suisse.

Tableau 4.3-3. Nombre d'études rapportant des effets positifs (pos) ou mixtes (not pos) des MAE sur la richesse ou la composition des groupes d'espèces dans huit pays européens.

	Total	Pos	Not pos
Ireland	2	0	2
The Netherlands	8	2	6
France	1	0	1
Germany	5	2	3
Sweden	2	1	1
Spain	5	2	3
UK	12	6	6
Switzerland	24	18	6

Pos: Positive effect of AES

Not pos: No effect of AES or both positive and negative effects

Nous avons enfin les résultats d'une étude menée en France. Les auteurs (Bro et al., 2004) ont étudié l'effet des jachères sur des terres arables avec des couverts hivernaux dans l'objectif de promouvoir les perdrix grises. Sur une période d'observation de 6 ans, ils n'ont trouvé aucune différence dans l'abondance des oiseaux entre les parcelles sous couvert et les parcelles de référence. Cependant, il n'y a eu aucune recherche sur des effets éventuels de la MAE sur d'autres taxons tels que de petits mammifères, d'autres espèces d'oiseaux ou sur certains groupes d'arthropodes qui peuvent être favorisés par ces mesures, donc avec un effet positif sur la biodiversité. Dans une étude antérieure, Barbraud et Mathevet (2000) ont conclu que la MAE mise en œuvre en Camargue afin de protéger des colonies d'élevage de hérons pourpres a échoué par rapport à ses objectifs.

Ces diverses évaluations - même si elles semblent aller dans le bon sens, puisqu'il n'y a pas eu de mesures à effets négatifs pour la biodiversité - ont mis en évidence qu'il est nécessaire d'en relativiser la portée, que ce soit dans leurs effets positifs ou dans leur non effet. L'efficacité des évaluations des MAE peut en effet être limitée du fait de la durée courte des contrats par rapport au temps de réponse des systèmes écologiques (cela pose la question de la construction des critères de reconduction des mesures par rapport à la vitesse de réponse des écosystèmes : comment être assuré que le non succès d'une mesure puisse en justifier la non reconduction ?) et par la taille des surfaces sous contrats et leur dispersion (seuil de zonage minimal pour que la mesure soit efficace). Ainsi, si un seul agriculteur participe à une mesure, on peut penser que le succès sera moindre, voire inexistant, par rapport à une situation où 60% des agriculteurs d'une zone participent à la mesure (Henle et al., 2008). Ces deux effets de seuil ont été analysés, par exemple, par Dupraz et al., (2007) et par Bontems et al. (2008). Au regard des évaluations passées, il apparaît donc utile, pour chaque nouvelle mesure, d'identifier et de prendre en compte deux effets de seuils : un seuil en termes de surface minimale et un seuil en terme temporel (avant d'évaluer l'efficacité écologique de la mesure).

. La capacité et la volonté de participation des agriculteurs

Pour construire une politique publique il faut, également, prendre en compte les caractéristiques des exploitations agricoles et des agriculteurs. Pour comprendre les décisions concrètes que prennent les agriculteurs, il faut les resituer dans un contexte faisant davantage appel à la situation de leur exploitation et aux interactions sociales qu'ils entretiennent avec leur famille, leurs pairs, leurs voisins, l'administration ou les organisations environnementalistes. Les aides monétaires sont nécessaires mais ne sont pas suffisantes pour assurer la réussite de la liaison entre agriculture et biodiversité (Richard & Trommetter, 2001; Siebert, 2006). Deux niveaux (en interaction) de facteurs influant sur la décision de participer ou non aux programmes de conservation sont alors à considérer : le niveau individuel de l'agriculteur et le niveau de l'interaction sociale directe ou indirecte.

Le niveau individuel

C'est l'intérêt économique de l'agriculteur qui semble prévaloir ici, sans que l'on puisse exclure des raisons comme l'adoption de valeurs environnementales, le souci du maintien de l'exploitation pour les générations futures, la recherche de la satisfaction dans le travail ou la volonté de reconquérir la

légitimité sociale du métier d'agriculteur. En outre, un facteur qui peut jouer dans un sens favorable ou défavorable face aux politiques de conservation est la perception qu'en ont les agriculteurs par rapport au maintien de leurs droits à poursuivre leur activité sur le long terme. S'ils ont l'impression que le soutien économique est attribué à contrecœur (avec notamment des délais de paiement qui s'allongent ou des conditions bureaucratiques en augmentation) ou que celui-ci n'est qu'une transition avant la confiscation pure et simple du droit de cultiver, leur attitude sera très négative, voire totalement contraire aux objectifs de la politique (voir section 4.3.3.2. sur l'acceptabilité de la conditionnalité par les agriculteurs anglais).

Des contraintes économiques. La décision d'adopter une pratique plus favorable à l'environnement fait intervenir diverses caractéristiques (Bonnieux & Dupraz, 2007; Darnhoffer, 2005, 2007) : le montant de la subvention ; le manque à gagner ; l'effet sur le bien-être du ménage. Ce dernier terme est la résultante de deux composantes : la variation de revenu ; la satisfaction de participer à l'effort en faveur de l'environnement. Ce second terme peut représenter le consentement à payer des agriculteurs en faveur de l'environnement, mais également le consentement à recevoir du fait de l'irréversibilisation de la pratique agricole. D'autres travaux (Dupraz et al., 2002; Watzold, 2005) mettent en évidence que les contractants sont les agriculteurs ayant les exploitations les plus grandes, ils sont le plus souvent propriétaires de leur foncier, plus jeunes et plus dynamiques que les non-contractants. Notons qu'une première participation est également plus coûteuse, surtout pour un agriculteur isolé : une participation antérieure et l'existence de réseaux locaux facilitent en effet l'acquisition d'information et tendent donc à réduire les coûts de transaction qui constituent un frein à la participation (Falconner, 2000; Dupraz et al., 2007; Bontems, 2008). La prise en compte des coûts de transaction apparaît donc comme essentielle.

La participation à certaines mesures agro-environnementales peut avoir comme conséquences, pour les agriculteurs, de leur faire renoncer à des aides liées au premier pilier ; c'est l'exemple de la conversion en herbage extensif. La substitution d'aide du 1^{er} pilier par des aides du second pilier n'est pas évidente, c'est sans doute un frein à l'adoption de certaines mesures par les agriculteurs et un enjeu en terme de cohérence des politiques publiques. Dans le même ordre d'idée, la succession des outils, plus particulièrement le passage CTE/CAD, n'a pas facilité la lisibilité des mesures (Bodiguel, 2003) donc leur adoption du fait d'une augmentation, en particulier, des coûts de transaction. Ces coûts de transaction ne sont d'ailleurs pas pris en compte dans les mesures. Bonnieux et al. (2005) et Dupraz (2007) présentent une étude sur le suivi de 200 agriculteurs. Les coûts de transaction peuvent représenter jusqu'à 35% du paiement (20% en moyenne, avec une forte variabilité de 5 à 35%). Ces coûts représentent le coût d'accès à l'information, la confiance dans la fiabilité des procédures administratives et la confiance dans la bonne volonté de l'Etat. Ils affectent d'autant plus la contractualisation qu'ils sont élevés. En outre, la théorie des coûts de transaction enseigne que ces derniers augmentent avec la spécificité des actifs, dit autrement avec la difficulté d'utiliser à d'autres fins les moyens engagés dans la transaction concernée (résultats confirmés par Bontems et al., 2008). Ce résultat explique, au moins pour partie, pourquoi les mesures les mieux rémunérées, donc les plus contraignantes mais aussi très souvent les plus ambitieuses sur le plan environnemental - c'est le cas notamment des MAE qui visent la protection de la biodiversité - sont aussi les moins contractualisées³⁵.

Enfin, les questions liées aux marchés sont diverses. Randall (2002) met en garde contre les "*green payments*" dans le cadre de la multifonctionnalité de l'agriculture qui peuvent conduire à des distorsions de concurrence et donc à une réduction du bien-être social. Cela signifie qu'il faut une bonne évaluation des aménités de l'exploitation agricole pour moduler ces *green payments*. Par ailleurs, le choix par un agriculteur de participer ou de modifier ses pratiques ou d'adopter une innovation d'intrant (semences, autres intrants) pour mieux intégrer l'environnement peut être complexe (Hounsou, 2006) : il doit s'assurer qu'après avoir adhéré et mis en œuvre la mesure, il conserve une demande pour sa production, i.e. il existe un marché. Face à cette incertitude de marché, Dupraz (2003) s'est intéressé à la volonté d'adhérer des agriculteurs selon la flexibilité des techniques

³⁵ Le moindre taux de contractualisation des MAE les plus ambitieuses peut aussi résulter d'une évaluation insuffisante de la compensation *per se* et/ou d'une surévaluation, au minimum relative, des paiements octroyés dans le cadre de MAE moins ambitieuses.

de production proposées : cela revient à étudier et à limiter les risques d'irréversibilités des mesures et de non pérennisation des aides dans la phase de transition entre deux systèmes d'exploitation. Un agriculteur n'adhèrera que s'il conserve un marché ou bénéficie d'un nouveau marché autant rémunérateur que le précédent.

Les contraintes spécifiques des agriculteurs. Un point qui est peu développé est lié au fait que dans la construction des politiques publiques il faut intégrer les capacités d'adhésion des agriculteurs : leurs irréversibilités et leurs contraintes spécifiques. Ainsi, Duchev (2006) a montré qu'il existe des capacités d'adaptation différentes des agriculteurs à des changements de pratiques, ce qui nécessite comme l'indiquaient Jackson et al. (2007) d'avoir de bonnes collaborations entre chercheurs, agriculteurs et autres acteurs dans la construction des mesures. Cela rejoint les travaux de Levrel (2007) qui explique que la construction de mesures prenant en compte l'environnement et la biodiversité nécessite de mettre en place des modélisations de type multi-agent ou des jeux de rôle afin que chacun des acteurs soit conscient des conséquences collectives de ses actions. Enfin, des caractéristiques plus originales ont été mises en avant. Ainsi, Hounscome et al. (2006) ont étudié quelles étaient les facilités d'adoption des nouvelles pratiques et des innovations au niveau des agriculteurs et ils ont en particulier étudié les effets de la situation mentale des agriculteurs quant à leurs capacités de participation à ces mesures. Ils ont montré une liaison négative en participation et "poor mental health".

La dimension spatio-temporelle. Comme nous l'avons vu dans les deux sections précédentes, l'efficacité des mesures agro-environnementales et leurs évaluations peuvent être limitées par la durée courte des contrats par rapport au temps de réponse des systèmes écologiques et par la surface réduite des parcelles sous contrats et leur dispersion (effet de seuil proposé par Bontems et al., 2008). Pour atteindre le seuil en terme de surface et/ou de localisation, il existe plusieurs options pour inciter les agriculteurs : dans la construction de mesures agro-environnementales, le Conseil Général d'Ille et Vilaine ne donne pas un objectif à atteindre (par exemple 60% de berges), il fait de cet objectif un pré-requis. Tant que les déclarations d'intention ne représentent pas 60% des berges, la phase de contractualisation ne peut pas débiter (Dupraz et al., 2007). L'effet incitatif porte à la fois sur l'objectif environnemental qui sous-tend la mesure et sur la crédibilité de sa durabilité pour les agriculteurs (réduction des coûts de transaction). Un autre mécanisme incitatif est de donner des bonus pour les contrats agro-environnementaux qui coordonnent les efforts des contractants (notion de bonus d'agglomération ; Goldman et al., 2007). Un tel programme a été mis en place aux Etats-Unis, dans un objectif de création de couloirs écologiques. L'aspect temporel est particulièrement important, dans l'évaluation des mesures et la durée du contrat. La durée du contrat doit correspondre à une durée qui soit suffisante pour que l'évaluation soit fiable. Bontems et al. (2008) montrent, sur la base d'une analyse économétrique, que le signal sur l'obligation d'avoir un nombre minimal d'agriculteurs adhérents à une mesure pour qu'elle soit mise en œuvre, est souvent bien perçu et augmente les adhésions. Les agriculteurs en déduisent que la crédibilité de l'objectif environnemental de la mesure est important, donc que l'on peut espérer que la politique suivie sera cohérente par rapport à ces objectifs (baisse des coûts de transaction). Cela signifie qu'il faut bien connaître les processus reliant les pratiques aux effets pour définir l'instrument de politique adapté. Il y a donc une attente forte tant du point de vue des agriculteurs que des pouvoirs publics pour la création de systèmes d'information et de batterie d'indicateurs qui permettent de construire des mesures encore plus efficaces. Lepart, Marty et Terraude (2007) précisent que la mise en place des MAE réellement efficaces en termes de biodiversité ne peut résulter que d'une analyse appropriée des enjeux de la conservation au niveau régional, d'une bonne prise en compte de la dynamique des exploitations agricoles, d'une compréhension du fonctionnement des agro-écosystèmes. Bien que de nombreuses connaissances disponibles puissent être recyclées pour élaborer des mesures, leur combinaison peut générer des effets inattendus et une évaluation précise des grands types de mesures par région biogéographique paraît nécessaire.

La perception de l'environnement par les agriculteurs peut également être un élément favorable à l'adoption de nouvelles pratiques. Ainsi, Herzon et Mikk (2007) ont étudié la perception de la biodiversité par les agriculteurs finlandais et estoniens. Ils ont montré qu'en Finlande seuls les agriculteurs participant déjà à des mesures agro-environnementales ont une conscience forte des

enjeux de la biodiversité alors qu'en Estonie, la perception est plus générale, ce qui est encourageant pour la mise en œuvre des mesures agro-environnementales dans ces pays. Dupraz et al. (2002) montrent qu'une relative extensification favorise la participation à un programme agro-environnemental, la présence de forêts sur l'exploitation incitant aux choix des mesures portant sur la protection des paysages, la présence d'animaux de programmes combinant protection de la biodiversité et du paysage par exemple. A l'inverse, un cheptel important freine l'adoption de pratiques moins intensives. Dans certains cas, les agriculteurs dépassent même les objectifs du contrat et élargissent ses finalités en raisonnant la question de la biodiversité dans la globalité de leur projet d'exploitation. Ainsi des éleveurs des Alpes du Nord ont profondément revu l'organisation technique de leur exploitation et intégré la biodiversité comme une dimension forte de leur gestion, alors que du point de vue de la contractualisation environnementale ils ne s'étaient engagés que sur quelques parcelles et souvent pour un montant modique.

Les influences sociales

L'analyse sur la perception est à deux niveaux, du côté des demandeurs et du côté des offreurs. Au niveau des demandeurs, cette perception est double : par rapport à la création d'un bien public et aux signes de qualité des produits tant dans leur dimension environnementale (les certifications environnementales) que dans leur dimension "qualité des produits". Ces divers éléments (création de bien public et signes de qualité des produits) sont à la base de la perception du rôle social des agriculteurs par les consommateurs. On est donc à la fois dans la question de l'évaluation et de la volonté de payer pour la biodiversité. Mais la perception est également du côté des offreurs (les agriculteurs) et dans l'analyse de leurs capacités à participer ou à s'adapter à la diversité des cas rencontrés. Ainsi, même si, pour des raisons personnelles, un agriculteur est tenté d'adopter une attitude plus positive face à des demandes environnementales, si le jugement des pairs est négatif, il s'alignera sur celui-ci. Un levier utile dans cette perspective semble être la constitution de groupes locaux d'agriculteurs s'emparant des dimensions techniques de la conservation pour les intégrer comme catégories constitutives de l'excellence professionnelle.

De même, le type de relation que les agriculteurs entretiennent avec les autres résidents ruraux joue un rôle important : négatif quand ces relations sont mauvaises, plus positif lorsqu'elles sont meilleures. Dupraz et al. (2002) mettent en évidence l'influence du voisinage et des expériences passées. On souligne ici le rôle important que peuvent avoir certains acteurs comme les maires, dont les opinions servent souvent de système de référence public, mais surtout les agents locaux de mise en œuvre des politiques de conservation (et singulièrement les conseillers) comme possibles catalyseurs d'adoption des orientations politiques. Dans ce domaine, les nouvelles formes de "gouvernance territoriale", comme les programmes LEADER, apparaissent jouer un rôle favorable quant à l'adoption par les agriculteurs des orientations des politiques de conservation, à l'opposé des démarches "top-down" qui sont encore, dans la majorité des pays européens, dominantes dans la mise en œuvre des politiques de biodiversité.

Enfin, une dimension pesant sur l'attitude globale des agriculteurs face aux politiques de protection est la confiance dans la pérennité des politiques de conservation, pérennité dans l'absolu ou dans leurs dimensions multifonctionnelles. Ainsi, nous avons vu comment le passage CTE/CAD a créé des coûts de transaction supplémentaires pour les agriculteurs par rapport aux critères d'acceptabilité de ces mesures.

4.3.1.3. Une synthèse

La longueur de cette section sur les MAE est liée au fait que certains résultats ne sont pas spécifiques à cet instrument ; nous les retrouverons, qu'ils soient positifs ou négatifs, dans les évaluations d'autres outils. Une synthèse rapide des points les plus importants est donc utile.

Au niveau juridique, comme sur le plan sociologique, l'approche contractuelle (donc volontaire) peut renforcer la prise de conscience des enjeux environnementaux de la part des agriculteurs. Toutefois,

c'est précisément le caractère volontaire du contrat, qui conduit globalement les juristes à le considérer comme moins protecteur de l'environnement que la réglementation. C'est ainsi la question de l'efficacité de l'instrument choisi qui est posée, en tenant compte du fait que l'arbitrage entre réglementation et mesure volontaire doit obéir à certaines conditions de légalité.

L'intérêt de la prise en compte des coûts de transaction ressort de l'ensemble des analyses. Ce point sera récurrent pour l'ensemble des instruments présentés, mais l'importance de ces coûts de transaction sera différente pour chacun des instruments et dépendra de variables telles que la lisibilité de la succession des politiques publiques, l'investissement dans des actifs spécifiques pour participer à une mesure, le zonage de la mesure, etc.

Que ce soit au niveau juridique ou économique, il ressort que :

- les MAE doivent avoir une certaine continuité dans le temps pour que les agriculteurs aient une meilleure lisibilité de l'action publique. Cela réduira leurs coûts de transaction ;
- les contrôles associés aux MAE doivent être crédibles pour les agriculteurs. Cela signifie que dans la mise en œuvre des MAE, il faut prévoir une enveloppe budgétaire pour mettre en œuvre une stratégie de contrôle efficace, cela permettant de limiter les comportements opportunistes.

Au niveau purement économique, nous avons vu qu'une approche par des rémunérations différenciées peut être la plus efficace en termes de gestion des fonds publics, mais que cela doit se faire sous certaines conditions qui peuvent elles-mêmes se révéler coûteuses (coûts de contrôle) ; il faut donc les étudier avec attention. Ainsi, l'adhésion des agriculteurs à des mesures agro-environnementales par le biais d'un mécanisme d'enchères peut être efficace pour la gestion des fonds publics mais aussi entraîner des coûts de transaction pour les agriculteurs, ce qui peut les inciter à ne pas participer au mécanisme d'enchères si les lourdeurs administratives sont trop fortes augmentant ainsi les coûts de transaction.

Au niveau de l'évaluation écologique des mesures, même si les mesures semblent aller dans le bon sens, il est démontré qu'il est nécessaire d'en relativiser la portée, que ce soit dans la mise en évidence d'effets positifs ou de non effet. L'efficacité des évaluations des MAE peut en effet être limitée par une durée des contrats insuffisante par rapport au temps de réponse des systèmes écologiques (seuil temporel de l'évaluation) et par la taille des surfaces sous contrats et leur dispersion (seuil spatial minimal pour que la mesure soit efficace).

La question du zonage apparaît alors comme un élément pouvant se révéler essentiel pour la réussite écologique des MAE et d'autres mesures telles que Natura 2000 (section 4.3.2.). Or ce zonage pose question au juriste dans le cadre de mesures volontaires comme les MAE, et à l'économiste qui préconise des aides différenciées (même si des réponses conjointes sont acceptées, le risque de collusion et donc les coûts des mesures de contrôle peuvent se révéler prohibitifs). Au niveau socio-économique, une mesure zonée renforce la prise de conscience de la mesure au niveau des agriculteurs en la rendant plus crédible tant au niveau environnemental qu'au niveau de la succession des politiques publiques, ce qui réduit donc les coûts de transaction pour les agriculteurs et facilite leur adhésion. Des recherches seront sans doute à développer sur ces questions.

A un niveau plus opérationnel, rappelons ici les conclusions de Bontems et al. (2008). Ils expliquent :

- "Qu'il faut accroître les primes pour prendre en compte les coûts de transaction" car, comme nous le verrons dans l'analyse de la conversion à l'agriculture biologique, ces coûts de transaction risquent rapidement de se transformer en coûts fixes de production du fait de l'externalisation de l'activité de contractualisation vers des entreprises de services (section 4.3.3.).
- Qu'un processus itératif de capitalisation, sur des petites zones déterminées, devrait permettre de définir pas à pas un contrat optimisé qui sera dans un second temps proposé à des zones comparables.
- Qu'en présence d'effets de seuils, le conditionnement du paiement à une intention de contractualisation supérieure à la surface nécessaire au franchissement du seuil, permet au régulateur de favoriser une solution coopérative même en asymétrie d'information sur le consentement à recevoir des agriculteurs. Ce système peut être optimisé par la capitalisation sur les connaissances locales.

- Qu'un consentement à payer des agriculteurs pour la mise en place de mesures agro-environnementales sur leurs propres exploitations est un élément à prendre en compte dans un objectif d'efficacité des dépenses publiques.
- Enfin, qu'en ce qui concerne les politiques d'inspection (contrôles) et de pénalisation du non respect des contrats, les recommandations sont qualitatives : nous recommandons de prendre en compte les aléas pouvant affecter la conformité. Le respect des normes et engagements n'est pas nécessairement facile pour les agriculteurs. Il faut alors privilégier les mesures et normes induisant le moins possible d'aléas indépendants des producteurs."

Ces différents éléments seront donc repris, en partie, dans l'analyse des différents instruments selon les objectifs de production agricole et environnementaux retenus.

4.3.2. Le dispositif Natura 2000³⁶

Le dispositif Natura 2000 est l'élément central de la politique communautaire de protection de la biodiversité. De façon générale, Natura 2000 se présente comme un réseau d'espaces dans lesquels des espèces végétales et animales, de même que leurs habitats, doivent être protégés. Plus spécifiquement, le réseau, qui couvre aujourd'hui plus de 20% du territoire communautaire (Union européenne à 15), est constitué de sites désignés pour assurer la conservation de certaines espèces d'oiseaux, en application de la **Directive "Oiseaux"** de 1979 (les Zones de Protection Spéciales ou ZPS), et de sites devant permettre la conservation de milieux naturels et d'autres espèces, en application de la **Directive "Habitats"** de 1992 (les Zones Spéciales de Conservation ou ZSC)³⁷. A l'échelle communautaire, les ZPS visent la conservation de plus de 180 espèces et sous-espèces d'oiseaux et les ZSC la préservation de plus de 250 types d'habitats, 200 espèces d'animaux et 430 espèces végétales. Les activités humaines, en premier lieu l'activité agricole, ne sont pas exclues dans les zones ainsi protégées, bien au contraire ; c'est ainsi que la Directive "Habitats" reconnaît que la conservation doit tenir compte "des exigences économiques, sociales, culturelles et régionales" et ajoute que la protection de "la biodiversité peut, dans certains cas, requérir le maintien, voire l'encouragement, des activités humaines" ; l'exercice de celles-ci doit "seulement" être compatible avec l'objectif de conservation de la flore, de la faune et des habitats. Les zones Natura 2000 sont désignées par la Commission européenne, sur propositions des Etats membres³⁸. Selon Weber et Christophersen (2001) et Henle et al. (2008), la mise en œuvre de Natura 2000 a soulevé des contestations sociales. Ainsi : *"in Germany there has been strong local opposition to the designation of Natura 2000 sites partly because of the fear that established systems for agrienvironmental schemes which some farmers depends on will no longer apply or be more difficult to access. Other examples include Finland where the network caused major conflict between land owners and environmental authorities and ultimately affected countrywide attitude towards biodiversity conservation"*. Dans ce cadre relativement conflictuel, le règlement 1257/1999 a prévu la possibilité d'octroyer des paiements aux agriculteurs destinés à compenser les coûts et les pertes de revenus résultant du respect des contraintes environnementales. Les paiements Natura 2000 sont appelés à devenir l'une des principales sources de la gestion des sites Natura 2000 en milieu agricole et forestier (avec les MAE), même si d'autres sources de cofinancement communautaires sont possibles (Life, et fonds structurels). L'intérêt des indemnités compensatoires par rapport aux MAE pour financer Natura 2000 est lié au fait qu'elles peuvent être octroyées pour compenser des contraintes réglementaires imposées à des fins de conservation dans les sites Natura 2000. Les MAE ne peuvent financer que des engagements volontaires qui dépassent les exigences des directives Habitats et Oiseaux.

³⁶ En dehors des articles cités, cette section est basée sur les travaux de Deverre et al. (2007), de Pinton et al. (2006) et de Rémy et al. (1999).

³⁷ Plus précisément, c'est la Directive Habitats du 22 mai 1992 qui définit la constitution du réseau Natura 2000, ce dernier comprenant à la fois les ZSC classées au titre de la même directive et les ZPS classées au titre de la Directive Oiseaux.

³⁸ On notera les nombreuses études juridiques portant sur la **difficile et lente transposition des directives** Natura 2000, sur la **complexité** du dispositif et sur le **contentieux** qui en a résulté auprès de la jurisprudence de la Cour de justice des communautés européennes (CJCE).

4.3.2.1. La mise en œuvre du dispositif Natura 2000 en France

En France, le travail d'identification des sites est confié, à partir de 1995, aux Conseils Scientifiques Régionaux du Patrimoine Naturel (CSRPN) composés d'experts naturalistes. Les propositions compilées à l'échelle nationale sont présentées, au début de l'année 1996, au Conseil National de Protection de la Nature (CNP) pour validation. En avril de la même année, le "groupe des neuf" composé de représentants d'intérêts agricoles, cynégétiques, halieutiques et sylvicoles remet en cause la délégation de la désignation des sites aux seuls scientifiques. Des "comités de suivi" sont alors instaurés aux niveaux national, régional et départemental, comités associant des représentants du "groupe des neuf", des associations environnementales et les collectivités territoriales. Ces comités obtiennent l'assurance que les propositions de zones soient présentées devant les conseils municipaux des communes concernées. Pour chaque site, il est décidé que sera élaboré, en concertation avec les acteurs locaux, un Document d'Objectifs (DOCOB) identifiant les objectifs de conservation et la participation attendue des différents acteurs locaux à leur accomplissement. Ces garanties apportées en termes de prise en compte des activités humaines menées à l'intérieur des zones permettent de relancer la procédure. En 1999, plus de 1000 sites sont transmis aux instances communautaires ; c'est aussi en 1999 qu'est mise en œuvre la démarche d'élaboration des DOCOB.

De façon générale, l'élaboration des DOCOB est marquée par la volonté d'associer tous les acteurs concernés via l'instauration d'espaces d'échanges et de débats en vue de définir, par la concertation et la négociation, les mesures de gestion adaptées à chaque site et acceptées (ou au minimum acceptables) par les acteurs. Plus spécifiquement, la délégation du travail d'élaboration des DOCOB est confiée à des structures locales, qualifiées d'opérateurs, avec mission d'établir des diagnostics écologiques, économiques et sociaux des sites, de définir les objectifs de conservation et de proposer les mesures à mettre en œuvre par les différents acteurs locaux pour les atteindre. La nature des opérateurs est variable, collectivités territoriales (parcs naturels régionaux, communautés de communes...), associations environnementales (en particulier, les Conservatoires régionaux des espaces naturels), institutions forestières (Office national des forêts et Centres régionaux de la propriété forestière), etc. Leur travail est placé sous la supervision d'un Comité de Pilotage (COPIL), initialement présidé par le Préfet, aujourd'hui par un élu, comprenant des représentants des activités et intérêts concernés par la conservation du site. La composition des COPIL témoigne de cette prise en compte : les collectivités territoriales représentent plus d'un tiers des membres ; puis viennent les représentants de l'administration, la profession agricole, les associations environnementales, les associations de chasseurs et de pêcheurs, etc. Au début de l'année 2005, plus de 300 DOCOB étaient validés par les COPIL et environ 550 DOCOB étaient en cours d'élaboration ; près d'un tiers des communes françaises étaient concernées ; plusieurs milliers d'élus et de représentants d'intérêts locaux avaient été mobilisés dans les COPIL ; et des dizaines de milliers de citoyens avaient pu prendre part aux procédures de consultation, de concertation, de négociation et d'élaboration des propositions de gestion. Cette dynamique a clairement permis une meilleure appropriation des enjeux liés à la préservation de la biodiversité par les acteurs, avec toutefois une intensité variable selon les sites et les caractéristiques de ces derniers (dimension des zones, diversité des activités présentes, etc.). Soulignons pour terminer la place centrale des collectivités locales dans le processus d'élaboration des DOCOB : cette place a été reconnue et confirmée par la loi du 23 février 2005 relative au Développement des Territoires Ruraux (DTR) qui confie aux collectivités locales la fonction de structure animatrice dans tous les sites et réserve désormais la présidence des COPIL à un élu local. Même si la construction de Natura 2000 n'a pas toujours été simple, il semble que la co-construction entre et avec l'ensemble des acteurs porte ses fruits, malgré les coûts de transaction liés à ce type d'organisation, par rapport à d'autres pays européens. En effet, comme le montrent von Haaren et Reich (2006) dans le cadre des réseaux Natura 2000, il existe des conflits avec les propriétaires de terres qui peuvent alors mettre en danger la réussite du programme. La même question porte sur l'évaluation des coûts qui sont associés aux mesures mises en œuvre. En général, l'Etat prend en charge le surcoût ou la perte directe et à court terme, mais pas les coûts de transaction associés à l'estimation de la crédibilité de la politique au niveau local.

En avril 2007, 1334 sites ZSC avaient été transmis à la Commission européenne au titre de la Directive Habitats et 369 sites ZPS au titre de la Directive Oiseaux. Au total, cela représentait 6,8

millions d'hectares, soit 12,4% du territoire français : 41% de ces surfaces correspondaient à des terres agricoles, 39% à des forêts, et 13% à des landes et des milieux ouverts. A cette même date, 587 DOCOB avaient été validés et étaient considérés comme "opérationnels".

4.3.2.2. Les outils de protection de la biodiversité dans les sites Natura 2000

De façon générale, les mesures de conservation de la flore, de la faune et des habitats des sites Natura 2000 sont prises dans le cadre de chartes Natura 2000³⁹ ou de contrats ou en application de dispositions législatives, réglementaires et administratives, notamment celles relatives aux parcs nationaux, aux réserves naturelles, aux biotopes, aux sites classés ou encore à la police de la nature. Les études juridiques portant sur le contrat comme outil de mise en œuvre d'une politique environnementale s'appuient, dans le cas de Natura 2000, sur la jurisprudence de la Cour de Justice des Communautés Européennes (CJCE), par exemple l'arrêt "Marais Poitevin" du 25 novembre 1999 (C-96/98) qui a considéré que le contrat résultant de l'application des MAE n'offrait pas une protection suffisante au regard des objectifs de la Directive Oiseaux en raison de "leur caractère volontaire et purement incitatif". Toutefois, les auteurs soulignent à ce propos que le législateur français n'a pas créé un outil spécifique de protection des sites Natura 2000 ou désigné dans l'arsenal juridique existant un outil privilégié. Il précise "simplement" que les mesures prises doivent être "*adaptées aux menaces spécifiques qui pèsent sur ces habitats naturels et espèces*". Ainsi, l'article L. 414-1-V du Code de l'Environnement mentionne la mobilisation des protections législatives ou réglementaires (parcs nationaux, réserves naturelles, arrêtés de protection de biotopes et sites classés) comme une possibilité, au même titre que les mesures contractuelles. Enfin, les juristes relèvent que le dispositif Natura 2000 offre un bon exemple d'une pluralité d'outils juridiques mobilisés : réglementations pour les zonages, contrats, exonérations fiscales et études d'impacts spécifiques pour les activités potentiellement dangereuses.

Le recours à l'outil contractuel pour la gestion des sites Natura 2000 et de la réalisation des opérations de conservation/restauration des habitats et des espèces est privilégié. Deux types de contrats sont utilisés de façon prioritaire : les MAE sur les surfaces agricoles et les contrats Natura 2000 sur les terres non agricoles. A la fin de l'année 2006, 3100 contrats "MAE"⁴⁰ avaient été conclus avec les agriculteurs et plus de 600 contrats Natura 2000 avec des collectivités territoriales, des propriétaires fonciers, des conservatoires régionaux d'espaces naturels, diverses associations, etc. A cette date, les ressources budgétaires allouées aux contrats Natura 2000 s'élevaient à 17 millions d'euros ; celles consacrées aux contrats "MAE" sur sites Natura 2000 ne sont pas disponibles mais la sous-section précédente a déjà mis en évidence la modestie des sommes allouées au titre de l'ensemble des MAE, sur et hors sites Natura 2000. En d'autres termes, alors que les premiers DOCOB ont été validés au début de 2002, très (trop) peu de ressources budgétaires ont été consacrées⁴¹ : cette faiblesse des moyens financiers est doublement dommageable, non seulement parce qu'elle limite les surfaces sous contrat, mais aussi parce qu'elle fragilise la dynamique positive née de la démarche participative d'élaboration des DOCOB. Les chercheurs mettent ainsi en évidence le risque de démobilitation des acteurs, voire de défiance, à l'égard de la puissance publique. Les insuffisances des MAE identifiées précédemment (cf. 4.3.1.) s'appliquent dans le cas spécifique des MAE mises en œuvre sur des terres agricoles de sites Natura 2000 ; soulignons en particulier le problème posé par le fait que les MAE sont des contrats individuels alors que l'approche Natura 2000 est, par essence, une approche territoriale (par milieux) conduisant naturellement à des recommandations de gestion territoriale : sont

³⁹ "La charte Natura 2000 d'un site donné instaurée par la loi relative au DTR est constitué d'une liste d'engagements qui contribuent à atteindre les objectifs de conservation ou de restauration des habitats naturels et des espèces définis dans le DOCOB [du site considéré]..." (Article R. 414-12, code de l'environnement). Ces engagements ne sont pas rémunérés ; toutefois, le contractant peut être exonéré de la taxe sur le foncier non bâti.

⁴⁰ Avec les mêmes caractéristiques, tant juridiques, économiques et sociales que celles mises en évidence dans la section précédente (4.3.1.).

⁴¹ Cette faiblesse n'est pas propre à la France : certains Etats membres ont certes transmis à Bruxelles des listes de sites couvrant un pourcentage plus élevé de leur territoire (par exemple, près de 23% pour l'Espagne) ; néanmoins, les procédures d'élaboration des plans de gestion, en règle générale moins participatives qu'en France, les instruments utilisés dans ce cadre et les ressources budgétaires mobilisables/mobilisées sont jugés insuffisants.

notamment en jeu ici les aspects relatifs aux superficies agricoles sous contrat, à leur localisation, à leur dispersion, etc. ; de façon plus générale, le problème posé est celui de la possible non cohérence de deux logiques, celle d'acteurs privés, par exemple d'agriculteurs, et celle de collectivités territoriales. Dans le même ordre d'idée, notons également que les MAE portent sur des obligations de moyens à mettre à œuvre alors que l'Union européenne exige de la part des Etats membres un suivi en termes de résultats, i.e., une obligation de résultats.

4.3.3. La conditionnalité des soutiens publics

Il s'agit, dans cette section, de présenter la mise en œuvre de la conditionnalité sur la base des règlements et directives européens, puis les premières évaluations qui ont pu en être faites⁴².

4.3.3.1. La mise en œuvre de la conditionnalité

Le principe selon lequel les agriculteurs communautaires doivent respecter des exigences de protection de l'environnement pour bénéficier des aides directes de soutien des marchés et des revenus (aides directes dites du premier pilier) fut introduit à l'occasion de la réforme "Agenda 2000" de 1999. Le concept dit d'éco-conditionnalité⁴³ fut étendu à l'occasion de la réforme de la PAC de juin 2003. Selon le Règlement 1782/2003 "tout agriculteur percevant des paiements directs est tenu de respecter les exigences réglementaires en matière de gestion (...), ainsi que les bonnes conditions agricoles et environnementales". Les "exigences réglementaires en matière de gestion" désignent les réglementations concernant les domaines de l'environnement, mais aussi de la santé publique, de la santé animale et végétale et du bien-être animal. Quant aux "bonnes conditions agricoles et environnementales", elles visent des objectifs tels que la réduction des risques d'érosion ou de pollution par les fertilisants et pesticides. La conditionnalité des aides, définie par le règlement n° 1782/2003, s'applique aux droits à paiement unique (DPU), mais également à certaines mesures du Règlement de développement rural de 2005 (une partie des aides répondant à l'axe 2 est concernée).

. Les trois volets de la conditionnalité

Le premier volet de la conditionnalité est constitué de 19 directives et règlements communautaires répartis dans trois domaines, à savoir l'environnement (5 textes), la santé publique, des végétaux et des animaux (11 textes) et le bien-être animal (3 textes)⁴⁴. Les 5 textes portant sur l'environnement sont la Directive 79/409 relative à la conservation des oiseaux sauvages, la Directive 80/68 relative à la protection des eaux souterraines contre la pollution causée par certaines substances dangereuses, la Directive 86/278 relative à la protection de l'environnement, et notamment des sols, lors de l'utilisation des boues d'épuration, la Directive 91/676 concernant la protection des eaux contre la pollution par les nitrates à partir de sources agricoles, et la Directive 92/43 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages.

Le second volet de la conditionnalité porte sur le respect de Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales (BCAE) qui visent à satisfaire quatre objectifs : protéger les sols contre l'érosion ; maintenir le niveau de matière organique des sols ; maintenir la structure des sols ; et assurer un niveau minimal d'entretien des terres (Règlement (CE) 1782/2003). Alors que le premier

⁴² Nous sommes conscients de la fragilité de ces premières évaluations du fait que la mise en œuvre de cette mesure est récente en Europe et un peu plus ancienne en Suisse par exemple. Il nous paraît néanmoins intéressant de les présenter dans cette expertise.

⁴³ Ce concept d'exiger des agriculteurs de se conformer aux normes environnementales afin d'être qualifié pour obtenir des subventions a été présenté la première fois aux Etats-Unis en 1985, pour éviter l'érosion du sol et pour empêcher des agriculteurs de reprendre des activités sur des marais (Hoag & Holloway, 1991). Ce concept a été discuté de manière très controversée (par exemple Ervin et al., 1984; Clark & Raitt, 1986; Dinehart, 1986 ; voir également Kramer & Batie, 1985; Batie & Sappington, 1986; Hoag & Holloway, 1991).

⁴⁴ Seuls certains articles de ces 19 textes font partie de la conditionnalité.

volet de la conditionnalité est obligatoire, les Etats membres ont la possibilité de définir, dans le cadre du menu communautaire, les BCAE à respecter sur leur territoire. C'est ainsi que la France a choisi de définir les BCAE nationales à travers 5 mesures : la mesure 1 oblige à mettre en place une surface minimale en couvert environnemental contraignant les agriculteurs bénéficiant d'aides du premier pilier à consacrer 3% de leur superficie emblavée en céréales, oléagineux, protéagineux, lin et chanvre, y compris les terres gelées au titre de la politique de gel obligatoire, au couvert végétal (sur ces surfaces, implantées de préférence le long des cours d'eau, aucune application de fertilisants et de pesticides)⁴⁵ ; la mesure 2 oblige à ne pas brûler les résidus de culture ; la mesure 3 encourage la diversité des assolements obligeant l'agriculteur (qui souhaite bénéficier des aides directes du premier pilier) à mettre en place au moins trois cultures différentes dans son assolement ou au moins deux familles de cultures différentes ; la mesure 4 exige de l'agriculteur irrigant en grandes cultures qu'il possède une déclaration/un arrêté d'autorisation de prélèvement et un moyen approprié d'évaluation des volumes prélevés ; enfin, la mesure 5 oblige à un entretien minimal des terres de façon à empêcher le développement d'adventices indésirables et la prolifération de broussailles.

Les deux premiers volets de la conditionnalité s'appliquent à toutes les surfaces de l'exploitation bénéficiant d'aides directes du premier pilier. **Le troisième volet porte spécifiquement sur les prairies permanentes** et est défini à l'échelle agrégée de l'Etat membre ou des régions. Ce dernier s'engage à ce que les surfaces en prairies permanentes soient "maintenues", plus précisément qu'un ratio de référence entre la surface (nationale ou régionale) en prairies permanentes et la surface agricole totale soit maintenu, dans une limite de diminution de 10% du ratio.

. Premiers éléments d'analyse

Les quelques travaux juridiques consacrés à la conditionnalité l'analysent comme un renforcement de la politique coercitive mise en œuvre par la réglementation environnementale. Les auteurs soulignent que sans modifier la nature juridique des "exigences réglementaires", le mécanisme de la conditionnalité est susceptible d'inciter les exploitants à les respecter, dans la mesure où il est moins facile de renoncer à une aide que de prendre le risque de s'exposer à des sanctions pénales. En outre, la conditionnalité a entraîné un **effort de communication** quant aux règles applicables. A des "anomalies" clairement identifiées, correspondent désormais des pourcentages de réduction des aides ; autrement dit, chaque exploitant est ainsi en mesure de connaître exactement les conséquences résultant de la violation de ses obligations. De ce fait, le dispositif juridique de la conditionnalité des aides au respect de la réglementation environnementale, **plus lisible** que cette dernière, risque d'être mieux compris de la profession et, partant, les contraintes mieux acceptées. En outre, la conditionnalité des aides agricoles est susceptible de se traduire, en cas de non respect par l'exploitant, par une **sanction plus systématique et plus rapide**, dans la mesure où la diminution des aides apparaît comme plus aisée à mettre en œuvre que les procédures répressives classiques. Le taux de réduction dépend de la gravité, de la répétition et de l'étendue des "anomalies" constatées. Ainsi le cumul de plusieurs manquements mineurs entraîne un taux de réduction allant de 1 à 5%, celui de manquements majeurs une réduction pouvant atteindre 15% de l'aide ; enfin des "anomalies" intentionnelles, des fraudes par exemple, peuvent réduire les aides au-delà de ce seuil. Toutefois, les juristes font remarquer que les **modalités de contrôle** sont sensiblement les mêmes que pour la réglementation et risquent donc de s'exposer aux mêmes critiques (taux d'exploitations contrôlées notamment).

En outre, on a pu se demander si la conditionnalité n'est pas de nature à entraîner une **marginalisation plus grande encore du dispositif pénal** dans le secteur agricole, la sanction pénale des infractions pouvant être vécue, par les exploitants mais aussi les acteurs publics, comme une "double peine" : l'exploitant ayant déjà subi une diminution du montant de sa prime, il n'est pas improbable que le prononcé d'une peine d'amende pour la même infraction apparaisse comme injustifié. Or le risque de

⁴⁵ Dans le cadre de la relation entre conditionnalité et projet de territoire, Dubois (2007) explique que la France a un problème de réglementation descendante. Le cas des bandes enherbées le long des cours d'eau illustre cette difficulté : les 3% doivent se situer le long des cours d'eau mais qu'est-ce qu'un cours d'eau ? La Chambre d'agriculture des Alpes de haute Provence avait demandé la possibilité de proposer des mesures adaptées localement (flexibilité dans la mise en œuvre des politiques publiques), ce qui a été refusé par le ministère de l'agriculture.

dépénalisation larvée des atteintes à l'environnement dans le secteur agricole n'est pas anodin, dans la mesure où les infractions environnementales risquent d'apparaître non plus comme des comportements juridiquement et moralement répréhensibles, mais comme des "anomalies", des dysfonctionnements techniques ayant pour seule conséquence une diminution des soutiens publics (Doussan, 2007).

Quant à la conditionnalité appliquée aux "**bonnes conditions agricoles et environnementales**", les juristes notent qu'elle peut se révéler intéressante, dans la mesure où elle transforme ces normes en obligations contractuelles dès lors qu'une contre partie est attendue par l'agriculteur qui s'engage à les respecter. La conditionnalité est également intéressante du point de vue d'autres disciplines, puisque comme l'expliquent Nitsch et Osterburg (2004), le fait que la conditionnalité des aides soit liée à des normes environnementales et que les aides représentent une part non négligeable du revenu de la plupart des agriculteurs de l'UE, alors, la conditionnalité peut être une chance pour se conformer réellement aux normes environnementales. D'ailleurs, **les faiblesses du contrat** pointées plus haut (caractère volontaire et absence de pérennité) **sont ici sensiblement moins marquées**. D'une part, le droit au paiement public modifie la perception de l'engagement de l'agriculteur : il est sans doute plus facile de renoncer à gagner plus que de voir se réduire le montant d'une aide déjà attribuée. D'autre part, la pérennité, qui fait défaut au contrat, est assurée dans le dispositif de la conditionnalité, puisque juridiquement rien ne s'oppose à ce qu'un droit à paiement soit reconnu sans limite dans le temps à un exploitant, dès lors qu'il est compatible avec les règles du droit de la concurrence.

4.3.3.2. L'acceptabilité et l'évaluation de la mesure

Certains travaux, portant principalement sur le Royaume-Uni, ont étudié la perception que pouvaient avoir les agriculteurs par rapport à la conditionnalité. Ainsi, Jones (2006) a constaté que les agriculteurs au Royaume-Uni n'attendent pas de la conditionnalité un impact significatif à court terme, mais qu'ils sont préoccupés par les conditions qui peuvent devenir encore plus contraignantes à l'avenir. Dans le même ordre d'idée, Davies et Hodge (2006) ont étudié la question de la perception des agriculteurs au sujet de la légitimité de la conditionnalité environnementale comme mécanisme de gouvernance. Ils partent du fait que l'importance de la légitimité attribuée à un règlement dépend de l'efficacité avec laquelle il peut être mis en application (voir également Schmitzberger et al., 2005). Sur la base d'une étude auprès de 102 exploitants agricoles au Royaume-Uni, Davies et Hodges (2006) ont classé ces exploitations selon leur soutien au principe de la conditionnalité des aides pour la préservation de la biodiversité. Ils ont constaté que deux facteurs attitudinaux, désignés sous le nom de la "*stewardship orientation*" et de la "*technological belief*", étaient de loin les plus significatifs pour déterminer l'acceptabilité de la conditionnalité par des agriculteurs, et que les facteurs structureux et sociodémographiques étaient moins importants. Néanmoins, une majorité d'éleveurs refuserait l'adhésion à la "conditionnalité". Ils notent : "*The study also identified clusters of farmers according to their overall attitudinal orientation. Of the five groups thus categorised, four appeared on average likely to reject cross compliance as a general principle, leaving only the most environmental cluster on support*". L'effort de communication auprès des agriculteurs, pour rendre la conditionnalité **plus lisible**, est donc essentiel si l'on veut qu'elle soit mieux comprise par la profession et donc mieux acceptée⁴⁶. Néanmoins, la conditionnalité semble montrer certaines limites au niveau de son efficacité écologique. Ainsi, Bonnieux et Dupraz (2007) notent que les résultats des politiques de la conditionnalité aux USA ont été très controversés : "Les exploitations les plus dépendantes du soutien public sont-elles situées dans les zones les plus sensibles du point de vue environnemental ?". Cette question renvoie au criblage des zones sensibles vis-à-vis de la faune et de la flore, de l'érosion et de la protection des ressources en eau. C'est un point qui a été soulevé à l'occasion de l'analyse de l'efficacité de la conditionnalité introduite pour lutter contre l'érosion aux USA. Les études soulignent l'inefficacité de cette approche et montre qu'elle ne cible pas les sols les plus sévèrement touchés par

⁴⁶ La question du couplage entre instruments d'obligation et de volontariat est particulièrement utile à analyser dans ce cadre. En effet, une mesure de type obligatoire est évidemment mal perçue en tant que telle, par l'agriculteur, mais peut intégrer des flexibilités. Ces flexibilités peuvent être par exemple la possibilité de négocier la localisation de la mesure et éventuellement que cette localisation puisse induire des aides supplémentaires. Cela donne un sens social à la mesure, tant pour l'agriculteur qui perçoit son propre rôle dans la société que pour la société dans son ensemble.

l'érosion. Le criblage amène à s'interroger sur le budget disponible, qui dépend du régulateur de la politique agricole et non de la politique environnementale (question de l'efficacité de la gestion des fonds publics par rapport à un objectif environnemental donné). Poursuivre un double objectif ne permet pas nécessairement de déterminer des politiques efficaces pour chacun des deux. La conditionnalité doit alors s'analyser comme une politique de second rang.

La conditionnalité des aides fait émerger de nouvelles contraintes pour les agriculteurs, ce qui entraîne des coûts supplémentaires qui ne sont pas compensés. Khephaliakos et al. (2007) ont montré qu'en plus des coûts directs, liés à la baisse de production et à l'entretien, il pouvait y avoir des coûts de transaction liés à l'augmentation des tâches administratives. La question de l'alourdissement des tâches administratives, donc des coûts de transaction associés, semble prendre une nouvelle tournure, s'ils se transforment progressivement en coûts de production. Ils pourraient alors devenir un facteur limitant à la participation de certains agriculteurs à ces mesures. Par ailleurs, bien qu'elle n'impose pas d'obligations légales, la conditionnalité procède à une redéfinition des droits de propriété, or plusieurs études ont montré que cela pouvait être perçu de manière irrationnelle par les agriculteurs (Khephaliakos et al., 2007) qui ont l'impression d'être dépossédés d'une partie de leurs biens.

Au niveau plus opérationnel, la mise en œuvre de la conditionnalité dans l'UE 25 a été évaluée en 2007 (Alliance Environnement, 2007). Cette évaluation a été limitée à une vue d'ensemble de la mise en œuvre des mécanismes de la conditionnalité dans les Etats membres. En ce qui concerne l'objectif de maintenir la prairie et les pâturages, les auteurs du rapport notent que : "... l'étendue globale des pâturages permanents au niveau national sera probablement maintenue. L'utilisation de 'niveaux de déclenchement' (niveaux de déclin des pâturages permanents) pour déclencher des mesures correctives est une approche efficace, bien que dans de nombreux Etats membres il semble peu probable qu'un déclin soit une menace imminente. La situation pourrait changer dans le futur en raison des prix des cultures arables actuellement plus élevés ou d'autres facteurs de marché. Lorsque l'on juge l'efficacité de la mesure selon l'objectif d'engendrer des effets environnementaux positifs, on note que des considérations environnementales spécifiques aux sites (telles que la valeur botanique) ne sont pas prises en compte, puisque seule la proportion de prairies permanentes doit être maintenue. Par conséquent, les effets des règles peuvent être limités du point de vue de la biodiversité" (Alliance Environnement, 2007). D'autres travaux ont proposé des options de pratiques pour favoriser la mise en œuvre de certaines pratiques. Ainsi, Briemle (2005) a proposé des options pour la mise en œuvre de la conditionnalité pour une prairie, qui n'est pas maintenue dans des "bonnes conditions" par rapport au calendrier des opérations. Dans cette étude basée sur des expériences sur plusieurs années, l'auteur conclut qu'une réduction de 3 à 5 opérations de fauches par an à une seule aura comme conséquence des modifications sérieuses dans la composition des plantes dans la prairie. Dans ce cadre, Briemle (2005) conclut que l'objectif "de maintenir la campagne ouverte et de prévenir l'extension de la forêt" peut être atteint. Pourtant, un tel objectif reste assez éloigné d'objectifs plus ambitieux tels que la conservation d'un paysage traditionnel avec une forte biodiversité.

Dans ce cadre, les évaluations reposent plus sur des hypothèses sur les conditions de mise en œuvre de la mesure que sur une évaluation de la mesure en elle-même. **Il est sans doute trop tôt pour porter une appréciation scientifiquement robuste de ses impacts (écologiques, agronomiques, économiques...); il est notamment plus que difficile d'apprécier ses effets en termes de préservation de la biodiversité** même si on peut avancer que plusieurs dispositions (plus spécifiquement, les trois premières mesures des BCAE et le maintien des prairies permanentes - sous réserve toutefois que l'Etat membre n'utilise pas la liberté de diminuer ces dernières de 10%) devraient avoir un impact positif en ce domaine, au minimum relativement à une situation de comparaison sans mise en œuvre de la conditionnalité.

Dans ce contexte, nous présentons l'évaluation de la conditionnalité en Suisse dont la mise en œuvre est plus ancienne (Mann, 2005). La Suisse est le premier pays européen où la conditionnalité a été mise en œuvre dans un objectif de promotion de la biodiversité (Aviron et al., 2008). Les secteurs écologiques de compensation (SEC) avaient été utilisés depuis 1993 à titre volontaire (MAE) et sont devenus des écoconditionnalités en 1998. Afin d'être qualifiés pour des paiements directs, les agriculteurs doivent gérer 7% ou plus de leur terre comme surface de compensation écologique (SCE)

(Tableau 4.3-4). 88% des agriculteurs représentant 97% de la surface agricole utile (SAU) remplissent ces conditions. Les SCE représentent à ce jour 145 000 ha (soit 13,6% de la SAU).

L'efficacité des SCE pour la conservation et la promotion de la biodiversité en Suisse a été évaluée par Herzog et Walter (2005). Par rapport aux objectifs qui avaient été définis, les auteurs concluent que les SCE réussissent à préserver et à promouvoir la biodiversité de manière relativement satisfaisante. Sur les SCE, il y a en général un nombre d'espèces plus important et des espèces qui sont plus exigeantes que celles présentes sur les surfaces-témoins (exploitées intensivement). Ce résultat est confirmé pour tous les types de SCE et pour la grande majorité des organismes examinés. Par contre, si l'on évalue les SCE sur la base des critères de qualité prédéfinis, on constate que les SCE ne répondent que partiellement à ces critères de qualité. L'objectif visant à préserver les espèces menacées, voire à permettre leur rétablissement, est sans aucun doute l'un des plus ambitieux de la compensation écologique. Or, à l'intérieur des SCE il y avait peu d'espèces animales et végétales inscrites sur la *Liste rouge* des espèces en danger. La compensation écologique a toutefois l'avantage de favoriser la biodiversité dans les paysages agricoles et d'éviter ainsi à certaines espèces potentiellement menacées de devenir si rares que l'on soit obligé de les inscrire sur la *Liste rouge*.

Tableau 4.3-4. Typologie des surfaces de compensation écologiques (SCE) en Suisse (BLW, 2007).

SCE types	Area in 2007 (ha)	Share of SAU (%)
Low intensity hay meadows: Meadows with minimum size of 0.05 ha, restrictions on fertilisation and mowing (late cut, specific dates for agricultural production zones according to altitude)	85,700	8.05
Litter meadows: Meadows with minimum size of 0.05 ha for traditional litter use, prescriptions on mowing, no use of fertiliser	7,062	0.66
Hedges, field and riverside woods: Hedges with grassland buffers of ≥ 3 m on both sides	3,172	0.30
Traditional orchards: Standard fruit and nut trees, mostly on grassland	24,153	2.27
Others: Extensively managed and wooded pastures, wild flower strips and arable fallows, isolated trees and alleys, water ditches and ponds, rural areas, stonewalls, naturally covered field tracks, species rich vineyards	25,137	2.36
Total	145,224	13.63

4.3.4. La certification

Il existe des approches basées sur la différenciation des produits pour assurer à l'agriculteur une rémunération liée à son choix de production agricole. Il s'agit de modèles gagnant-gagnant qui peuvent être aidés de manière transitoire ou à plus long terme selon l'existence d'une demande suffisante ou non pour ces produits certifiés. Si l'on s'en tient aux politiques publiques, le système utilisé est le dispositif des "modes de valorisation" des produits agricoles (articles L.640-2 et s. du code rural). Les certificats de produits représentent un support important des stratégies de différenciation dans l'agriculture et l'agroalimentaire et constituent, en France, la clé de voûte des politiques de la qualité menée par les pouvoirs publics depuis une trentaine d'années. **Ces certifications sont un moyen d'octroyer des financements additionnels privés par les consommateurs pour les agriculteurs.** Par rapport aux enjeux de biodiversité, on peut noter que les certifications sont souvent liées à des races locales (bovins en AOC Abondance, caprins en AOC Banon...) donc liées à des ressources génétiques et donc non prises en compte dans l'expertise. Néanmoins, de plus en plus d'AOC sont associées à des périodes de pâturage et à la présence de compositions floristiques particulières. Il y a donc un élargissement des domaines couverts par les cahiers des charges des certifications qui sont de plus en plus ouvertes sur des questions de biodiversité⁴⁷.

⁴⁷ Le droit français distingue :

- les signes d'identification de la qualité et de l'origine, qui comprennent : le label rouge, attestant la qualité supérieure ; l'appellation d'origine, l'indication géographique protégée et la spécialité traditionnelle garantie, attestant la qualité liée à

C'est pourquoi dans cette section nous allons tout d'abord présenter les résultats des travaux portant sur l'efficacité environnementale des certifications. Ensuite, nous verrons l'efficacité économique de ces mesures pour les producteurs. Dans ce cadre, nous présenterons de manière plus détaillée les résultats des travaux sur une certification particulière, l'agriculture biologique, avant de conclure sur les limites qui peuvent exister à ce type de certification.

4.3.4.1. L'efficacité environnementale

Les produits certifiés (AOC, IGP, AB, etc.) sont considérés comme étant liés au territoire à plusieurs titres : par des conditions de production faisant référence à un lieu et des savoir-faire spécifiques, par des acteurs du "terroir" qui les produisent et les vendent et par une désignation faisant référence à une origine géographique (Berard et al., 2000; Sylvander et al., 2000; Casabianca et al., 2005). En référence à ce lien au lieu, l'exemple des Indications géographiques (IG) va être précisé ici. Les IG, ou certaines d'entre elles, peuvent être considérées comme participant au maintien de la biodiversité (sauvage et/ou domestique) (Bérard & Marchenay, 2004). Les justifications les plus fréquentes s'appuient sur le cahier des charges des IG, et relèvent en particulier les mentions concernant l'utilisation de races locales, les limitations en matière d'intrants (fertilisation, alimentation des animaux). Ceci ne signifie pas que les IG, dans leur ensemble, présentent un intérêt en matière de préservation de la biodiversité, comme de contribution au développement durable. La question des relations entre IG et biodiversité reste encore largement à documenter. Elle est actuellement l'objet d'un travail important dans un projet de recherche, intitulé "Promotion du Développement Durable par les Indications Géographiques" (PRODDIG), réalisé dans le cadre du programme fédérateur "Agriculture et développement durable" porté par divers organismes dont l'INRA, le Cemagref et le CIRAD.

Malgré cette absence de vision générale, l'état actuel des connaissances permet néanmoins de discuter des interrelations entre IG et biodiversité, en particulier en ce qui concerne les fromages AOC (appellation d'origine contrôlée) qui ont fait l'objet de travaux plus nombreux (Bérard & Marchenay, 2004). L'exemple de certaines AOC fromagères montre comment les IG peuvent contribuer à l'insertion de la biodiversité comme facteur de production de l'agriculture (Fleury, 2005). Cette mobilisation de la biodiversité par l'agriculture se retrouve à trois niveaux : les prairies, les animaux et les microorganismes – dont seuls les deux premiers concernent directement l'expertise.

Tout d'abord, les prairies constituent la ressource de base de la production laitière et fromagère.

De nombreux fromages AOC sont fondés sur des systèmes encore peu intensifs voire extensifs. L'utilisation de prairies permanentes, par opposition aux prairies temporaires et aux cultures fourragères reste très importante dans de nombreuses AOC fromagères, en particulier en montagne : Beaufort, Comté, Munster, Abondance, Reblochon, etc. Il existe, dans ces secteurs, toute une gamme

l'origine ou à la tradition ; la mention "agriculture biologique", attestant la qualité environnementale. 350 produits bénéficient du label rouge, 500 produits (dont 472 vins) bénéficient de l'AOC (source Agreste). En 2006, 11 400 exploitations françaises sont certifiées "Agriculture biologique" ;

- les mentions valorisantes, qui regroupent : la dénomination "montagne" ; le qualificatif "fermier" ou la mention "produit de la ferme" ou "produit à la ferme" ; les termes "produits pays" dans les départements d'outre-mer ; la dénomination "vin de pays", suivie d'une zone de production ou d'un département ;
- la démarche de certification des produits.

Par ailleurs, existent :

- la qualification des exploitations et des produits au titre de l'agriculture raisonnée (figurant dans le Code rural, parmi les "dispositions générales des productions et marchés"), mais qui connaît un succès modeste en termes d'exploitations qualifiées ;
- des normes "standards" applicables aux produits, qui se réfèrent au cahier des charges de l'agriculture raisonnée. Par exemple, la norme NF V 25-111, intitulée "Bonnes pratiques de production de la pomme de terre de conservation destinée au marché du frais, compatibles avec les objectifs de l'agriculture raisonnée" est appliquée par 1 300 exploitations, représentant 30% du marché ;
- la marque collective de certification (définie dans le code de la propriété intellectuelle), qui garantit que le produit ou le service auquel elle est appliquée présente certaines caractéristiques "quant à sa nature, ses propriétés ou ses qualités", qui sont précisées dans son règlement. C'est le cas par exemple de la Charte de la production fruitière intégrée, qui a été élaborée par les professionnels de la filière de production de pommes et de poires, et dont le respect du référentiel, contrôlé par un organisme externe, permet l'identification, au moyen d'un logo, des lots de fruits. 2000 exploitations sont concernées, représentant 70% de la production de pommes.

de composition floristique des prairies permanentes : les plus intensifiées ont une faible diversité floristique (de 10 à 20 espèces par parcelle), les prairies peu ou non fertilisées présentent au contraire une forte diversité et on y rencontre souvent plus de 40 espèces (Fleury, 1996). La diversité de la végétation est reconnue par les éleveurs comme un facteur de qualité. Ils évoquent des conséquences variées sur l'appétence de l'herbe et du foin, sur la souplesse d'utilisation (une prairie diversifiée produit un foin qui "pousse moins vite" et qui peut se récolter plus tardivement) et sur le goût des fromages. Des travaux de recherche ont mis en évidence les relations entre diversité floristique des prairies, diversité microbienne des laits et caractéristiques sensorielles des fromages (Bugaud, 2001; Bugaud et al., 2002). Enfin, les paysages sont également modelés et entretenus par les activités d'élevage et les pratiques d'utilisation et d'entretien des espaces agricoles. Ainsi, la diversité biologique des prairies dans les systèmes fromagers repose fondamentalement sur la diversité des pratiques agricoles et sur les savoirs et les savoir-faire des agriculteurs qui adaptent leurs pratiques aux conditions de milieu et à la végétation (Larrère & Fleury, 2004; Fleury et al., 2006).

Les animaux. Les races locales prennent de plus en plus d'importance dans les AOC fromagères : elles sont de plus en plus spécifiées dans le cahier des charges présentant les conditions de production. Les races locales sont un patrimoine génétique et culturel auquel les éleveurs sont particulièrement attachés. La spécification d'une race dans le cahier des charges d'une AOC permet de contribuer au maintien de races locales ayant souvent un niveau de production moyen. De plus ces races, souvent de plus petit format et rustiques, sont capables de résister à une sous-alimentation temporaire et de valoriser des aliments plus grossiers que les animaux hautement productifs. Elles permettent ainsi une valorisation maximale des ressources fourragères locales.

Encadré 4.3-2. L'exemple de l'AOC du fromage de Beaufort

L'AOC du fromage de Beaufort s'est dotée d'un cahier des charges très strict, conçu pour maximiser la valorisation des ressources locales et limiter l'intensification. Malgré cela, l'agriculture locale subit des changements importants, défavorables à la biodiversité. Ainsi, la recherche de l'amélioration de la ration de base a-t-elle entraîné une perte de diversité floristique dans les prairies destinées à l'alimentation des vaches laitières. De même, la diminution du nombre d'exploitations et l'augmentation de leur taille accroissent les contraintes et difficultés de travail, ce qui s'est traduit par une utilisation hétérogène de l'espace, avec en particulier une sur-utilisation des surfaces plates et une sous-utilisation des zones en pentes.

Conscients des risques que ces évolutions peuvent poser à long terme, les responsables du Beaufort cherchent à les maîtriser. Ils se sont ainsi fortement investis dans la création d'un CTE Collectif Beaufort (dispositif instauré par Loi d'orientation agricole de 1999). Pour les acteurs de la filière, cet outil, complémentaire de l'AOC, représentait une opportunité pour faire reconnaître la gestion de l'environnement et l'entretien de l'espace comme une fonction de l'agriculture. Cette dynamique a subi l'arrêt des CTE et les difficultés de l'agro-environnement en France. Elle s'est poursuivie localement dans des partenariats avec des communes, des intercommunalités et des gestionnaires de l'environnement. L'attente vis-à-vis des nouvelles MAE, en cours de lancement, reste forte.

Actuellement, le contexte peu favorable du marché des fromages et les évolutions de la PAC accentuent la concurrence sur l'ensemble du marché laitier. La rémunération des producteurs tend à stagner voire à diminuer après deux décennies de croissance. Depuis début 2007, la hausse du prix de base du lait réduit le différentiel de prix entre ce lait de base et celui destiné à la fabrication sous AOC. Cette situation incite certains agriculteurs savoyards à discuter la pertinence des cahiers des charges des AOC, dont l'assouplissement leur permettrait d'affronter avec moins de contraintes cette conjoncture difficile.

La biodiversité, les pratiques et les savoirs locaux. Derrière la diversité biologique, des végétaux, des animaux et des microorganismes, sur laquelle repose les IG, très vite apparaît la diversité des pratiques et des savoir-faire dans l'utilisation des prairies, dans la conduite de l'élevage et enfin dans la transformation du lait en fromage (par la gestion de la diversité des microorganismes par exemple). C'est la diversité des pratiques et des savoir-faire qui crée, entretient et gère la diversité biologique. En agriculture, séparer la diversité biologique de la diversité des pratiques et des savoirs n'a pas de sens. Ainsi, Marchenay (2005) considère qu'il n'est pas possible de conserver la diversité des ressources animales, végétales, ou microbiennes sans conserver les savoirs et les pratiques locaux. La valorisation

d'un patrimoine génétique local dans une IG peut ainsi constituer une troisième voie de préservation de la biodiversité complémentaire aux voies de la conservation *ex-situ* et *in-situ*. La voie des IG offre ainsi une perspective intéressante de maintien dans leur lieu des ressources biologiques, des savoir-faire et des pratiques qui y sont associés.

4.3.4.2. L'efficacité économique pour les producteurs

L'intérêt de ces certifications est de permettre, **en garantissant la manière de produire ou la qualité du produit, une valorisation différente des produits**. Ce mécanisme s'inscrit dans le jeu du marché. Ces outils permettent de faire l'hypothèse que des qualités spécifiques ou supérieures à celles des produits standards, qui génèrent des coûts de production plus élevés, peuvent être rémunérées par le marché : par des prix plus élevés des produits (compensant des coûts additionnels et/ou des productivités moindres) ou au moins par un accès privilégié à certains marchés (Roger, 2004; Cobb, 1999; Manhoudt et al., 2002). Cela suppose l'existence d'un consentement à payer des consommateurs. Ce type d'instrument ne pose pas de problème d'acceptabilité par les agriculteurs à partir du moment où le marché existe et que les contraintes administratives pour l'adhésion ne sont pas prohibitives (coût de transaction).

Les écolabels et tous les outils de labellisation qui permettent une différenciation des produits sont importants mais il faut être vigilant sur plusieurs points :

- le cahier des charges de la labellisation est fonction de l'objectif retenu (patrimonial, environnemental, développement local et/ou territorial) ;
- l'offre de produit labellisé doit être compatible avec une demande suffisante. En effet, si l'offre augmente alors que la demande stagne, les prix baissent (de Snoo & van de Ven, 1999).

Enfin, il est fréquent que la rémunération par le marché, via les produits, ne soit pas suffisante pour assurer la viabilité économique des exploitations. C'est notamment le cas lorsque l'entrée dans une filière de production certifiée ne correspond pas au maintien d'un système existant mais à l'adoption d'un nouveau système (coûts irrécouvrables liés à l'achat d'actifs spécifiques). La mise en œuvre des certifications représente alors un coût supplémentaire pour les producteurs, dont les coûts d'opportunité de l'adhésion doivent être compensés (Sinden, 2004). Pour atteindre une meilleure efficacité sociale, ces coûts peuvent être partagés entre les consommateurs et les pouvoirs publics. Une aide transitoire est alors nécessaire pendant la phase de conversion des exploitations, pour compenser les coûts et difficultés d'adaptation du système ; ces aides sont typiquement allouées dans le cadre d'un contrat global d'exploitation (CTE/CAD), en général de 5 ans (par exemple pour la conversion à l'agriculture biologique).

4.3.4.3. L'exemple de l'agriculture biologique

Dans beaucoup de pays, l'agriculture biologique est favorisée au moyen de MAE. En France, le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche considère que "L'agriculture biologique présente un intérêt majeur pour l'environnement et permet de répondre à des objectifs de protection des eaux et de maintien de la biodiversité, du fait de contraintes liées à leurs itinéraires techniques" (interdiction d'emploi de traitements phytosanitaires de synthèse et de fertilisation minérale) (<http://agriculture.gouv.fr>).

L'agriculture biologique (AB), dont l'intérêt pour la biodiversité est souvent mis en avant mais qui dépend du contexte paysager (Chapitres 1 et 3), constitue un exemple de combinaison progressive d'outils. Relevant a priori d'une rémunération par le marché (favorisée par sa reconnaissance officielle en 1981), l'AB a ensuite bénéficié d'aides à la conversion, dans le cadre des CTE/CAD, et fait l'objet d'un plan quinquennal de développement (PPDAB). Les objectifs du plan n'étant pas atteints et les surfaces stagnantes, l'Etat a décidé la création d'un crédit d'impôt (institué, par la Loi d'orientation agricole de 2006, pour la période 2005-2007, puis reconduit) pour les exploitations dont au moins 40% des recettes proviennent d'activités ayant fait l'objet d'une certification AB, et qui ne bénéficient pas (plus) d'un CTE ou CAD comprenant une aide à la conversion.

En 2005, l'Agriculture biologique (conversions en cours comprises) représentait 11 400 exploitations, et 560 800 ha, soit 2,03% de la Surface agricole utile (SAU). En 10 ans (1995-2005), les surfaces ont été multipliées par cinq et le nombre d'exploitations a triplé (3 500 en 1995). La croissance de l'AB connaît toutefois un fort ralentissement depuis 2002, et les objectifs du Plan pluriannuel de développement de l'AB lancé en 1997, qui étaient de parvenir à 25 000 exploitations et 1 million d'ha en 2005, sont loin d'être atteints. Les causes de ce ralentissement sont multiples, mais difficiles à hiérarchiser sur la base des travaux scientifiques existants : verrous techniques, inadaptation des référentiels d'évaluation des intrants, notamment au niveau de la sélection variétale, effort de recherche trop faible et complexité du dispositif de recherche-développement en AB, besoin d'accompagnement des agriculteurs, besoin de formation des agriculteurs et des conseillers, politiques publiques de soutien à l'AB insuffisamment incitatives, en valeur absolue et relative (i.e., par comparaison aux soutiens et aux revenus que peut espérer une exploitation conduite de façon conventionnelle), etc.

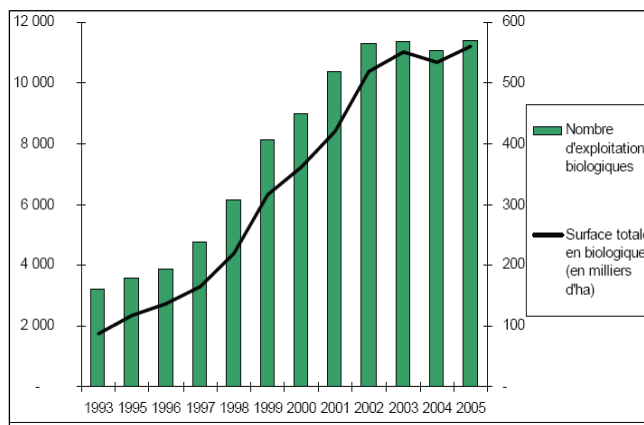
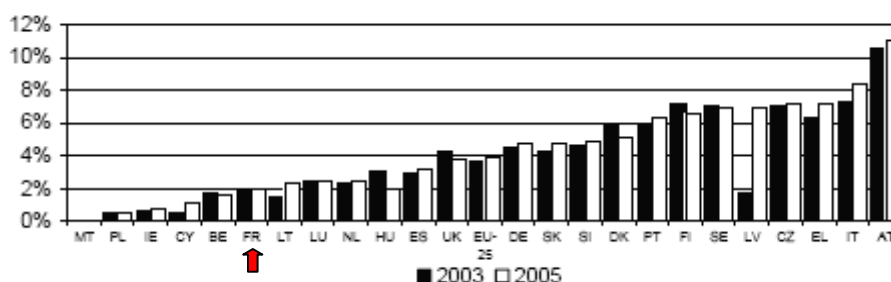


Figure 4.3-4. L'agriculture biologique en France : évolution des surfaces consacrées (milliers ha) et nombre d'exploitations concernées (source : Agence Bio, 2006)

Figure 4.3-5. Part de l'agriculture biologique en % des terres agricoles utiles, par pays de l'Union européenne, en 2003 et 2005. (Source : Llorens-Abando & Rohner-Thielen, 2007).



Le dernier plan de développement en date, "Agriculture biologique objectif 2012", présenté en septembre 2007, est décliné en cinq domaines d'actions : recherche, développement et formation ; structuration de la filière ; consommation de produits issus de l'AB ; réglementation ; et conversion et pérennité des exploitations en AB. Ce plan prévoit notamment de reconduire le crédit d'impôt pour les exploitations qui ne bénéficient plus d'un CTE ou d'un CAD. Il s'inscrit dans la logique du Grenelle de l'Environnement qui, pour ce qui est de l'AB (conclusions des tables rondes des 24-26 octobre 2007), recommande de stimuler la demande en encourageant la consommation de produits biologiques dans la restauration collective (20% en 2012) et, simultanément, de développer l'offre en augmentant les surfaces en AB, de préférence autour des zones de captage des eaux potables (6% en 2010, 15% en 2013 et 20% en 2020).

Evaluation de l'efficacité environnementale de l'agriculture biologique et biodiversité

Les effets de l'agriculture biologique sur la biodiversité ont été recherchés. Ainsi, Hole et al. (2005) ont passé en revue 76 études qui comparent les impacts sur la biodiversité de l'agriculture biologique, relativement à l'agriculture conventionnelle. Ils ont identifié un éventail de taxons, y compris les oiseaux et les mammifères, les invertébrés et la flore, qui tirent bénéfice de la gestion biologique par des augmentations d'abondance et/ou de richesse d'espèces. Fuller et al. (2005) ont trouvé pour des systèmes d'emblavage de céréales au Royaume-Uni que la biodiversité était plus forte sur les parcelles

en AB que sur les parcelles conventionnelles, mais que l'ampleur de l'effet varie selon les taxons. Les plantes ont montré de meilleures réponses que les invertébrés, les oiseaux et les chauves souris. Bengtsson et al. (2005), dans une méta-analyse de 66 études, ont également trouvé que les effets de l'AB peuvent être différents selon les groupes. Les oiseaux, les insectes prédateurs, les organismes du sol et les plantes ont répondu positivement, tandis que les insectes non-prédateurs et les parasites ne l'ont pas fait. Scialabba et Hattam (2002) ont analysé les interactions entre AB et environnement. En ce qui concerne la biodiversité, ils ont déclaré que "des études en Europe et aux Etats-Unis (tant au niveau d'exploitations agricoles que lors d'essais pilotes) sur les effets des systèmes d'exploitation agricole sur les invertébrés et les oiseaux montrent uniformément une meilleure performance pour l'agriculture biologique" (Scialabba et Hattam, 2002).

Cependant, il y a certaines réserves quant à ces évaluations sur les effets bénéfiques de l'AB. Hole et al. (2005) insistent sur le fait que "Une approche holistique au niveau de l'exploitation dans son ensemble fournit de plus grands bénéfices à la biodiversité que des prescriptions soigneusement visées et appliquées des surfaces relativement petites d'habitats cultivés et/ou non-cultivés en agriculture conventionnelle". Ces derniers peuvent être des secteurs écologiques de compensation favorisés par des mesures d'agro-écologie ou rendus conditionnels dans une mesure de politique de la conditionnalité. Ces auteurs notent que comparativement, il y a peu d'informations disponibles sur les impacts de l'AB sur une agriculture pastorale et de montagne (Hole et al., 2005). Caraveli, dès 2000, montrait que les effets de l'AB dans les zones de montagne sont controversés. En zone de montagne, la gestion des exploitations agricoles conventionnelles et biologiques y sont souvent semblables et, par conséquent, les différences dans leurs effets sur la biodiversité tendront à être limitées. Bengtsson et al. (2005) suggèrent que "des effets positifs de l'agriculture biologique sur la richesse en termes d'espèces puissent être anticipés dans des paysages agricoles intensivement contrôlés, mais pas sur des espaces de petite taille comprenant beaucoup d'autres biotopes que les espaces agricoles" (voir aussi Rundlöf & Smith, 2006). Des niveaux de biodiversité peuvent être élevés dans des paysages complexes et de petite taille dans lesquels le passage à une agriculture biologique n'apporterait pas grand chose. Tandis que dans des paysages intensivement contrôlés, où la biodiversité tend à être inférieure (Billeter et al., 2008; Liira et al., 2008), l'AB pourrait être écologiquement plus efficace, mais avec un niveau de biodiversité inférieur.

4.3.4.4. La certification : des limites

Les limites des écolabels sont relevées par Brauer et al. (2006), particulièrement leur dépendance à la demande des consommateurs. Cet outil ne peut donc pas être généralisé, au risque d'avoir un effet contraire à celui attendu. Cet inconvénient est gommé si la labellisation devient une norme nécessaire pour la commercialisation ou la protection du produit, mais dans ce cas on est dans le domaine de la traçabilité et de l'interdiction de commercialisation (hors certification) et non plus dans un contexte d'incitation à la production. On se rapproche alors de la définition de normes. Ainsi, il existe des certifications pour le bois et pour certains poissons qui garantissent la légalité de leur provenance (Trommetter & Weber, 2004). L'évaluation économique montre que ce "besoin" de soutiens économiques des exploitations en AB s'explique aussi par le mode de calcul des aides du 1^{er} pilier, qui continue à pénaliser l'AB en raison de la référence historique retenue pour fixer le montant des DPU - c'est un exemple d'effet pervers que peuvent avoir des politiques publiques. Une autre limite à son adoption peut être une nouvelle fois liée à la non prise en compte des coûts de transaction (Dupraz et al., 2007) pour l'agriculteur et au fait que l'aide à la conversion ne prend pas nécessairement la totalité des coûts liés à la conversion pour l'agriculteur. A la différence d'autres Etats membres, la France n'octroie pas d'aides au maintien des pratiques répondant au cahier des charges de l'AB, le plan de 2007 prévoyant néanmoins de réfléchir "sur une mesure d'aide au maintien ciblée sur des actions collectives, territoriales et contractuelles, renforçant la structuration des filières". Même si la preuve scientifique est lacunaire, on avancera qu'une des causes du ralentissement de l'offre en AB depuis 2002 est la distorsion induite par le fait que les producteurs français ne bénéficient pas d'aides ciblées sur le maintien en AB alors que nombre de leurs concurrents perçoivent de telles aides. Ainsi, l'Autriche et l'Italie ont utilisé les MAE pour favoriser l'AB.

Les coûts de transaction ont également augmenté du fait d'une incertitude pour les agriculteurs, quant à la durée réelle des aides dans le cadre de la conversion à l'agriculture biologique, suite au délicat passage de relais, relevé par Bodiguel (2003), entre CTE et CAD (plusieurs mois ont été nécessaires pour faire la transition entre le CTE et le CAD). Enfin, diverses incertitudes pèsent sur le système des certifications et ses possibilités d'évolution. Il est tributaire d'un consentement à payer des consommateurs (Brauer, 2006) qui demeure par nature incertain, et est par exemple sensible à une variation du pouvoir d'achat des ménages ou aux stratégies de la grande distribution... La rémunération permise par la certification peut être limitée, et remise en cause par les évolutions des prix agricoles (voir Encadré 4.3-2 sur l'AOC Beaufort).

4.4. L'augmentation de l'efficacité des instruments associés à l'action publique

En dépit d'une intégration croissante de l'environnement en général, de la biodiversité plus spécifiquement, dans la politique agricole communautaire et française, l'expertise montre que les outils utilisés présentent des avantages certains mais également des limites par rapport à la gestion de la biodiversité et que, donc, des pistes d'amélioration existent. Avant de présenter les principales propositions identifiées, un point mérite d'être souligné ; il a trait, de façon générale, à la cohérence des politiques publiques qui est un point préalable à la bonne relation entre agriculture et biodiversité. L'efficacité de cette mise en cohérence dépend néanmoins d'autres caractéristiques : l'amélioration nécessaire de la mesure de la valeur de la biodiversité, qui nécessite de mieux la connaître ; l'amélioration de la régulation de la relation entre agriculture et biodiversité par une meilleure coordination entre les divers acteurs impliqués dans les usages et la gestion de la biodiversité ; les incitations à innover tant dans les systèmes agricoles en tant que tels que dans les intrants nécessaires à la production agricole. Dans un dernier point et de manière plus prospective, nous présenterons les travaux référencés relatifs aux changements sociétaux et plus particulièrement aux circuits de diffusion des productions agro-alimentaires.

4.4.1. La cohérence des politiques publiques

A la lumière de la partie 4.3., il faut souligner que la question de la cohérence des politiques publiques ressort des études scientifiques. L'existence de mécanismes incitatifs divers pour construire les politiques publiques et leur mobilisation peut aboutir à des effets pervers du fait de la **coexistence d'outils dont les objectifs peuvent être contradictoires**.

Tableau 4.4-1. Taille relative des divers instruments de politique publique

	Part du territoire français	Surface totale (ST)	Part de la SAU dans la ST	Part de la SAU française	Primes totales au titre de la politique agricole
Marchés et revenus agricoles SCOP (conditionnalité)	24%	13 Mha	100%	40%	11 Md€ 6,6 Md€
dont jachère non industrielle	2,2%	1,2 Mha	100%	4%	
Développement rural/env. MAE totales	12,7%	7 Mha	100%	30%	1,51 Md€ 0,6 Md€
dont Agriculture Biologique	1,1%	0,6 Mha	100%	2%	Nd
Prime Herbe Agri Env.	5,8%	3,2 Mha	100%	10%	0,21 Md€
Natura 2000 (1705 sites)	12,4%	6,8 Mha	40%	10%	0,002 Md€
Parcs Naturels Régionaux (45 Parcs)	12,7%	7 Mha	40%	10%	Nd

Le tableau 4.4-1 montre que les primes totales versées sont sans aucune commune mesure selon les différentes options de production : 11 Md€ pour les aides au marché et au revenu, contre 1,51 Md€ pour l'ensemble des mesures relatives à l'environnement dans le volet "développement rural" (MAE + compensation pour handicap naturel + aménagement et protection de l'espace rural). Les aides soumises à la conditionnalité traduisent une prise en compte de plus en plus forte des enjeux environnementaux dans le premier pilier de la PAC, même si ces aides sont toujours (en 2006) à près de 30% versées sous la forme d'aides couplées. Le "bilan de santé" de la PAC (20/05/2008), propose d'ailleurs la suppression des liens entre subvention et production et l'augmentation du budget en faveur du développement rural à budget total constant (transfert de fonds de la boîte du premier pilier

vers le second). La plupart des pays considèrent les MAE, et non pas la conditionnalité, comme l'instrument principal pour atteindre des objectifs environnementaux. Or, potentiellement, la conditionnalité fournit un instrument de politique plus puissant pour protéger et favoriser la biodiversité, une part beaucoup plus élevée des aides versées aux agriculteurs étant soumise à la conditionnalité. L'étude de cas de la Suisse prouve que la conditionnalité peut bénéficier à la biodiversité de terres cultivées.

Il reste à souligner que la conditionnalité, telle que prévue par la PAC, est une contrepartie au maintien des primes (le montant de la prime n'étant pas lié au service rendu à l'environnement). L'intégration de la protection de la biodiversité et de l'environnement sous forme de conditionnalité des aides du premier pilier peut donc se révéler insuffisante.

Par ailleurs, la stratégie pour la conservation de la biodiversité des terres cultivées est contrainte par l'évolution de la demande des produits agricoles. Cette demande devrait augmenter à l'avenir afin d'alimenter une population croissante dans le monde et de réaliser une production d'énergie renouvelable. Satisfaire ces demandes sans endommager irréversiblement nos ressources naturelles sera un défi important des prochaines décennies (Tilman et al., 2002). Réconcilier l'intensification de la production agricole avec la protection de la biodiversité de terres cultivées exigera la gestion des paysages agricoles. Il y a deux stratégies opposées. La plupart des MAE de l'UE, tout comme l'approche de la conditionnalité en Suisse, ont adopté une stratégie de conservation intégrée de la biodiversité qui prévoit de réduire l'intensité de la production sur au moins une partie des exploitations agricoles pour faciliter la survie des espèces sauvages de terres cultivées. Cette stratégie est contestée (Balmford et al., 2005; Green et al., 2005) et ces auteurs proposent une approche alternative : la ségrégation qui propose une intensité et une productivité plus élevées des exploitations agricoles qui devraient permettre la production du même montant de produits agricoles sur une plus petite surface, libérant, de ce fait, des terres pour la conservation de la biodiversité.

4.4.2. L'amélioration de la mesure de la biodiversité et de sa valeur

La présentation des études scientifiques qui a été faite (cf. 4.1.) a montré que la reconnaissance, la mesure et la prise en compte de la valeur de la biodiversité sont des conditions essentielles de sa protection. Si incontestablement des marges de progrès existent, certaines pistes peuvent être signalées ici. Une première porte sur les réductions des atteintes à la biodiversité, une seconde sur les conditions de rémunérations des services écosystémiques et des nouvelles activités sur les exploitations agricoles, y compris par une modification des politiques fiscales.

4.4.2.1. L'analyse juridique et économique des atteintes à la biodiversité

Dans cette section nous analyserons les questions liées à la responsabilité environnementale et à la compensation.

. La responsabilité environnementale

De nombreuses études juridiques sont consacrées à cette question. Les auteurs analysent les nombreuses **difficultés de l'application des régimes de responsabilité civile** aux dommages écologiques : désignation d'un titulaire de l'action pour les dommages écologiques "purs", évaluation du dommage, preuve du lien de causalité entre les agissements d'une ou d'un groupe de personnes déterminées et les atteintes, régimes d'assurance... Mais les auteurs soulignent également les **avantages d'un régime de responsabilité adapté à l'environnement**, lequel est vu comme une étape essentielle de la politique de l'environnement, tant du point de vue de la réparation des dommages que de leur prévention. Ainsi, la responsabilité environnementale est de nature à renforcer le respect de la réglementation : l'éventualité d'avoir à réparer le dommage écologique peut être une motivation plus

forte que des sanctions pénales souvent aléatoires et peu dissuasives⁴⁸ ; en outre, l'action en responsabilité appartenant à la victime, le mécanisme "marche" par principe tout seul, sans intervention de l'administration ; enfin, la responsabilité permet d'imputer le coût des dommages à leur auteur, en application du principe pollueur-payeur. Alors que jusqu'à présent, **l'application très imparfaite du principe pollueur-payeur**, dans le secteur des productions agricoles, par le biais de la fiscalité, notamment dans le domaine de l'eau, est souvent relevée par les auteurs (Doussan, 2002; Gaonac'h, 2002; Van Lang, 2005; Thieffry, 2006).

La directive **2004/35 du 21 avril 2004 sur la responsabilité environnementale** a fait l'objet d'études juridiques critiques dans la mesure où elle ne s'analyse pas comme un régime de responsabilité civile, mais comme un régime de police administrative. Toutefois, les auteurs dans leur ensemble relèvent les **progrès réalisés**, en particulier dans la mesure où le **dommage à la biodiversité** est explicitement pris en compte, même si seules les zones protégées sont concernées. En revanche, le fait que la directive se fonde sur les atteintes portées aux "fonctions assurées par une ressource naturelle au bénéfice d'une autre ressource naturelle ou du public" pour définir le dommage et ses mesures de réparation ne semble pas avoir été spécialement remarqué par les juristes ; il semble pourtant qu'il s'agit là d'un élément de nature à faciliter l'évaluation et la réparation du dommage.

. La compensation des dommages à la biodiversité

La compensation des dommages à la biodiversité a déjà été mentionnée à plusieurs reprises dans cette expertise, mais sa mise en œuvre nécessite encore quelques améliorations. C'est pourquoi dans cette section, la compensation est analysée à la fois du point de vue juridique et économique.

L'analyse juridique de la compensation

Le mécanisme de la compensation désigne ici l'obligation pour le responsable d'un projet qui porte atteinte à l'environnement de compenser cette dégradation par la création et la gestion d'un espace naturel équivalent. Autrement dit, le mécanisme de la compensation intervient avant le dommage à l'environnement. La compensation pourtant connue en droit de l'environnement, n'a pas fait l'objet d'études juridiques approfondies en droit français⁴⁹, sans doute car elle est très rarement mise en œuvre. C'est le cas par exemple dans la réglementation des installations classées pour la protection de l'environnement (ICPE), où l'intérêt jugé supérieur des activités industrielles ou agricoles autorise des atteintes irréversibles à un environnement qualifié de banal ou ordinaire, sous réserve de mesures compensatoires, ou encore lors des grands projets et aménagements depuis la loi du 10 juillet 1976 (L121-1 C.Env.). Selon la valeur accordée à l'environnement, certains auteurs relèvent que le droit peut réduire sensiblement les atteintes autorisées et ainsi le recours à la compensation. Dans le cadre de la Directive "Habitats", le déclassement d'une zone est possible pour des "raisons impératives d'intérêt public majeur" et pour les habitats et/ou espèces particulièrement menacés, les atteintes ne sont autorisées que pour des considérations liées à la santé humaine, à la sécurité publique ou à des conséquences bénéfiques primordiales pour l'environnement. Il est à noter que dans le cadre de Natura 2000, la compensation est effectivement mise en œuvre (Haumont, 2007).

Encore assez frustré en droit français, le mécanisme est plus élaboré dans d'autres pays, en particulier aux Etats-Unis où les Mitigation Banks ont été créées dans le cadre du Clean Water Act de 1972 pour la protection des zones humides. Ces banques de compensation sont des institutions privées ou mixtes, qui rassemblent l'ensemble des offres de crédits (Mitigation Credits) afin de les vendre pour des futurs projets de développement. Selon le même principe et à peu près à la même époque, des Conservation

⁴⁸ Toutefois, le recours au droit pénal ne devrait pas être négligé comme mécanisme de reconnaissance de la valeur de la biodiversité. A cet égard, des améliorations peuvent être apportées dans la définition des incriminations et des sanctions (par ex. remise en état) et dans les procédures et moyens de contrôle. Voir la proposition de directive relative à la protection de l'environnement par le droit pénal, COM (2007) 51 final du 9 février 2007.

⁴⁹ Voir toutefois le colloque *Biodiversité et évolution du droit de la protection de la nature : réflexion prospective*, SFDE, Paris, 22 mai 2008, en particulier Camproux-Duffrenne M.P. et Martin G., "Les Unités de biodiversité, questions de principe et problèmes de mise en œuvre".

Banks ont été créées pour la protection des espèces et de leurs habitats. L'Australie a mis également en place des systèmes équivalents. Par ailleurs, la notion de services des écosystèmes qui tend à se généraliser est susceptible de faire de la compensation un véritable mode de gestion de l'environnement et de la biodiversité dans l'Union européenne. Dans ce cas, des problèmes juridiques très concrets se poseront. La gestion des sites "compensatoires" peut être assurée par la personne, publique ou privée, ayant recours à la compensation ou être déléguée à un tiers par contrat. Les conditions de cette gestion peuvent emprunter plusieurs voies juridiques dont dépendra la pérennité de la protection : servitudes, contrats, réglementation... La propriété des terrains "compensatoires" est également une question qui se pose, ainsi que les modalités de régulation de ce nouveau marché.

L'analyse économique de la compensation

La compensation écologique présente plusieurs avantages. Elle donne une valeur (un prix, voir le débat présenté dans la section 4.1.) à des terres qui n'en avaient pas beaucoup d'un point de vue agricole. Les économies d'échelle incitent, par ailleurs, les sociétés à restaurer les habitats sur des territoires étendus et à vendre les unités de biodiversité associées à ces territoires à plusieurs entreprises ayant des besoins de compensation. Le secteur privé prend la relève du secteur public pour le financement de la préservation de la biodiversité. L'administration garde néanmoins le contrôle de l'aménagement du territoire puisqu'elle décide de l'équivalence entre hectares aménagés et hectares restaurés. Sur ce dernier point, Roach (2006) pose la question de l'équivalence en terme d'habitat et il précise qu'il est d'autant plus important de raisonner en équivalence qu'il est délicat d'évaluer économiquement les dommages. Une question est alors soulevée par Perrings (2007) sur la construction du ratio entre ha aménagés et ha restaurés qui reste, dans les faits, relativement empirique.

La compensation présente également certaines limites. Hallwood (2006) met en évidence les limites et les difficultés à la mise en œuvre de contrats de compensation entre acteurs privés. Il insiste sur :

- des coûts de restauration qui peuvent être prohibitifs pour l'entreprise compensatrice par rapport aux prix de l'unité de biodiversité sur le marché ;
- des pénalités non prévues ou non mises en œuvre⁵⁰ ;
- des coûts de transaction très élevés qui peuvent avoir des effets négatifs sur le bien-être social. Ce point est renforcé par Goldman (2007). Il faut donc selon Hallwood simplifier les démarches de manière à réduire ces coûts de transaction pour rendre la compensation plus efficace.

Ces limites sont en partie liées au fait que pour l'entreprise qui aménage, la compensation n'est pas uniquement basée sur un achat d'unités de biodiversité. Il existe trois options pour l'entreprise qui veut aménager un site : la compensation évitée ; la compensation réalisée et la compensation par achat d'unités de biodiversité. La compensation évitée repose sur le fait que l'aménagement est réalisé de telle manière qu'il n'affecte ni l'écosystème, ni les services qu'en retirent les autres acteurs (coût d'aménagement supplémentaire et compensation nulle) ; la compensation réalisée revient pour l'entreprise qui aménage le site à réaliser elle-même les actions de restauration demandées par les pouvoirs publics (coût de restauration supplémentaire et compensation par soi-même) ; enfin la compensation est liée à l'achat d'unités de biodiversité (le coût supplémentaire est mesuré par le prix de marché de l'unité de biodiversité multiplié par le nombre d'unités nécessaires pour réaliser la compensation). L'entreprise avant d'aménager un site devra comparer les coûts de ces diverses alternatives avec les coûts d'aménager ailleurs. Elle choisira alors l'option qui lui est la moins coûteuse.

En France, cette compensation, bien que prévue depuis 1976, n'avait jamais véritablement été mise en œuvre, elle devrait maintenant se développer. En effet, la Caisse des dépôts et consignation (Piermont, 2005, 2006) a récemment créé une filiale – CDC Biodiversité - dont l'objet est de gérer écologiquement des terrains qui génèrent des "unités de biodiversité" destinées à être vendues à des personnes, publiques ou privées, dont les projets portent atteinte à l'environnement. Cette CDC Biodiversité est également une entreprise de service qui doit aussi aider les entreprises à compenser

⁵⁰ Sans que cela soit toutefois spécifique au mécanisme de la compensation.

elles-mêmes (notion de compensation évitée ou réalisée). La CDC Biodiversité est dotée d'un capital de 15 millions d'euros, sa mission sera justement d'organiser, sur le long terme, le financement et la réalisation des opérations de compensation :

- * Par exemple, un projet est de restaurer, au bord des rivières, l'habitat naturel du vison d'Europe, un mammifère protégé. Il faut convaincre les propriétaires forestiers de ne pas détruire les terriers, recréer un passage pour les animaux, acheter les parcelles de terrain les plus importantes... Le financement pour réaliser ce projet provient principalement des compensations apportées par une société d'autoroute ;
- * En Provence, la CDC Biodiversité travaille également sur un projet d'achat de terrains dans la plaine de la Crau, afin de participer à la reconstitution d'une des dernières plaines steppiques de France (les Cossouls), sur laquelle vit une grande population d'outardes canepetières. Sur ce projet précis, le mécanisme serait proche de celui des crédits de CO₂ : la caisse achète des terrains, obtient une validation de l'Etat quant à la conformité de son action de préservation, puis revend ses crédits de biodiversité à des maîtres d'ouvrage (constructeur de rocade, zone portuaire, industriels, distributeurs).

Les agriculteurs sont susceptibles d'être concernés à un double titre par la question de la compensation : comme **débiteurs de l'obligation de compensation** en cas de mise en œuvre de pratiques portant atteinte à la biodiversité, et comme **gestionnaires potentiels des unités de biodiversité**, issues de la compensation de projets industriels ou d'aménagement du territoire. Dans ce cas, la question du paiement du coût des pratiques favorables à la biodiversité peut être facilitée, puisque c'est le porteur du projet soumis à l'obligation de compensation qui devra en financer le coût. Aux Etats-Unis, des entreprises peuvent aujourd'hui acheter des permis d'émission de CO₂ qui sont alloués aux agriculteurs pour renoncer à exploiter des terres à des fins de séquestration de carbone (retrait de 10 ou 15 ans). C'est une option offerte aux entreprises et aux agriculteurs dans le cadre de la compensation carbone (*Farmer's Unions Credit Program*). Ce modèle peut sans doute être extrapolé à une compensation biodiversité dans le cadre de la CDC biodiversité.

4.4.2.2. La prise en compte de nouveaux services écosystémiques et de nouvelles activités

A l'avenir, la pérennité des exploitations agricoles va dépendre de plus en plus de la pluriactivité, tant par la prise en compte des services que par la prise en compte de nouveaux débouchés pour les productions agricoles tels les agro-carburants. La rémunération des services écosystémiques repose, comme nous l'avons vu, principalement sur des rémunérations sur fonds publics dans le cadre de la multifonctionnalité. Or divers auteurs proposent d'une part la prise en compte de nouveaux services, donc de nouveaux modes de rémunérations, et d'autre part de modifier, pour les pouvoirs publics, les approches en terme de fiscalité. Au-delà de la rémunération des services, certains auteurs étudient la prise en compte de nouvelles activités au sein des exploitations agricoles telles que la production d'outputs à vocation industrielle. L'objectif est dans cette section de présenter les différentes sources possibles pour diversifier les revenus des exploitations agricoles tout en gérant l'environnement en général et la biodiversité en particulier.

. Les paiements pour services

Comme nous l'avons vu, certaines activités permettent de maintenir une offre de biens publics de biodiversité, i.e. des services écosystémiques. C'est le cas des agriculteurs dans leur activité de maintien du paysage, ce qui revient à préciser la notion de multifonctionnalité. Dans ce cadre, des appels d'offres peuvent être lancés. Des financements privés peuvent également être envisagés si la biodiversité devient un actif comme un autre dans la fonction de production des entreprises et pas seulement des entreprises agricoles. Dans ce cadre, les entreprises seraient donc prêtes à compenser les agriculteurs pour pouvoir continuer à bénéficier de services issus de la biodiversité, à condition que la compensation soit inférieure au coût de la substitution artificielle de ce service pour l'entreprise. On passe donc d'une approche par la valeur à une approche par les coûts. Il s'agit d'une sous-évaluation

de la valeur de la biodiversité, cette valeur étant approchée, par exemple, par les coûts de substitution du service. Cette approche par les coûts permet de mettre en œuvre de nouveaux outils privés additionnels de financement de la conservation de la biodiversité. Au niveau de la littérature, ces paiements directs pour compensation se retrouvent chez Perrings et al. (2007) et également chez Pascual et Perrings (2007). Ils proposent des mécanismes pour assurer la conservation *in-situ* de l'agrobiodiversité. Des paiements directs de compensations peuvent, par exemple, être envisagés lorsqu'un propriétaire retire ses terres de la production pour la conservation (exemple des trames vertes dans le cadre du Grenelle de 2007).

Jusqu'à présent, les agriculteurs sont quasi exclusivement mobilisés pour leur intervention dans des services en termes de maintien ou de recréation de paysages et rémunérés sur fonds publics. Vouloir aller plus loin dans l'étendue de cette rémunération pourrait selon Hackl (2007) passer par des rémunérations additionnelles en provenance de collectivités territoriales locales ou du secteur privé : *"local compensation to supplement UE subsidies"*. Dans ce cadre, certains auteurs proposent par exemple de mettre en place des taxes de séjours dans les hôtels qui bénéficient du service paysage par la présence de touristes. Ainsi Hackl (2007) note que : *"hoteliers are expected to benefit from landscape amenities through higher income while the costs of service provision are borne by agriculture. A local compensation scheme addresses this inequitable misalignment of costs and benefits"*. Ce point est bien connu en économie : le Principe Pollueur Payeur (PPP) permet-il de laisser une place à un Principe Bénéficiaire Payeur (PBP) ? Dans le cas de l'expérience Vittel, l'entreprise compense les agriculteurs pour un service - niveau de nitrate dans l'eau - afin de pouvoir poursuivre son activité de production d'eau minérale pour laquelle le taux de nitrate est inférieur à celui requis pour l'eau du robinet. Il faut donc inciter l'agriculteur à aller au-delà de la réglementation. Le service est donc rétribué selon l'intérêt de l'entreprise puisqu'il dépasse l'objectif fixé par la réglementation. On entre dans un nouveau paradigme, dans lequel on peut envisager que l'agriculteur lui-même devrait rémunérer d'autres acteurs pour le maintien des services que lui-même retire de l'écosystème pour sa production agricole. Ainsi, Bjorklund (1999) pose la question de comment gérer la perte de la *"local ecological insurance"* avec la perte de services écologiques fournis par la biodiversité à l'agriculture suédoise. Hackl (2007) note encore que : *"intangible benefits for resident do not fall into this category, even so it would be economically sensitive from a distributional as well as an efficient point of view to internalize external benefit in non tourist communities too. Further research is needed to investigate whether transaction cost or political restriction may also explain the lack of these compensation schemes in non tourist communities"*. La biodiversité devient alors un élément stratégique au même titre que d'autres variables dans les entreprises et pour la société (comptabilité écosystémique) (voir les travaux de l'Agence Européenne de l'Environnement et ceux de Goldman et al., 2007).

Mais, ces rémunérations pour services écosystémiques mettent en évidence d'autres questions quant à leur mise en œuvre. En particulier sur le rôle des aides publiques à la production agricole qui est controversé. Ainsi, Boody et al. (2005) proposent que plutôt que de supporter la production de biens agricoles, il serait souhaitable que la politique agricole supporte la diversification des exploitations agricoles pour favoriser les services écosystémiques non-marchands. Cela rejoint les travaux de Brunstad et al. (2005) qui montrent que le niveau de production de biens publics par l'agriculture, que ce soit en termes de sécurité alimentaire ou de préservation des terres, serait fortement réduit sans aides directes, donc sans une rémunération de ces services. Par contre, ils démontrent également qu'il n'est pas optimal alors de fournir des aides à la production agricole en tant que telle pour la réalisation de biens publics. Les effets nets restent donc ambigus (importance de la cohérence des politiques publiques).

Dans ce contexte, Perrings et al. 2007 étudient des mesures qui ont par exemple été mises en œuvre au Costa Rica, où la loi reconnaît 4 services écosystémiques : séquestration de gaz à effet de serre, protection de l'eau, conservation de la biodiversité et beauté du paysage. Les fonds pour compenser proviennent de taxes sur l'essence, de la vente de permis d'émissions, de financements par l'industrie et du Global Environmental Facility (organe financier de la Convention sur la Diversité Biologique). Mais ils expliquent également que : *"Many developed countries have adopted some form of green payment in which agricultural support payments are targeted to farmers who adopt environmentally friendly management practices or land uses"*. Perrings et al. (2007) précisent enfin quelles sont les

conditions nécessaires pour avoir un partage efficace des avantages liés à ces services : "1. *to clarify the level of excludability and rivalry of such ecosystem services by beneficiaries and providers*, 2. *of a sufficient demand or willingness to pay for such services by the beneficiaries*, 3. *to delineate and enforce property rights surrounding land use and ecosystem services*, 4. *of investment in social capital to foster collective action and cohesion between the providers and beneficiaries of ecosystem services*".

Cette section a mis en évidence l'arbitrage qui peut exister entre aménager un site et compenser d'une part, ou ne pas aménager un site et bénéficier d'une rémunération pour le maintien d'un service d'autre part. Cet arbitrage n'est pas simple puisqu'il combine le Principe Pollueur Payeur (en cas de destruction de services) et le Principe Bénéficiaire Payeur (en cas de maintien du service). Cela pourrait sans doute être une piste de recherche pour le futur.

. Le rôle de la fiscalité

Dans le cadre de la rémunération des services écosystémiques, la révision des politiques de fiscalité est potentiellement intéressante tant du point de vue juridique qu'économique. Les exemples économiques présentés ne portent pas sur la biodiversité mais ouvrent des horizons pour les politiques futures de gestion conjointe de la production agricole et de la biodiversité.

L'approche juridique de la fiscalité

Si plusieurs études juridiques critiquent la sous-utilisation de la fiscalité comme outil de protection de l'environnement (par ex. Caudal, 2001), les auteurs s'accordent pour le considérer comme un outil essentiel d'action publique (London, 1999). Il est d'ailleurs à noter des récentes modifications allant dans le sens préconisé par les auteurs : ainsi de l'exonération des propriétaires de bois et forêts, de la taxe foncière sur les propriétés non bâties (TFPNB), dont la durée est modulée selon les essences forestières plantées (art. 1395 CGI⁵¹), de l'exonération de la moitié de cette même taxe pour les propriétaires de zones humides, sous réserve d'un engagement de gestion pendant 5 ans (art.1395 D-I CGI), enfin, dans les espaces juridiquement protégés, de l'exonération totale de la TFPNB dans les sites Natura 2000 (art. 1395 E CGI) et dans les zones humides protégées, sous la même réserve (art. 1395-D-II CGI).

L'approche économique des changements en terme de politique fiscale

Pour mettre en œuvre une politique environnementale plus efficace, Henry et al. (2007) ont proposé de revoir la politique fiscale des Etats. Il faut réfléchir à une modification de la politique fiscale avec le passage par exemple à une fiscalité écologique qui se substitue à la fiscalité sur le travail et sur le capital, qui aura des effets sur l'organisation même de la société⁵². Cela modifiera donc les relations entre les individus dans leurs interrelations avec l'environnement en général, et avec la biodiversité en particulier. Une telle fiscalité doit être mise en œuvre sans hausse des taxes pour le consommateur. Il doit donc y avoir une redistribution de ces taxes qui devrait alors conduire à une hausse des prix très faible pour le consommateur tout en incitant les agriculteurs à mieux valoriser la biodiversité, puisque mieux elle sera valorisée et moins les agriculteurs paieront de taxes. D'autres exemples existent selon Brauer et al. (2006) avec des réductions de taxes : *The canadian EcoGift initiative* ("The canadian income tax act was amended to exempt from capital gain tax all donations of ecologically sensitive land").

⁵¹ Code général des impôts

⁵² Cette politique fiscale peut être accompagnée par une taxe écologique sur les produits importés, taxe qui serait fonction par exemple des émissions de CO₂ qui ont été nécessaires pour qu'ils arrivent jusqu'à sur nos états.

Encadré 4.4-1. Réforme fiscale en Suède en 1990

La réforme n'a pas, conformément aux engagements pris, changé la part des prélèvements obligatoires dans le PNB, mais elle a réalisé des transferts permanents entre impôts de types différents pour un montant total égal à 6% du PNB – un transfert significatif d'imposition a été réalisé du travail et de l'entreprise vers la consommation de ressources naturelles.

En ce qui concerne les taxes destinées à modifier le comportement des pollueurs, elles ont pour la plupart été fixées à des niveaux réellement incitatifs, en particulier vis-à-vis des émissions d'oxyde de soufre (SO₂) et d'oxydes d'azote (NO_x), lesquelles sont à l'origine des pluies acides, dévastatrices à l'époque des lacs et forêts de conifères en Scandinavie. Le produit de cette taxe est redistribué aux entreprises qui la paient, en proportion de la quantité d'énergie produite mais évidemment pas de la pollution émise. Ainsi, tout en étant incitative, la taxe ne décourage pas l'activité économique des entreprises - puisque c'est la pollution qui est pénalisée, non l'activité économique - et ne pousse donc pas à la délocalisation. Grâce au pouvoir incitatif de ces taxes écologiques, en dix ans les émissions de SO₂ ont été diminuées de 75%, et les émissions d'oxydes d'azote de 50%.

Cette disposition d'une réforme fiscale budgétairement neutre est une illustration du réalisme de l'ensemble. Elle est susceptible d'application dans des activités de prélèvement de ressources renouvelables ; elle peut aussi être utilisée – cela a été le cas en Suède – pour inciter les agriculteurs à moins utiliser d'intrants artificiels.

Source : Henry et al., 2007

La pluriactivité et la prise en compte de la pluriproduction

Au-delà de la prise en compte des nouveaux services agricoles, le périmètre de la pluriactivité des exploitations agricoles peut s'élargir avec la prise en compte de la pluriproduction. En effet, avec l'évolution des prix des matières premières (principalement énergétiques), l'activité agricole pourrait demain être associée à une activité de pluriproduction (agricole et industrielle, par exemple les agro-carburants). L'objectif sera de rendre compatible cette activité de pluriproduction avec des activités de gestion de l'environnement. Une telle avancée se fera en général dans un objectif d'amélioration de l'efficacité économique, pourvu que cela ne se fasse pas au détriment de l'efficacité écologique. Il s'agit de multiplier les sources de rémunération pour les agriculteurs (Daily et al., 2003 ; Tableau 4.4-2).

Tableau 4.4-2. Part des différentes activités dans le revenu agricole

Commodity	Share of farm plants (%)
Wheat	40
Wool	15
Water filtration	15
Timber	10
Carbon sequestration	7.5
Salinity Control	7.5
Biodiversity	5

Source : Daily et al. (2003)

Multiplier les sources de rémunération pouvant multiplier les sources potentielles de destruction de la biodiversité, il peut être utile de raisonner sur la base de la mise en œuvre d'un bilan biodiversité. Ainsi, un guide édité en septembre prochain par l'association Orée (association qui rassemble une quarantaine d'industriels et de collectivités territoriales sur des questions environnementales) en collaboration avec la Fondation Française pour la Recherche en Biodiversité – ex- Institut Français pour la Biodiversité, IFB - porte sur l'intégration de la biodiversité dans la stratégie des entreprises. Dans ce guide, les auteurs analysent le niveau de dépendance des entreprises par rapport à la biodiversité, ce qui permet de faire émerger des questions quant à l'interdépendance entre entreprises sur des questions de biodiversité⁵³.

⁵³ Pour illustrer ces questions d'interdépendance, prenons le cas d'un pays qui ne serait pas autosuffisant au niveau production alimentaire, il faut alors penser à la manière dont on va calculer le "bilan" biodiversité associé à l'agriculture :

La prise en compte de la pluriproduction, pour la gestion de l'environnement en général et de la biodiversité en particulier, est d'autant plus importante que Perrings et al. (2007) démontrent que le coût d'opportunité de transformer les terres de production alimentaire en terre de production industrielle et plus particulièrement en bioénergie est particulièrement élevé. Dans ce cadre d'arbitrage dans les usages des terres, Kuzma et al. (2006) expliquent comment les nanomatériaux peuvent être mobilisés : *The development of nano-innovations so that the plant varieties are transformed into technology pluri-productions. For example, it would be a question of transforming a production of corn or wheat: the seeds would be used in food and the stem thanks to the use, for example, of nanomaterial could be used to manufacture biofuels. There would not be thus more phenomenon of competition between food production and industrial production but well a pluri-production on the level of the farms.*

4.4.3. Une meilleure connaissance de la biodiversité dans sa relation à l'agriculture

La section précédente et les premiers résultats, développés dans la section 4.3., montrent l'intérêt de mieux connaître la biodiversité pour mieux la mesurer et mieux l'évaluer. En effet, dans la section 4.3., nous avons présenté les premiers résultats scientifiquement validés par les pairs qui montrent des effets modérément positifs pour la biodiversité de terres cultivées. Les grands espoirs concernant la protection des espèces menacées ont été déçus. Environ 50% des études ont trouvé une augmentation globale de la biodiversité qui pourrait être attribuée aux différentes politiques dont l'objectif est de favoriser la biodiversité. Bien que cette augmentation concerne plutôt des espèces généralistes de terres cultivées, c'est là un premier résultat positif. D'autres résultats portent sur le maintien de systèmes de production locaux, tels que les systèmes mélangés d'emblavage ou d'agrosylviculture, qui peuvent potentiellement augmenter la production de biomasse tout en fournissant des bénéfices environnementaux (Kirwan et al., 2007; Palma et al., 2007). Enfin, d'autres auteurs montrent que la gestion de la diversité fonctionnelle et, par exemple, de la pollinisation serait la motivation principale pour la conservation de biodiversité (Duelli & Obrist, 2003). Ces pratiques bénéficieraient donc, la plupart du temps, à la biodiversité dans son ensemble et contribueraient à en arrêter le déclin.

Or nous avons vu que ces diverses évaluations - même si, rappelons-le encore, elles semblent aller dans le bon sens, puisqu'il n'y a pas eu de mesures à effets négatifs pour la biodiversité - ont mis en évidence qu'il est nécessaire d'en relativiser leur portée. Dans la littérature, nous avons alors identifié deux seuils critiques : la durée des contrats par rapport au temps de réponse des systèmes écologiques (cela pose la question de la construction des critères de reconduction des mesures par rapport à la vitesse de réponse des écosystèmes : comment être assuré que le non succès d'une mesure puisse en justifier la non reconduction ?) et par la taille des surfaces sous contrats et leur dispersion (seuil de zonage minimal pour que la mesure soit efficace) (Dupraz et al., 2007; Bontems et al., 2008).

La mise en œuvre de telles politiques repose alors sur la définition d'indicateurs qui prennent en compte ces deux effets de seuils. Certains auteurs proposent de mettre en place des indicateurs au niveau mondial à des fins de comparaison (Yli, 2003). D'autres critiquent cette approche en mettant en avant les différences qui peuvent exister selon les conditions biophysique et pédoclimatiques. Par exemple, Sanz (1999) explique qu'il doit y avoir une reconnaissance des spécificités biophysiques et sociales des différentes régions dans lesquelles on veut mettre en œuvre des politiques publiques et en

bilan lié à la production agricole ou bilan lié à la consommation agricole du pays. Dans le premier cas le bilan ne concerne que la production nationale, alors que dans le second le bilan concerne la production nationale et la manière dont sont produites les importations. Le cas de la Suisse est intéressant à étudier ici, en effet, la Suisse est autosuffisante à 60%. Cela lui permet de mettre en œuvre des pratiques avec des objectifs environnementaux et de biodiversité qui correspondent à cet objectif de productions agricoles. Avec un autre objectif de productions, les options de pratiques auraient été différentes tout comme les objectifs environnementaux atteignables. La question qui se pose alors est : comment sont produites les importations ? 1^{re} option, le pays importateur a les mêmes exigences environnementales sur ses importations que sur sa production ; 2^e option, le pays importateur n'a pas les mêmes exigences (par exemple des exigences plus faibles). Selon l'option retenue par le pays importateur sur le mode de production de ses importations, le bilan biodiversité net ne sera pas le même. Il semble que la Suisse ait retenu la 1^{re} option.

particulier des mesures agro-environnementales. La question des indicateurs est alors centrale ; les indicateurs sont présentés soit pour construire des objectifs de production et d'environnement qui doivent conduire à l'élaboration de politiques publiques, soit pour évaluer des politiques publiques voire pour construire les politiques publiques en fonction des indicateurs de capacités d'adhésion des agriculteurs (Toma, 2007).

La mise en œuvre de telles politiques ne peut se limiter à une analyse en statique d'indicateurs, elle repose alors sur la mise en place des systèmes d'information permettant le suivi des performances environnementales et agronomiques des pratiques agricoles imposées par tel ou tel cahier des charges. Or cela ne va pas de soi, et peut se révéler coûteux (cf. Encadré 4.4-2). Dans cette perspective, les expériences de nations ou régions étrangères (Bade-Wurtemberg en Allemagne, Pays-Bas, Suisse...) peuvent être mises à profit ; elles montrent que les systèmes d'information facilitent l'évaluation des mesures et l'apprentissage collectif permettant d'accroître l'acceptabilité des mesures par les acteurs et d'améliorer les cahiers des charges des bonnes pratiques préconisées. Un effort significatif portant sur l'information, sa collecte et sa maintenance est donc utile pour la définition des politiques publiques de préservation de la biodiversité, le suivi de leurs effets et leur amélioration.

Encadré 4.4-2. L'information et le suivi

Les observations sur les éléments constitutifs de la biodiversité (populations, espèces, etc.) sont lacunaires et insuffisamment inscrites dans la durée. Plusieurs facteurs expliquent pourquoi il en est ainsi :

- le coût de collecte de l'information est élevé car la biodiversité est multiple, distribuée spatialement et sa mesure requiert des compétences hautement spécialisées ;
- la collecte est le plus souvent assurée par des "naturalistes" bénévoles motivés par la conservation ou par des utilisateurs (chasseurs, pêcheurs, etc.),
- les mesures des changements et leurs interprétations sont difficiles et sources d'erreurs.

4.4.4. Une meilleure régulation de la relation entre agriculteur et biodiversité

A la lumière des sections précédentes, il ne suffira pas de mieux connaître la biodiversité pour la gérer, il faudra également connaître les caractéristiques des acteurs dont cette gestion dépend grandement. Il faudra donc étudier la manière dont se créent les réseaux d'acteurs pour qu'ils prennent en compte le plus efficacement possible les informations sur la mesure de la biodiversité et ses valeurs respectives. Cela posera la question de la construction du débat public sur ces questions liées à la gestion de la relation entre agriculture et biodiversité.

4.4.4.1. La construction de réseaux

Dans le cadre de l'analyse de la relation entre biodiversité et agriculture, on peut identifier des effets de réseaux (partage des coûts ; Cooper, 2003) et des approches conduisant à la définition de masses critiques nécessaires pour qu'une mesure agro-environnementale soit efficace (Scheringer, 2004; Whittingham, 2006; Ylisyla 2003; Bontems et al., 2008). Goldman et al. (2007) présentent un modèle sur la mise en réseau d'agriculteurs (coordination entre agriculteurs) pour la réalisation de trois types de services écologiques (pollinisation, services hydrologiques et séquestration de carbone) sur la base d'incitations volontaires et non de réglementations. Il s'agit de mettre en œuvre des mécanismes incitatifs individuels pour arriver à un objectif collectif, comme c'est le cas dans certains modèles incitatifs dans le cadre de pollutions diffuses. Ainsi, la taxe ambiante avec audit est un outil de gestion collectif de l'environnement. Les agriculteurs ne sont pas taxés en fonction de leur contribution à la pollution, mais en fonction d'un niveau de pollution ambiant, ce qui oblige les agriculteurs à internaliser cette pollution dans leur schéma de maximisation (Franckx, 2005). Par contre en cas d'échec de la mesure, les contrôles sont réalisés de manière aléatoire et doivent conduire à des sanctions crédibles en cas de manquement de la part des agriculteurs. Des travaux récents ont montré

(de manière expérimentale) les conditions nécessaires pour que la mise en œuvre d'une taxe ambiante avec audit aléatoire soit efficace. Ils montrent en particulier l'importance de l'effet de la régulation et des coûts de l'inspection sur la crédibilité de la mesure, et en particulier du contrôle en cas d'objectif collectif non réalisé (Bontems et al., 2008, insistent également sur l'importance de la crédibilité du contrôle dans le contrat). Ce type d'outils pourrait être extrapolé aux objectifs de biodiversité.

Elargir le réseau d'acteurs, au-delà de la sphère agricole, peut se révéler complexe, ainsi Morris (2004) montre que cela peut conduire à des contestations et à des instabilités dans un certain nombre d'écosystèmes. Il existe alors d'autres effets que des effets associés à des productions agricoles dans la négociation (Haynes et al., 2003). La mise en œuvre de ces politiques nécessite d'entamer une réflexion sur la notion de coopération (Heinz, 2002 ; de coordination pour Larrère, 2004) et sur la construction de réseaux d'acteurs divers (Lockie, 2006; Scheringer, 2004; Burgess, 2000). Dans ce cadre, Weber et Christophersen (2001) et O'Riordan (2002) ont montré quelles ont été les difficultés de la mise en œuvre des réseaux Natura 2000 en particulier sur les enjeux en termes de continuité spatiale et des conflits d'acteurs qu'elles ont engendrées. Ces conflits d'usages sont d'autant plus complexes à étudier que, comme le rappellent Anton et al. (2007), ils concernent également des enjeux liés à l'extension de l'urbanisation et donc à des questions d'aménagement du territoire. Le raisonnement se situe à une autre échelle, l'échelle de l'écosystème dans son ensemble. Muller (2002) ajoute une difficulté à la tâche : certaines mesures peuvent avoir des effets conflictuels sur différentes espèces ou communautés protégées par les directives "Oiseaux" et "Habitats".

Dans ce cadre de négociations multi-acteurs au niveau territorial, Berger (2001) montre que l'utilisation des modèles multi-agents peut être importante pour comprendre et aider à la diffusion des innovations et des changements d'usage des ressources. Ces modèles multi-agents sont utilisés à l'INRA par M. Etienne et ont donné lieu à plusieurs publications référencées et à plusieurs thèses, dont la thèse de Harold Levrel (2006), dans laquelle il montre comment ces outils de médiation permettent de créer de nouveaux indicateurs de performance : économique, écologique et sociétale. Jackson et al. (2007) vont encore plus loin dans la prise en compte des interactions entre acteurs, puisqu'ils montrent que des partenariats entre agriculteurs, chercheurs et les autres acteurs intervenant sur un écosystème sont nécessaires pour évaluer les services écologiques et évaluer les divers scénarios d'évolution de la biodiversité dans sa relation avec l'agriculture. Ils expliquent que cela est d'autant plus nécessaire pour comprendre comment conserver la biodiversité dans des mosaïques spatiales qui correspondent à des mixités de types d'usage des terres ; c'est par exemple le cas lorsque l'on veut mettre en œuvre des modèles de "sélection participative". Il s'agit d'éviter les irréversibilités. Dans ce cadre d'analyse, les risques d'irréversibilité liés à l'absence de prise de décision et à ses coûts potentiels tant pour l'exploitant agricole que pour la société, conduisent des auteurs, tel Westhoeck (2006), à essayer de les intégrer pour éviter de ne pas aller assez vite dans les changements. Tel est également, à l'origine, l'objectif du "rapport Stern" sur la biodiversité (*The economics of ecosystems and biodiversity an interim report*, Sukhdev, 2008) : identifier les coûts futurs de ne pas faire aujourd'hui.

4.4.4.2. Les différentes conceptions du débat public

Si beaucoup d'institutions et d'acteurs en appellent au débat pour discuter des choix à faire en matière d'environnement et d'aménagement, un grand flou entoure les notions de participation du public et de concertation. On retrouve ce flou sur ce que doit être un débat public à différents niveaux : du plus global par exemple pour les OGM, à des niveaux plus locaux lorsqu'il s'agit de faire travailler ensemble des usagers et des gestionnaires de l'environnement. Barthe (2005), en s'appuyant en particulier sur les travaux de Callon et al. (2001), distingue deux grandes conceptions du débat public :

- **Le débat public comme outil pédagogique.** Il s'agit ici d'informer et d'expliquer une vérité considérée comme connue. Les justifications qui accompagnent la mise en œuvre de tels débats se réfèrent aux notions d'information, de vulgarisation, de communication. Il s'agit de convaincre en expliquant.

- **Le débat public comme moyen d'élaborer une solution.** Il ne s'agit plus ici de diffuser une technique, un cahier des charges, mais de mettre à plat et de confronter les différents points de vue,

intérêts et contraintes des différents acteurs. Le débat est un outil d'exploration de différents scénarios pour articuler les logiques des parties prenantes.

Barthe (2005) considère que le premier type de débat crée souvent des désillusions pour les groupes concernés par un projet technique, comme le sont les agriculteurs à qui on demande de modifier leurs pratiques pour la biodiversité. Le dialogue n'intervient souvent que lorsque tout est déjà bien ficelé. A partir de présentations centrées sur le travail d'experts, la discussion se limite souvent à un jeu de questions et de réponses. Il n'y a plus grand-chose à discuter et encore moins d'alternatives à imaginer. En s'appuyant sur des exemples très globaux comme les OGM et l'enfouissement des déchets nucléaires, Barthe fait le constat que les responsables politiques considèrent toujours le débat comme un outil pédagogique et qu'ils restent sourds à une conception alternative de la discussion des choix technologiques. Il en conclut que dans ces conditions le débat public risque de produire davantage de conflits qu'il ne permettra d'en résoudre.

. Dynamiques collectives et concertations locales

Les dynamiques collectives d'insertion de la biodiversité dans les systèmes de production renvoient en particulier au niveau local. Les scènes sont celles de groupes et de réseaux d'acteurs qui se constituent progressivement pour mettre en œuvre une politique publique et/ou pour gérer en commun un bien environnemental. Nous présentons un exemple à partir duquel il est possible de discuter de la valeur productive et des limites de la concertation : la protection de l'outarde canepetière en plaine céréalière intensive (Bretagnolle, 2004, 2006; Bretagnolle & Houte, 2005).

Encadré 4.4-3. La protection de l'outarde canepetière en plaine céréalière intensive

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche sur le maintien de surfaces pérennes de prairie en plaine céréalière de façon à assurer la protection de la biodiversité, en particulier d'un oiseau en danger, l'outarde canepetière. Les prairies assurent des ressources alimentaires indispensables à l'outarde. Un des objectifs de ce projet de recherche a été d'évaluer comment les mesures agro-environnementales permettent d'augmenter les superficies en prairies tout en optimisant leur distribution et leur conduite culturale. Il s'agissait en particulier d'évaluer la réceptivité des agriculteurs à l'idée de conserver une partie de l'exploitation en surface pérenne, et de tester divers moyens de mise en pratique, comme les jachères PAC et les CTE/CAD. A également été évaluée la vision des agriculteurs sur ces milieux et plus généralement, sur les enjeux de biodiversité.

Les principaux résultats de ces enquêtes auprès des agriculteurs montrent que ceux-ci s'engagent dans des contrats agro-environnementaux pour des raisons à la fois environnementales (sensibilité au fait que l'outarde est une espèce de plus en plus rare) et économiques (augmenter le revenu). Les agriculteurs sont souvent satisfaits d'avoir pris cet engagement, et ils estiment que la publicité faite autour de ces mesures est insuffisante, ce qui selon eux explique pourquoi ces contrats sont dans l'ensemble souscrits par peu d'agriculteurs et sur des surfaces modestes. Nous sommes ici dans une situation où les mesures agro-environnementales présentent globalement des cahiers des charges adaptés et efficaces, où les agriculteurs sont motivés pour y souscrire, et ces mesures bénéficient du soutien de la profession agricole.

Cependant le dispositif est à l'échelle de l'exploitation, il n'y a pas ou il y a peu d'animation territoriale. Celle-ci a été principalement le fait du CNRS de Chizé engagé dans le programme de recherche et de la LPO (Ligue de Protection des Oiseaux) sur leurs fonds propres. Ils ont réussi à intéresser des agriculteurs, des représentants de la profession agricole, des habitants, ainsi que d'autres chercheurs à leur projet. Ils ont aussi cherché à adapter leur projet aux logiques et contraintes des agriculteurs. Une enquête s'est en particulier intéressée aux points de vue des agriculteurs sur la faisabilité de contrats collectifs associant plusieurs exploitations. Au final, un petit réseau se crée progressivement autour de l'outarde et du CNRS de Chizé. Mais les moyens d'animation, de communication, de mise en réseau d'acteurs font cruellement défaut. Avec l'instabilité des politiques en faveur de l'environnement (le CTE, puis le CAD ont été abrogés), c'est le principal frein à la mise en œuvre des contrats, et les surfaces contractualisées restent faibles (environ 1500 ha dans le centre-ouest en 2005).

L'encadré 4.4-3 illustre que des mesures agro-environnementales adaptées et l'existence d'une sensibilité des agriculteurs ne suffisent pas pour assurer l'insertion dans l'agriculture de préoccupations liées à la biodiversité : il faut aussi des démarches d'animation collective. Animation

certaines pour faire connaître, mais aussi animation qui ne peut pas se réduire à une approche descendante et diffusionniste. Elle est plus à envisager comme la constitution progressive d'un réseau, dans lequel les termes du problème, comme ses solutions, ne sont pas figées mais évoluent au fur et à mesure de la production de connaissances nouvelles et de l'arrivée de nouveaux acteurs.

L'expérience du réseau Natura 2000 en France (implication croissante des collectivités territoriales et reconnaissance de l'impact positif de cette implication) suggère que la territorialisation de la gouvernance permet de faciliter l'appropriation des enjeux par les acteurs et, par suite, leur adhésion ; elle permet aussi, en application du principe de subsidiarité, d'accroître la cohérence entre objectifs et moyens d'action.

4.4.5. Des mesures d'accompagnement : des innovations

Les propositions présentées dans les sections précédentes permettent d'améliorer l'efficacité des politiques publiques. Cette efficacité peut encore être améliorée par l'innovation, tant au niveau des systèmes de production agricole que dans les intrants nécessaires à cette production.

4.4.5.1. Les systèmes agricoles innovants

Les travaux sur les systèmes agricoles innovants (SAI) portent principalement sur les innovations dans les systèmes de production agricole (Meynard, 2006). Même si cette idée n'est pas nouvelle, sa mobilisation pour gérer des questions liées à la biodiversité peut être intéressante. L'idée supportée ici, est que le modèle agricole hérité de la période de modernisation d'après guerre, ne répond plus que partiellement aux rôles assignés à l'agriculture, notamment en matière de respect de l'environnement. Dans ce cadre, l'agriculture française doit donc "innover et réinventer ses manières de produire, d'organiser la production et de gérer les espaces agricoles". Trois axes d'innovations complémentaires sont proposés par Meynard (2006) : accentuer la prise en compte de l'environnement dans la stratégie des exploitations agricoles ; créer des capacités pour les agriculteurs pour adapter au cas par cas les systèmes agricoles aux demandes des filières ; enfin, innover dans la prise en compte de l'évolution du métier d'agriculteur, en particulier du fait d'une pluriactivité de plus en plus forte. Dans ce contexte, des politiques environnementales plus exigeantes peuvent, par exemple, stimuler les recherches sur les systèmes de production pour éliminer les sources de "gaspillage" et réduire de manière drastique les utilisations d'intrants de façon à compenser les coûts liés à l'application de techniques propres. C'est donc potentiellement une démarche "gagnant-gagnant", où la pollution et les coûts de production peuvent être réduits en même temps⁵⁴. Une meilleure performance environnementale peut se traduire par une amélioration de la performance économique, grâce à un accroissement des revenus (accès à des marchés plus rémunérateurs...) ou à une réduction des coûts (économies d'intrants...). C'est l'hypothèse de Porter. Dans ce contexte, l'efficacité économique n'est pas nécessairement synonyme d'efficacité agronomique au sens ancien, i.e. on peut avoir une réduction de la production agricole avec une amélioration du revenu pour l'agriculteur. On peut donc s'approcher de l'objectif écologique en ne s'éloignant pas trop de l'objectif de production agricole.

L'approche par les "systèmes agricoles innovants" n'est pas toujours gagnant-gagnant. Pour que les agriculteurs les adoptent, il faut soit les indemniser de manière transitoire ou définitive, soit inciter les firmes productrices d'intrants à innover. En effet, les SAI peuvent être renforcés si des investissements en R&D sont réalisés dans l'industrie des intrants (semences, pesticides...) dans un objectif de rendre ces systèmes agricoles innovants encore plus efficaces.

⁵⁴ Quelques travaux testent l'hypothèse d'une relation positive entre le stock de biodiversité et le niveau optimal de production de céréales. Omer et al. (2007) testent leur modèle sur 230 exploitations agricoles de l'est de l'Angleterre. Ils montrent qu'un accroissement de 1% de la biodiversité conduit à un accroissement de 0,26% de la production agricole. Même s'il existe des controverses, une solution "win-win" peut donc émerger, sa mise en œuvre n'aurait pas besoin d'être compensée. Dans ce cadre, l'agrobiodiversité sert de capital pour supporter une agriculture soutenable i) en produisant plus et de meilleure qualité face à la croissance de la population, ii) en protégeant les ressources naturelles dont l'agriculture dépend et iii) en améliorant le bien-être de l'agriculture et de la société dans son ensemble.

4.4.5.2. Les innovations d'intrants

Dans la section précédente, nous avons vu que la mise en œuvre d'un SAI, pour être efficace tant économiquement qu'écologiquement, peut dépendre de la réalisation d'investissements en R&D dans l'industrie des intrants. Nous avons vu que le futur de l'agriculture pourra être de gérer la pluriactivité (combinaison des productions agroalimentaires et industrielles et des services) avec les risques d'extension des zones agricoles et de l'intensification au détriment de la biodiversité. La question des substitutions d'intrants dans les systèmes de production (redesign de l'agriculture pour quel volume de production) devient ainsi incontournable. Cela pose alors la question de l'incitation des innovateurs à réaliser des innovations qui vont dans le sens d'une meilleure prise en compte de la biodiversité, même s'il existe peu de choses sur le sujet dans la littérature.

Les investissements pour financer les activités de R&D pour réaliser une innovation dépendront de la taille du marché anticipé pour cette innovation (niche, national, mondial) et éventuellement des fonds publics (en anglais, nous dirions "public or private for non profit organisation") qui pourraient être alloués à ces recherches dans le cas où le marché est trop faible pour financer l'investissement alors que les conséquences sociales sont considérées comme importantes (Trommetter, 2007). La taille du marché potentiel et les fonds publics éventuels définiront le montant potentiel des investissements en R&D qui définiront alors les technologies qui seront mobilisables pour réaliser les innovations. Par exemple, le coût et le timing d'utilisation des biotechnologies dans le domaine agricole ne seront pas les mêmes selon que l'on s'intéressera aux technologies de sélection assistée par marqueurs moléculaires dans le cadre d'un schéma de sélection classique, ou par exemple à la mise au point d'un OGM (20-300 millions de US\$).

Les incitations à innover sont pour partie de la responsabilité des pouvoirs publics qui en incitant financièrement de telles recherches (politique de recherche, appel d'offre, crédit d'impôt recherche...) et en rendant plus chère l'utilisation de certaines ressources de façon à en limiter l'usage par l'agriculteur (taxes, interdictions...) favorisera le progrès technique induit. Si l'on étudie les secteurs des pesticides et des semences, on se rend compte que :

- Dans le secteur des pesticides, s'il n'y a plus de molécules chimiques nouvelles, ou si celles-ci sont interdites, il faudra trouver des alternatives. Cela peut passer par des régulations biologiques (lutte intégrée ou agriculture biologique) ou par l'utilisation d'innovations alternatives comme les OGM. Une autre option est la mobilisation de systèmes de production (SAI) qui ne doivent pas être perçus comme un retour en arrière, mais comme de véritables innovations : en incitant à l'adoption des innovations de pratiques, par exemple les innovations de pratiques dans la gestion des jachères ; la mobilisation des biopesticides...

- Dans le secteur des semences, deux défis majeurs émergent : d'une part proposer des semences qui permettent de réduire l'impact de l'activité agricole sur la biodiversité et des semences permettant de mieux mobiliser les services que l'on peut tirer de la biodiversité pour la production agricole (rappelons qu'une des limites à la conversion à l'agriculture biologique est une question d'accès à des variétés végétales économiquement efficaces et écologiquement adaptées, 4.3.4.3.) et d'autre part, face aux défis liés à l'arbitrage dans l'usage des terres entre production alimentaire et agro-carburants, de favoriser des recherches sur la pluriproduction des plantes, i.e. de permettre à une semence d'engendrer à la fois des outputs alimentaires et agrocarburants sur une même parcelle et dans une même plante.

Avant même d'envisager la mise en œuvre de mécanismes incitatifs à la mise sur le marché d'intrants innovants, il convient de s'assurer que la réglementation applicable ne leur oppose pas d'obstacles. *Cela nécessite, au niveau juridique, de définir les conditions de mise sur le marché qui peuvent dans certains cas être liées à la définition de risques acceptables.* Ce point peut être illustré par les exemples des produits phytopharmaceutiques et des semences :

- Une problématique majeure liée aux produits phytopharmaceutiques est celle du "risque acceptable" (cf. 4.1.1.2.), lequel requiert des procédures de décision et d'évaluation transparentes et démocratiques, et la détermination de critères d'acceptabilité des risques qui tiennent compte,

notamment, de la valeur de la biodiversité. Ainsi, par exemple, les incitations à innover dans les biopesticides dépendront de leurs conditions de certification par rapport aux pesticides chimiques.

- Le marché des semences, comme celui des pesticides, est strictement réglementé. Le principe est que toutes les espèces de semences sont commercialisables, sauf disposition spécifique contraire⁵⁵. Toutefois, le droit français applicable aux semences distingue les espèces réglementées, dont la commercialisation est subordonnée à l'inscription de variétés au "Catalogue" - c'est-à-dire le Catalogue officiel des espèces et variétés - et les espèces non réglementées, non soumises à cette obligation. L'inscription au Catalogue s'analyse comme une véritable autorisation administrative de mise sur le marché, dont la compétence relève du ministère chargé de l'agriculture. Cette procédure concerne toutes les variétés d'une majorité d'espèces cultivées, comme pour l'espèce "tomate" par exemple. On observe d'ailleurs un accroissement du nombre d'espèces réglementées puisque en 1933, seules les variétés de blé devaient être inscrites au Catalogue, contre 58 espèces de grandes cultures et 47 espèces potagères aujourd'hui. Il y a donc incontestablement une extension du champ d'application de la réglementation des espèces (Shabman, 2007)⁵⁶. Or la procédure d'inscription, comme celles concernant les produits phytopharmaceutiques et les fertilisants, répond à des critères fixés selon les objectifs d'une agriculture conventionnelle ou à tout le moins d'une agriculture n'intégrant pas la protection de la diversité biologique comme un élément du processus de production. Ainsi, l'évaluation de la semence porte notamment sur sa "supériorité" par rapport aux produits déjà sur le marché, en termes de valeur agronomique et technique, tels que rendement, résistance aux maladies, à la sécheresse... (Hermitte & David, 2000). En revanche, l'éventualité d'une amélioration de la biodiversité ou l'exercice de "services écologiques" ne sont pas des critères faisant l'objet d'une évaluation. En ce qui concerne les OGM, le droit français, conformément au droit communautaire, comporte un dispositif réglementaire, ayant pour objet de contrôler la production et la dissémination volontaire d'OGM végétaux et animaux, qui s'insère dans la police spéciale des installations classées pour la protection de l'environnement codifiée à L 531-1 et s. et complétée par une quinzaine de décrets et d'arrêtés d'application. Le contrôle administratif de la création et l'utilisation d'OGM est donc encadré par des techniques juridiques classiques, telles que des procédures d'autorisation, d'agrément, et des sanctions administratives et pénales. Il faut ajouter que ce corpus juridique est complété par des règles en matière de droit à l'information des consommateurs (étiquetage), de droit du travail (protection des travailleurs contre les risques biotechnologiques), de droit d'auteur (propriété intellectuelle), ou encore de droit rural (semences, alimentation animale).

Par ailleurs, la mise en place d'une politique d'incitation à la R&D dans le secteur des intrants agricoles *nécessite de définir et d'associer au niveau socio-économique les acteurs impliqués dans la recherche*. Dollacker (2006) explique que dans la construction de politique publique, il ne faut pas oublier les industriels qui ont des compétences et des connaissances qui peuvent permettre d'avoir une meilleure intégration de la biodiversité dans la production agricole. Ainsi, les entreprises semencières et agro-chimiques peuvent être impliquées dans la démarche. Dollacker (2007) présente trois exemples de développement de recherche au Royaume-Uni par Bayer Crop Science dans les semences et les intrants pour préserver un niveau de production et la biodiversité. De nouvelles technologies peuvent d'ailleurs être mobilisées puisque Kuzma et VerHage (2006) présentent une étude sur les nanotechnologies dans laquelle ils montrent qu'aujourd'hui celles-ci sont principalement développées dans le domaine de l'industrie agroalimentaire mais qu'il est probable que des développements au niveau de l'exploitation agricole soient réalisés. Cela répondrait à la question de la substitution entre usage alimentaire et industriel des productions agricoles que certains auteurs essaient d'optimiser en

⁵⁵ Il n'existe aujourd'hui que des interdictions de certaines variétés, comme par exemple le chanvre utilisé pour la fabrication du cannabis.

⁵⁶ Il est à noter que cette analyse du droit n'est pas partagée par les producteurs de semences, qui revendiquent au contraire une "valorisation" de l'environnement à travers les critères de sélection et de certification des semences. Les critères techniques de résistance aux maladies ou aux insectes par exemple sont présentés comme permettant de réduire les traitements phytosanitaires ; de même l'efficacité de l'absorption de l'azote permet de réduire la fertilisation azotée, l'enherbement (surface occupée au sol) diminue la présence de mauvaises herbes et donc l'usage d'herbicides. Les plantes génétiquement modifiées pour résister aux maladies, comme le maïs Bt, sont également présentées comme permettant de réduire les impacts environnementaux (source : site du Gnis).

prenant en compte à la fois les contraintes que peuvent avoir les différents acteurs (stakeholders) et les négociations entre eux.

Enfin, la prise en compte de la relation entre agriculteurs et entreprises offreuseuses d'intrants ne doit pas être sous-estimée, et nécessite une réflexion pluridisciplinaire. Avec l'évolution des réglementations et des conflits de droits qui peuvent intervenir dans le cas de production de semences (Trommetter, 2008), les agriculteurs pourraient se retrouver dans des situations où ils n'achèteraient plus des intrants mais où ils achèteraient soit des droits d'usages de ces intrants, soit des services liés à l'utilisation de ces intrants - par exemple, des choix dans un menu de niveaux de production agricole, de niveau de perte de production par des attaques de pathogènes... (Trommetter, 2007, 2008). Certains auteurs montrent en effet que lorsque c'est possible, le passage d'une économie de biens à une économie de services est l'option la plus efficace pour traiter des questions environnementales (Bourg et al., 2005). Ces approches, basées sur le concept "d'économie de la fonctionnalité" restent aujourd'hui controversées. Au niveau de l'acceptabilité par les agriculteurs de telles mesures, des réflexions doivent être engagées puisque l'agriculteur pourrait alors se sentir dépossédé d'une part dans ses choix d'intrants et d'autre part dans ses choix de production.

En résumé, l'intérêt d'innover repose donc sur la taille du marché potentiel pour ces innovations qui dépendra de la capacité d'adoption des innovations par les agriculteurs, qui dépendra des incitations que peut leur envoyer l'Etat, mais également de la perception qu'ils ont de leur métier par rapport à l'environnement dont la biodiversité, et aux préférences des consommateurs (Hazell et al., dès 2000, insistent sur ce point). Les agriculteurs doivent conserver une demande et ne pas se sentir dépendants des firmes agro-chimiques dans leurs choix des intrants (passage d'une économie de biens à une économie de service). Cela nécessite de réaliser, par exemple, des innovations institutionnelles. Gurr et al. (2003) expliquent les différents bénéfices de court terme et de long terme (soutenabilité du système de production agricole, bénéfices sociétaux dont la préservation de la faune et de la flore) qui peuvent être tirés d'une modification de pratiques utilisant, par exemple, moins de pesticides. Or dans ces travaux, les auteurs ne prennent pas suffisamment en compte les coûts de court terme de l'adoption de nouveaux systèmes de production (dont les coûts de transaction) qui peuvent alors se révéler négatifs pour l'adoption de ces systèmes (la demande d'innovation diminue), donc pour les incitations à innover (l'offre diminue).

4.4.6. Des changements sociétaux

Même si cette approche peut paraître par certains côtés utopiste, elle repose sur une littérature que nous ne pouvons ignorer. Les travaux montrent qu'une gouvernance territoriale peut être favorisée par une modification du système social : ainsi aujourd'hui le système alimentaire induit d'une part du gaspillage (produits agricoles jetés) et d'autre part des coûts associés à des dépenses d'énergies et de transport. Un objectif peut être de réduire ces deux effets. Pour y arriver, on peut citer des expériences réalisées aux USA (les pratiques agro-écologiques en Californie). Dans ces expériences, des auteurs comme Feagan (2007) montrent qu'il est possible de produire moins en ayant des revenus équivalents et sans augmenter les prix. Il s'agit de relocaliser les systèmes alimentaires avec une production et une consommation saisonnalisées.

Ces initiatives sont à rapprocher des politiques de certification ou Natura 2000, sachant qu'un modèle français basé sur la saisonnalité de la production et de la consommation est celui des AMAP, mais dont les objectifs sont aujourd'hui ailleurs, les prix de la production dans le cadre des AMAP étant plutôt plus élevés que les prix associés à d'autres modes de production. Quoiqu'il en soit, il s'agit de modifier la demande pour qu'elle s'adapte à l'offre (Feagan, 2007).

Ces changements pourraient, par exemple, conduire à une réduction des circuits de commercialisation des produits, ce qui devrait conduire au final à des coûts qui ne seront pas nécessairement plus élevés pour le consommateur (ce qui n'est pas le cas des AMAP en France aujourd'hui) et à des revenus plus élevés pour les agriculteurs (extrapolation des modèles de l'agroécologie de Californie). Gilg (1997)

s'interrogeait d'ailleurs sur la manière dont des évolutions de la demande alimentaire pouvaient se substituer aux aides publiques.

Même si ces travaux restent controversés, cela conduit à prendre en compte de nouvelles questions sur les évolutions de la demande et de la traçabilité de la demande. Certains auteurs proposent de nouvelles politiques de marketing, par exemple de Snoo (1999), principalement des politiques d'écotaxation. D'ailleurs, Matthews et Selman (2005) conceptualisent les "*cultural landscape*" comme des "*socio-ecological systems*" dans lesquels l'objectif est d'avoir une approche en termes de viabilité. En conclusion de cette section très prospective, s'appuyant sur des travaux référencés, on peut dire que ces travaux seront moins utopiques (d'autant plus opérationnels), s'ils sont associés, par exemple, à des réflexions sur des changements de politiques publiques, par exemple au niveau fiscal.

4.4.7. Synthèse conclusive

Dans cette section 4.4., ont été analysés les éléments intervenant dans la construction et la mise en œuvre des politiques publiques afin de mieux prendre en compte les synergies entre agriculture et biodiversité. De l'analyse des politiques actuellement mises en œuvre en faveur de la biodiversité, on retiendra d'abord que leurs effets sont mitigés. Ceci tient à plusieurs facteurs, dont les limites des instruments.

1. **Le bilan des actions passées est mitigé**, tant pour le premier pilier de la PAC et les aides couplées que pour le second pilier. Nous avons vu que chaque instrument a des avantages et des limites par rapport aux objectifs d'efficacité économique, écologique et sociale. Dans cette conclusion, nous allons reprendre les éléments qui nous paraissent les plus importants pour des analyses futures. **Au niveau écologique**, nous avons vu que même si les évaluations des divers instruments montrent que ceux-ci vont plutôt dans "le bon sens" (avec au pire une absence d'effet de la mesure), certains points ont montré leurs limites : la question des indicateurs et des mesures est une priorité ; en effet, la plupart des évaluations portent sur un nombre limité d'espèces et les choix méthodologiques ne sont pas toujours justifiés. Parallèlement nous avons vu que certaines variables ont pu être oubliées lors de l'évaluation : ainsi, la prise en compte d'un seuil temporel minimal avant d'évaluer une mesure ; ce seuil doit rendre compatible l'évaluation avec le temps de réaction des écosystèmes. **Au niveau socio-économique** nous avons retrouvé des avantages et des limites qui ont un périmètre de validité plus large que celui lié à la relation entre agriculture et biodiversité. Ainsi, la prise en compte des coûts de transaction paraît incontournable du fait de leur présence à des degrés divers dans l'ensemble des instruments et du fait qu'ils ont tendance à croître (cf., par exemple, la conditionnalité des aides). La gestion de la biodiversité dépasse le monde agricole mais ne peut pas se faire sans lui. Cela nécessite de mettre en cohérence les objectifs des divers acteurs, c'est par exemple le cas des projets Natura 2000. Enfin, l'existence d'une incertitude sur la continuité dans la succession des politiques est un facteur limitant pour l'adoption de certains instruments par les agriculteurs (nous avons vu par exemple que la conversion à l'agriculture biologique n'a pas toujours été simple, surtout lors du passage des CTE aux CAD). **Au niveau de la compatibilité entre les différents niveaux d'efficacité**, nous avons mis en évidence certains risques : les objectifs en termes d'efficacité peuvent être eux-mêmes contradictoires. Par exemple, une meilleure efficacité de la gestion des fonds publics pourrait conduire à recommander des aides différenciées et la mise en œuvre de mécanismes d'enchères qui ne prendront pas nécessairement en compte le critère de positionnement spatial de la mesure qui peut être nécessaire à son efficacité écologique.
2. Certaines de ces limites sont en partie liées au fait que les **valeurs** (intrinsèque, instrumentale, monétaire ou non) **de la biodiversité ne sont pas actuellement suffisamment reconnues - car insuffisamment connues** -, par le corps social dont les agriculteurs, les acteurs économiques et les instruments de politiques publiques. Il existe donc un décalage entre (i) les études scientifiques et le discours politique qui reconnaissent que les atteintes à la biodiversité existent, qu'elles

menacent la survie même de l'humanité et qu'elles sont le fait en grande part d'activités humaines et (ii) les actions concrètes mises en œuvre pour assurer la protection de la biodiversité.

De cette analyse, on se risquera ici à proposer des voies d'amélioration, fondées sur l'analyse de la littérature scientifique :

3. La **cohérence des politiques publiques** apparaît comme un préalable à la réussite de tout instrument de politique publique (il ne servirait à rien de verser une aide pour le maintien de la biodiversité, voire d'augmenter cette aide, si "en face" l'agriculteur fait le choix d'une autre politique de soutien, donc d'une autre pratique, parce que plus avantageux) ; les méthodes d'évaluation des mesures pourront être développées lorsque l'on aura défini des objectifs en termes de productions agricoles et de protection de la biodiversité ; dans ce contexte, la question de la durée dans le temps des dispositifs et celle de leur mise en œuvre aux bonnes échelles spatiales ressortent clairement de l'analyse de la littérature. La question du **financement des divers instruments** est également posée, ce qui peut amener des réflexions sur la question de la responsabilité et de la compensation, et également de la rémunération des services écosystémiques. On passe d'une approche purement publique du financement pour la réalisation d'un bien public à un financement mixte public/privé qui est associé à des usages locaux des écosystèmes par les divers acteurs.
4. Pour gérer la biodiversité, il paraît nécessaire de mobiliser l'ensemble des acteurs et de **construire des modèles de gouvernance locale et territoriale**. Les échelles territoriales pertinentes devraient se construire en fonction des échelles spatiales et des niveaux d'organisation dégagés dans les trois chapitres précédents de l'expertise (les informations dans ce domaine restant cependant trop rares). Il reste évidemment que ces procédures de construction de formes de gouvernance territoriale environnementale sont source, tout au moins dans les phases de démarrage, de coûts financiers et humains qui peuvent être très importants (l'ampleur des coûts de construction et d'animation des OLAE a été un des motifs invoqués pour leur abandon). Mais il reste à évaluer si ces coûts de transaction sont réellement trop importants sur la durée face à d'autres méthodes de gouvernance, et si leurs retombées en termes de dynamique d'adhésion aux politiques publiques et de mise en cohérence entre objectifs et action ne les justifient pas.
5. Enfin, les travaux analysés ont principalement portés sur la réduction des impacts de l'agriculture sur la biodiversité. Pour les travaux portant sur les approches cherchant à **associer objectifs de production et objectifs de biodiversité** dans les espaces agricoles, nous avons vu qu'il peut exister un arbitrage entre production agricole et biodiversité (chapitre 3). La mobilisation de la recherche tant publique que privée peut alors permettre de renforcer l'intérêt économique et écologique des interactions entre production agricole et biodiversité par le développement d'innovations tant de semences que d'intrants pour parvenir à une solution gagnant-gagnant aux niveaux économique, écologique et social.

Annexe : Eléments de méthodologie juridique et études de cas

Eléments de méthodologie juridique

En termes de méthodologie juridique, les évaluations peuvent porter sur les politiques juridiques (la voie d'action choisie par l'autorité publique) ou sur tel ou tel acte juridique de mise en œuvre d'une politique environnementale.

Quant aux politiques juridiques dans le domaine de l'environnement, de nombreuses études portent sur l'articulation entre la voie classique de l'intervention publique - unilatérale et autoritaire - et les techniques incitatives ou participatives. Ces analyses rejoignent des travaux plus généraux relatifs aux concepts de gouvernance et de régulation, qui désignent des formes d'élaboration, de mises en œuvre et de contrôle du droit plus complexes que les modes d'intervention traditionnelle - unilatéraux et autoritaires - de l'Etat. L'analyse dominante dans la littérature juridique est que gouvernance et régulation ne signifient par déréglementation, ni "moins de droit" mais un droit différent, négocié et participatif, que les acteurs sont plus à même de s'approprier. A cet égard, le droit à l'information, le principe de participation du public à la décision publique, ou encore l'accès à la justice, font du droit de l'environnement un terrain privilégié de ces formes nouvelles du droit. Les auteurs s'attachent également à l'intégration des préoccupations environnementales dans les différentes branches du droit, telles que le droit de la propriété, de la responsabilité civile, de la concurrence, de l'urbanisme, des marchés publics, par exemple.

Quant à l'évaluation de telle ou telle technique juridique pour atteindre les objectifs de préservation de l'environnement, les études peuvent porter sur son effectivité (la règle est-elle respectée par les acteurs) ou son efficacité (la règle permet-elle d'atteindre l'objectif visé). Pour ce qui concerne les éléments d'appréciation situés dans le champ juridique, sont pris en compte dans les études : le degré de complexité de la procédure, le rang dans la hiérarchie des contraintes, le degré de contrainte (de la "soft-law" au droit pénal, par exemple), la pérennité de la mesure, l'applicabilité de la norme, la nature et la faisabilité des mécanismes de contrôle, l'existence ou non de mesures de gestion, ou encore l'articulation ou les facteurs de blocages, ainsi que la complémentarité, entre les différents instruments juridiques (pour un bilan, voir par ex. Makowiak, 2006).

Etudes de cas

L'écologisation du métier d'agriculteur en Suisse

En Suisse, Valérie Mieville-Ott (2000, 2001) s'est intéressée aux réactions et aux adaptations des éleveurs jurassiens face à la nouvelle politique agricole suisse. Dans cette politique, à partir de 1999, tout paiement direct aux agriculteurs est soumis à l'obligation de fournir des prestations écologiques requises qui reprennent intégralement le cahier des charges de la production intégrée. Mieville-Ott s'est particulièrement intéressée à la façon dont les agriculteurs choisissaient les surfaces de compensation écologique (SCE).

Les SCE visent à préserver une certaine biodiversité ainsi qu'une certaine diversité paysagère. La palette des SCE est large et l'agriculteur peut s'engager dans des mesures plus ou moins contraignantes en matière de fertilisation, de stade de fauche et de pâture. A l'époque de son enquête, l'agriculteur devait consacrer aux SCE au moins 5% de la surface de son domaine. Sur 16 types de SCE proposés, seuls quatre types sont choisis massivement. Le type de SCE le plus contractualisé est la prairie peu intensive, qui associe une rétribution financière et des contraintes modérées : fauche après le 15 juillet, pas d'azote minéral ni de purin, pâture autorisée dès le 15 septembre. De plus, s'il est constaté une évolution positive du taux de SCE (de 9% à 12% par exploitation de 1996 à 1999), il y a un transfert de types de SCE contraignants vers des types moins contraignants.

Mieville-Ott propose une interprétation ethnologique de ces résultats. Elle conclut que l'implémentation des SCE se fait plus selon un processus de résistance que d'adhésion. Tout d'abord, près de 90% des agriculteurs ne déclarent qu'un ou deux types de SCE sur les seize qui existent. En bons gestionnaires de leur exploitation, ils essaient de simplifier au maximum les aspects administratifs de cette contrainte. D'autre part, l'agriculteur cherche à remplir la contrainte SCE de manière à perturber le moins possible son système : il contractualise les zones peu mécanisables, les parcelles au potentiel agronomique faible (sols superficiels ou marais). Contractualiser des parcelles très productives, comme cela était visé par la politique, est un double non sens pour l'agriculteur. Non sens agronomique tout d'abord, mais également hérésie symbolique. Les bonnes parcelles ont un statut patrimonial particulier : *"les bonnes terres sont encore imprégnées de la sueur des ancêtres. Dès lors, les extensifier reviendrait à nier le travail séculaire des anciens, à nier sa propre filiation d'éleveur"*. L'objectif de biodiversité n'entre pas dans le système de références de l'agriculteur, il n'a pas de sens pour lui.

Si Mieville-Ott, à partir de ses enquêtes, affirme qu'aucun agriculteur n'effectue des choix sur son exploitation en référence explicite à des valeurs écologiques, elle mentionne cependant avoir rencontré des agriculteurs plus sensibles que d'autres au discours de la protection de la nature. Ceux-ci ont intégré dans leurs pratiques des valeurs qui dépassent le cadre de référence agricole strict : ils considèrent que les espaces marginaux (pentes, zones sèches, humides, souvent plus ou moins recouvertes de buissons) ont une certaine utilité. Utilité écologique, pour les oiseaux, les belettes qui mangent les campagnols, mais aussi parfois utilité agronomique, pour le bien-être des animaux d'élevage. Enfin, on peut reconnaître une certaine beauté à ces espaces. Mais si sur le terrain, logique agricole et logique écologique peuvent parfois se rencontrer, se pose de manière aiguë le problème du dialogue et de la négociation : ces agriculteurs ouverts à des logiques écologiques restent très peu nombreux, se sont souvent des femmes, et pour autant ils/elles ne sont pas prêts à se laisser dicter par les environnementalistes ce qu'ils doivent faire et où ils doivent le faire.

Adoption et adaptation des mesures agro-environnementales dans le Sud-est de l'Angleterre

Dans le sud-est de l'Angleterre, Nigel Walford (2002, 2003) analyse les stratégies d'adoption et d'adaptation des politiques agro-environnementales par les agriculteurs. Il s'intéresse plus particulièrement à des agriculteurs engagés dans une logique commerciale et ayant de grandes exploitations. Il situe son analyse en référence à un changement supposé de paradigme en matière de vision de l'agriculture auquel contribueraient de façon structurante les réformes de la politique agricole commune : le passage d'un paradigme productiviste à une ère post-productiviste.

Dans un premier temps, l'auteur caractérise le profil des agriculteurs s'engageant dans les mesures volontaires. Ceux-ci sont, dans cette zone d'étude, les agriculteurs ayant les exploitations les plus grandes, ils sont le plus souvent propriétaires de leur foncier, plus jeunes et plus dynamiques que les non-contractants. Il confirme ainsi les conclusions de Morris et Potter (1995) qui ont également montré que les contractants sont des agriculteurs plus jeunes avec des exploitations plus grandes et en croissance. Du point de vue des motivations des contractants, Walford insiste sur leur caractère pragmatique : s'il y a pour beaucoup un intérêt authentique dans la conservation et l'environnement, l'intérêt économique de la contractualisation et le fait que la mise en œuvre des mesures puisse être compatible avec la logique productive de l'agriculteur sont essentiels.

Dans un second temps, Walford s'intéresse aux mesures obligatoires concernant le gel des terres. Il regarde comment les agriculteurs mobilisent la mise en jachère obligatoire de certaines parcelles comme un outil de gestion mis au service de leur logique productive. Il observe trois formes principales de mobilisation du gel des terres comme outil permettant au final d'augmenter les rendements des cultures : l'utilisation d'une jachère avant un blé pour en augmenter le rendement ; le retrait de parcelles peu productives ; la jachère facilite l'application d'un herbicide sur les mauvaises herbes. Le gel des terres devient ainsi un promoteur inattendu du productivisme.

Les travaux de Walford ont certes un caractère local, mais ils illustrent trois conclusions essentielles :

- La diversité des modes d'adaptation des mesures agro-environnementales par les agriculteurs pour les mettre au service de leurs propres logiques au risque de les détourner des objectifs pour lesquels elles avaient été conçues par les politiques publiques.
- Les mesures obligatoires engendrent tout particulièrement des comportements adaptatifs des agriculteurs ayant pour effet de détourner les finalités des politiques et de promouvoir le productivisme agricole. Au contraire, les mesures volontaires peuvent contribuer à faire s'exprimer dans les pratiques agricoles des motivations conservationnistes qui autrement seraient restées latentes chez beaucoup d'agriculteurs, même s'ils raisonnent leur implication de façon à en minimiser les conséquences sur leurs pratiques.
- Chez les agriculteurs, la référence au paradigme productiviste reste profonde. On ne peut pas considérer que nous sommes entrés dans une ère post-productiviste ; au contraire, les processus de concentration des moyens de production, d'intensification et de spécialisation des exploitations persistent. Pour beaucoup des agriculteurs de son enquête, la production de biens environnementaux n'est pas considérée comme une activité respectable pour de "bons agriculteurs".

Walford insiste sur le besoin de ne pas envisager les politiques en faveur de l'environnement dans une perspective d'ajustement temporaire des comportements des agriculteurs. Le succès de ces politiques dépend du développement d'une nouvelle culture qui ne serait plus fondée seulement sur un objectif d'augmentation de la production agricole. La prise en compte d'une éthique et d'une logique environnementale par les agriculteurs suppose des transformations culturelles profondes qui permettraient de redéfinir aux yeux des agriculteurs ce qu'est un bon agriculteur (cf. dans le Chapitre 3 la section consacrée aux facteurs sociologiques). De ce point de vue, Walford constate le relatif échec des mesures même volontaires ; si elles se traduisent par un taux important de contractualisation, en particulier chez les agriculteurs sensibilisés aux questions d'environnement, pour autant elles ne contribuent pas à l'évolution des valeurs de référence du productivisme.

L'insertion de contrats de préservation de la biodiversité dans les exploitations des Alpes du Nord françaises

Dans les Alpes du Nord, Thevenet et al (2006) ont analysé l'insertion dans les exploitations agricoles de contrats visant la préservation de la biodiversité. Sur un échantillon de 19 exploitations, différents points de vue ont été abordés : profils sociaux et motivations des signataires, conduite technique de l'exploitation, organisation du travail.

Tout d'abord, les signataires ne sont pas n'importe quels agriculteurs : ils ont tous des contacts nombreux en dehors de leur exploitation. Certains ont eu des expériences antérieures hors de l'agriculture, d'autres sont fortement insérés aux plans local ou professionnel, d'autres encore exercent des activités les mettant en contact avec des non agriculteurs (vente directe, agritourisme, pluriactivité...). Ceci explique peut-être une sensibilité plus forte, une réceptivité aux attentes, notamment environnementales, portées par les autres acteurs de la société. La plupart de ces signataires affichent d'abord une motivation financière, mais celle-ci est très fréquemment associée à des motivations d'un autre ordre : le contrat est le signe d'une reconnaissance de leur travail d'entretien et de préservation de l'espace.

En matière d'organisation technique, les agriculteurs signataires adoptent parfois d'importants changements dans la façon de conduire leur exploitation. Allant au-delà de la seule mise en œuvre d'un contrat sur une parcelle, souvent ils internalisent ce contrat dans un projet d'exploitation plus global associant dimensions économique, technique, sociale mais aussi environnementale. Ainsi beaucoup d'agriculteurs ne s'engagent pas que sur des parcelles marginales, de petite taille et de qualité médiocre. Dans la majorité des situations, les surfaces concernées représentent 5 à 15% de la surface de fauche ou de pâture. Ceci se traduit souvent par des changements importants dans les modes d'utilisation de ces parcelles et parfois dans l'organisation de l'ensemble du système fourrager : des parcelles passent de fauche à pâture, ou l'inverse, d'autres destinées à la production de foin pour les vaches laitières sont récoltées aujourd'hui pour les génisses, il peut y avoir prise en pension de brebis pour augmenter la pression de pâture sur des zones débroussaillées...

Dans des cas rares, l'agriculteur reste extérieur à ce contrat : il ne reconnaît pas la légitimité de sa finalité, considère le cahier des charges comme inadapté aux objectifs ou encore est confronté à des difficultés importantes de mise en œuvre technique. Enfin, dans la grande majorité des situations (13 sur 19), les agriculteurs ont intégré le contrat dans une nouvelle cohérence d'exploitation et lui ont donné du sens par rapport à leur métier : intégré dans le système d'exploitation (tant au niveau des pratiques que de l'organisation du travail), aboutissant parfois à des réaménagements avantageux, le contrat donne un sens nouveau au métier, une légitimité supplémentaire et s'inscrit ainsi dans l'éthique professionnelle de l'agriculteur. **De ce qui est présenté comme une contrainte, la majorité des exploitants enquêtés en ont ainsi fait un atout.**

Références bibliographiques citées dans le chapitre 4

- Albrecht M., Duelli P., Muller C., Kleijn D., Schmid B. (2007a). The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *Journal of Applied Ecology* 44(4): 813-822.
- Albrecht M., Duelli P., Schmid B., Muller C.B. (2007b). Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* 76(5): 1015-1025.
- Alliance Environnement, Groupement Européen d'Intérêt Economique (2007). Evaluation of the application of cross compliance as foreseen under Regulation 1782/2003. Part I: Descriptive Report. , Institute for European Environmental Policy (IEEP), Oréade-Brèche Sarl: 198 p.
http://ec.europa.eu/agriculture/eval/reports/cross_compliance/index_en.htm
- Alvarez N., Garine E., Khasah C., Dounias E., Hossaert-McKey M., McKey D. (2005). 'Farmers' practices, metapopulation dynamics, and conservation of agricultural biodiversity on-farm: a case study of sorghum among the Duupa in sub-sahelian Cameroon. *Biological Conservation* 121(4): 533-543.
- Anonyme (1994). Protection de l'environnement. De la contrainte au contrat, 90. *Congrès des notaires de France*, Nantes, Crédit Foncier de France: T I, 902 p., T II, 532 p.
- Anton A. (2007). Land use indicators in life cycle assessment. Case study :the environment impact of mediterranean greenhouses. *Journal of cleaner production* 15(5): 432-438.
- Aschwanden J., Birrer S., Jenni L. (2005). Are ecological compensation areas attractive hunting sites for common kestrels (*Falco tinnunculus*) and long-eared owls (*Asio otus*)? *Journal of Ornithology* 146(3): 279-286.
- Aschwanden J., Holzgang O., Jenni L. (2007). Importance of ecological compensation areas for small mammals in intensively farmed areas. *Wildlife Biology* 13(2): 150-158.
- Aviron S., Nitsch H., Jeanneret P., Buholzer S., Luka H., Pfiffner L., Pozzi S., Schüpbach B., Walter T., Herzog F. (2008). Ecological cross compliance promotes farmland biodiversity in Switzerland. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: DOI: 10.1890/070197.
- Balmford A., Green R.E., Scharlemann J., Jörn P.W. (2005). Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. *Global Change Biology* 11(10): 1594-1605.
- Barbraud C., Mathevet R. (2000). Is commercial reed harvesting compatible with breeding purple herons *Ardea purpurea* in the Camargue, southern France? *Environmental Conservation* 27(4): 334-340
- Barthe Y. (2005). Discuter des choix techniques. *Projet* 284: 80-84.
- Bartram H., Perkins A. (2003). The biodiversity benefits of organic farming, *Organic agriculture: sustainability, markets and policies. OECD workshop on organic agriculture*, Washington, D.C., USA, 23-26 September 2002: 77-93.
- Batie S.S., Sappington A.G. (1986). Cross-compliance as a soil conservation strategy: A case study. 68(4), . *American Journal of Agricultural Economics* 68(4): 880-885.
- Bellivier F., Noiville C. (2006). Contrats et vivant, Paris ?, LGDJ, col. Traité des contrats, 320 p.
- Bengtsson J., Ahnstrom J., Weibull A.C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42(2): 261-269.
- Bérard L., Beucherie O., Fauvet M., Marchenay P., Monticelli C. (2000). Les facteurs historiques, culturels, économiques et environnementaux dans la délimitation des zones IGP, *The socio-economics of origin labelled products in agri-food supply chains : spatial, institutional and co-ordination aspects*, 67. EAAE Seminar, Le Mans, France, 1999/10/28-30, Actes et Communications, 17(2), Sylvander B. et al., eds., Inra Editions: 163-176.
- Bérard L., Marchenay P. (2004). Les produits de terroir. Entre cultures et règlements, Cnrs Editions, Paris, 232 p.
- Berger G., Kaechele H., Pfeffer H. (2006). The greening of the European common agricultural policy by linking the European-wide obligation of set-aside with voluntary agri-environmental measures on a regional scale. *Environmental Science & Policy* 9(6): 509-524.
- Beurier J.P. (1996). Le droit de la biodiversité. *Revue Juridique de l'Environnement* 1-2: 5 -28.
- Billet P. (2005). L'évaluation des incidences de certains plans et programmes sur l'environnement. *Jurisprudence constitutionnelle JCP A* 24: 931-932.
- Billeter R., Liira J., Bailey D., Bugter R., Arens P., Augenstein I., Aviron S., Baudry J., Bukacek R., Burel F., Cerny M., De Blust G., De Cock R., Diekötter T., Dietz H., Dirksen J., Dormann C., Durka W., Frenzel M., Hamersky R., Hendrickx F., Herzog F., Klotz S., Koolstra B., Lausch A., Le Coeur D., Maelfait J.P., Opdam P., Roubalova M., Schermann A., Schermann N., Schmidt T., Schweiger O., Smulders M.J.M., Speelmans M., Simova P., Verboom J., van Wingerden W.K.R.E., Zobel M. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45(1): 141-150.
- Birrer S., Spiess M., Herzog F., Jenny M., Kohli L., Lugin B. (2007). The Swiss agri-environment scheme promotes farmland birds: but only moderately. *Journal of Ornithology* 148(Suppl 2): S295-S303.
- Bjorklund J., Limburg K.E., Rydberg T. (1999). Impact of production intensity on the ability of the agricultural landscape to generate ecosystem services: an example from Sweden. *Ecological Economics* 29(2): 269-291.
- Bodiguel L. (2003). Multifonctionnalité de l'agriculture et dispositifs agro-environnementaux: interrogations sur l'efficacité de la norme. *Revue de Droit Rural* 317: 606-612.

- Bodiguel L. (2007). Le règlement communautaire relatif au développement rural et son application en France. *Revue de Droit Rural* 358(déc. 2007): 20-31.
- Bonnieux F. (2005). Consolidated report on case studies, specific targeted research project, sixth framework program priority, : 58 p.
- Bonnieux F., Dupraz P. (2007). La conditionnalité environnementale : une efficacité économique limitée par la diversité de l'agriculture. In *Conservation de la biodiversité et politique agricole commune de l'Union Européenne*, (Doussan I., Dubois J., eds.), Monde Européen et International, Centre d'études et de recherches internationales et communautaires (CERIC), La documentation Française, Université Aix Marseille: 300 p.
- Bontems P. (2008). Mise en œuvre et acceptabilité des politiques contractuelles agro-environnementales, Rapport Final Programme S3E 2004, Medad: 40 p.
http://www.ecologie.gouv.fr/IMG/pdf/RF_BONTEMS.pdf
- Boody G., Vondracek B., Andow D.A., Krinke M., Westra J., Zimmerman J., Welle P. (2005). Multifunctional Agriculture in the United States. *BioScience* 55(1): 27-38.
- Born C.H., De Sadeleer N. (2004). Droit international et communautaire de la biodiversité, Dalloz, Paris, 780 p.
- Born H.B. (2007). Biodiversité et PAC : vers une agriculture européenne durable. In *Conservation de la biodiversité et politique agricole commune de l'Union Européenne*, (Doussan I., Dubois J., eds.), Monde Européen et International, Centre d'études et de recherches internationales et communautaires (CERIC), La documentation Française, Université Aix Marseille: 300 p.
- Bourg D., Buclet N. (2005). L'économie de fonctionnalité. Changer la consommation dans le sens du développement durable. *Futuribles* 313(novembre): 27-37.
- Bradbury R.B., Allen D.S. (2003). Evaluation of the impact of the pilot UK Arable Stewardship Scheme on breeding and wintering birds. *Bird Study* 50: 131-141.
- Bradbury R.B., Browne S.J., Stevens D.K., Aebischer N.J. (2004). Five-year evaluation of the impact of the Arable Stewardship Pilot Scheme on birds. *Ibis* 146: 171-180.
- Bräuer I., Müssner R., Marsden K., Oosterhuis F., Rayment M., Miller C., Dodoková A. (2006). The Use of Market Incentives to Preserve Biodiversity : Final Report, A project under the Framework contract for economic analysis, Ecologic, ENV.G.1/FRA/2004/0081: 51 p.
<http://ec.europa.eu/environment/enveco/others/pdf/mbi.pdf>
- Bretagnolle V. (2004). Prairies et cultures fourragères : Quels enjeux pour les oiseaux dans les milieux céréaliers intensifs ? *Fourrages* 178: 171-178.
- Bretagnolle V. (2006). Evaluation des surfaces et durées de rotation optimales par modélisation, et validation expérimentale par des mesures agri-environnementales, DIVA "Action Publique, Agriculture & Biodiversité", Rennes, 2006/10/23-25, MEDD: 45-52.
- Bretagnolle V., Houte S. (2005). Enjeux de biodiversité en céréaliculture intensive : diagnostic, actions et perspectives pour les oiseaux de plaine, *Agriculture et Biodiversité: s'accorder sur des actions concrètes* séance du 23/03/05, Décamps H., ed., Académie d'Agriculture de France: 3-12.
- Briemle G. (2005). Effects of a grassland minimum care in accordance with "cross-compliance". *Berichte Über Landwirtschaft* 83(3): 376-387.
- Bro E., Mayot P., Corda E., Reitz F. (2004). Impact of habitat management on grey partridge populations: assessing wildlife cover using a multisite BACI experiment. *Journal of Applied Ecology* 41(5): 846-857.
- Brouwer R., Slangen L.H.G. (1998). Contingent valuation of the public benefits of agricultural wildlife management: The case of Dutch peat meadow land. *European Review of Agricultural Economics* 25(1): 53-72.
- Brunstad R.J., Gaasland I., Vårdal E. (1995). Agriculture as a provider of public goods: a case study for Norway *Agricultural Economics* 13(1): 39-49.
- Bugaud C. (2001). Influence de la nature des pâturage sur les caractéristiques de texture et de flaveur des fromages : cas des fromages d'Abondance. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 120 p.
- Bugaud C., Buchin S., Hauwuy A., Coulon J.B. (2002). Texture et flaveur du fromage selon la nature du pâturage : cas du fromages d'Abondance. *INRA Productions animales* 15(1): 31-36.
- Burgess J., Clark J., Harrison C.M. (2000). Knowledges in action: an actor network analysis of a wetland agri-environment scheme. *Ecological Economics* 35(1): 119-132.
- Byfield A.J., Wilson P.J. (2005). Important Arable Plant Areas: identifying priority sites for arable plant conservation in the United Kingdom, Plantlife International: 23 p.
<http://www.arableplants.org.uk/assets/IAPA/Important-Arable-Plant-%20Areas.pdf>
- Callon M., Lascoumes P., Barthes Y. (2001). Agir dans un monde incertain. Essai sur la démocratie technique, La couleur des idées, Seuil, Paris, 357 p.
- Camproux-Duffrene M.P., Martin G. (2008). Les unités de biodiversité, questions de principe et problèmes de mise en œuvre, *Biodiversité et évolution du droit de la protection de la nature : réflexion prospective*, Paris, 2008/05/22.
- Caraveli H. (2000). A comparative analysis on intensification and extensification in mediterranean agriculture: dilemmas for LFAs policy. *Journal of Rural Studies* 16(2): 231-242.
- Casabianca F., Sylvander B., Noël Y., Béranger C., Coulon J.B., Roncin F. (2005). Terroir et Typicité : deux concepts-clés des Appellations d'Origine Contrôlée. Essai de définitions scientifiques et opérationnelles, *Symposium National du Programme de Recherche Pour et Sur le Développement Régional (PSDR)*, Lyon, 2005/03/09-11.

- Caudal S. (2001). Désordre dans la codification de la fiscalité de l'environnement. *Droit de l'environnement* 92: 228-231.
- Clark R.T., Raitt D.D., Ervin D.E., Heffernan W.D., Green G.P. (1986). Cross compliance for erosion control: anticipating efficiency and distributive impacts: Comment; Reply. *American Journal of Agricultural Economics* 68(4): 1013-1015; 1016-1017
- Clayton H. (2005). Market incentives for biodiversity conservation in a saline affected landscape. , , 49. *annual congress of the Australian agricultural and resource economics society*: 35 pages.
- Cnasea (2004). Evaluation à mi-parcours portant sur l'application en France du règlement CE n°1257/1999 du Conseil, concernant le soutien au développement rural, Soutien à l'agroenvironnement, Paris, ASca, Chapitre VI: 224 p.
- Cobb D., Feber R., Hopkins A., Stockdale L., O'Riordan T., Clements B., Firbank L., Goulding K., Jarvis S., Macdonald D. (1999). Integrating the environmental and economic consequences of converting to organic agriculture: evidence from a case study. *Land Use Policy* 16(4): 207-221.
- Commission des communautés européennes (2006). Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà - Préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain: 17 p.
<http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=COM:2006:0216:FIN:FR:PDF>
- Cooper A., McCann T., Meharg M.J. (2003). Sampling broad habitat change to assess biodiversity conservation action in Northern Ireland. *Journal of Environmental Management* 67(3): 283-290.
- Costanza R., Arge R.d., Groot R.d., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Belt M.v.d. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387(6630): 253-260.
- Couturier I. (2003). La multifonctionnalité et la notion de produit agricole. *Revue de Droit Rural* 317: 601-605.
- Crevel S. (2007). Le régime du bail environnemental. *Revue de Droit Rural* 352: 134.
- Critchley C.N.R., Allen D.S., Fowbert J.A., Mole A.C., Gundrey A.L. (2004). Habitat establishment on arable land: assessment of an agri-environment scheme in England, UK. *Biological Conservation* 119(4): 429-442.
- Daily G.C., Söderqvist T., Aniyar S., Arrow K., Dasgupta P., Ehrlich P.R., Folke C., Jansson A., Jansson B.-O., Kautsky N., Levin S., Lubchenco J., Mäler K.-G., Simpson D., Starrett D., Tilman D., Walker B. (2003). The value of nature and the nature of value. *Sciences* 289(5478): 395 - 396.
- Darnhofer I., Schneeberger W. (2007). Impacts of voluntary agri-environmental measures on Austria's agriculture. *International Journal of Agricultural Resources, Governance and Ecology* 6(3): 360-377.
- Darnhofer I., Schneeberger W., Freyer B. (2005). Converting or not converting to organic farming in Austria. Farmer types and their rationale. *Agriculture and Human Values* 22(1): 39-52.
- Davies B.B., Hodge I.D. (2006). Farmers' preferences for new environmental policy instruments: determining the acceptability of cross compliance for biodiversity benefits. *Journal of Agricultural Economics* 57(3): 393-414.
- de Klemm C. (2001). Un siècle de droit international de protection de la nature. In Genèse du droit de l'environnement, Vol. 1, Fondements et enjeux internationaux, (Cornu M., Fromageau J., eds.), col. Droit du patrimoine culturel et naturel, L'Harmattan, Paris: 97.
- de Snoo G.R., van de Ven G.W.J. (1999). Environmental themes on ecolabels. *Landscape and Urban Planning* 46(1-3): 179-184.
- del Rey Bouchentouf M.J. (2004). Les biens naturels. Un nouveau droit objectif : le droit des biens spéciaux. *Recueil Dalloz* 23: 1615-1619.
- Delhoste M.F. (2006). La théorie du bilan et la protection de l'environnement. *Revue Française de Droit administratif* 5: 990-999.
- Deverre C., Fortier A., Alphandéry P., Lefebvre C. (2007). Les scènes locales de la biodiversité: la construction du réseau Natura 2000 en France. *Façsade* 26: 4 p.
- Di Falco S., Smale M., Perrings C. (2007). The role of agricultural cooperatives in sustaining wheat diversity and productivity: the case of southern Italy. *Environmental and Resource Economics*: 14 p.
- Dinehart S.J., Ervin D.E., Heffernan W.D., Green G.P. (1986). Cross-compliance for erosion control: anticipating efficiency and distributive impacts: comment; Reply. *American Journal of Agricultural Economics* 68(2): 349-350; 351-352
- Dollacker A. (2006). Conserving biodiversity alongside agricultural profitability through integrated R&D approaches and responsible use of crop protection products. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer* 59(1): 117-134.
- Doussan I. (2002). Activité agricole et droit de l'environnement : l'impossible conciliation ?, col. Logiques juridiques, L'Harmattan, Paris, 485 p.
- Doussan I. (2006). La protection de l'environnement dans la loi d'orientation agricole de janvier 2006 : un bilan mitigé. *Revue Juridique de l'Environnement* 4: 387.
- Doussan I. (2008 à paraître). La multifonctionnalité agricole, objet de confrontation entre le droit de l'environnement et le droit de la concurrence. In La multifonctionnalité de l'agriculture. Une dialectique entre marché et identité, (Barthélémy D., ed.), Editions Quae.
- Doussan I., Dubois J. Eds (2007). Conservation de la biodiversité et politique agricole commune de l'UE, col. Monde européen et international, La Documentation Française, Paris, 347 p.
- Dubois J. (2007). Des premières MAE à la fin des CAD : vingt ans de contractualisation agricole en faveur de la biodiversité. In Conservation de la biodiversité et politique agricole commune de l'Union Européenne, (Doussan I., Dubois J., eds.), Monde Européen et International, Centre d'études et de recherches internationales et communautaires (CERIC), La documentation Française, Université Aix Marseille: 300 p.

- Duchev Z., Distl O., Groeneveld E. (2006). Early warning system for loss of diversity in European livestock breeds. *Archiv Fur Tierzucht-Archives of Animal Breeding* 49(6): 521-531.
- Duelli P., Obrist M.K. (2003). Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(1-3): 87-98.
- Dupraz P., Latouche K., Turpin N. (2007). Programme agri-environnementaux en présence d'effets seuil. *Cahier d'Economie et de Sociologie Rurale* 82-83: 4-32.
- Dupraz P., Vanslebrouck I., Bonnieux F., Huylenbroeck G. (2002). Farmer's participation in European agro-environmental policies, 10. *Congress of the European Association of Agricultural Economics*, Saragoza, 2002/08/28-31: 14 p.
- Dupraz P., Vermersch D., de Frahan B.H., Delvaux L. (2003). The Environmental Supply of Farm Households. *Environmental and Resource Economics* 25(2): 171-189.
- Edelman B., Hermitte M.A. (1988). L'homme, la nature et le droit, Christian Bourgois, Paris, 391 p.
- Ervin D.E., Heffernan W.D., Green G.P. (1984). Cross-compliance for erosion control: anticipating efficiency and distributive impacts. *American Journal of Agricultural Economics* 66(3): 273-278
- European Commission (2005). Agri-environment measures: overview on general principles, types of measures, and application, Bruxelles, European Commission, Directorate General for Agriculture and Rural Development, Unit G-4 - Evaluation of Measures applied to Agriculture: 24 p.
http://ec.europa.eu/agriculture/publi/reports/agrienv/rep_en.pdf
- Falconer K., Whitby M. (2000). Untangling red tape: scheme administration and the invisible costs of European agri-environmental policy. *European Environment* 10(4): 193 - 203.
- Feagan R. (2007). The place of food: mapping out the local in local food system. *Progress in human geography* 31(1): 23-42.
- Feehan J., Gillmor D.A., Culleton N. (2005). Effects of an agri-environment scheme on farmland biodiversity in Ireland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107(2-3): 275-286.
- Firbank L.G. (2005). Striking a new balance between agricultural production and biodiversity. *Annals of Applied Biology* 146(2): 163-175.
- Fleury P. (1996). Les différentes composantes de la biodiversité dans les prairies. Exemples dans les Alpes du Nord françaises. *Acta botanica gallica* 143(4-5): 291-298.
- Fleury P. (2005). Biodiversité : atout et/ou contrainte de développement pour l'agriculture des Alpes du Nord, *Communication Académie d'Agriculture de France*, séance du 23 mars 2005, 23 mars 2005: 9 p.
- Fleury P., Petit S., Larrère C., Dobremez L. (2006). Biodiversité : atout et/ou contrainte de développement pour l'agriculture des Alpes du Nord ?, *colloque de restitution des résultats du programme DIVA "action publique, agriculture et biodiversité"*, Rennes, 2006/10/23-25: 59-66
- Franckx L. (2005). Environmental enforcement with endogenous ambiently monitoring. *Environmental and resource economics* 30: 195-220.
- Fuller R.J., Norton L.R., Feber R.E., Johnson P.J., Chamberlain D.E., Joys A.C., Mathews F., Stuart R.C., Townsend M.C., Manley W.J., Wolfe M.S., Macdonald D.W., Firbank L.G. (2005). Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biological Letters* 1(4): 431-434.
- Gaonac'h A., Leroux E. (2002). Le droit de l'eau et son inapplication dans le monde agricole. *Revue de Droit Rural* 302: 212-218.
- Gerowitt B., Isselstein J., Marggraf R. (2003). Towards multifunctional agriculture - weeds as ecological goods? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98(3): 227-235.
- Gilardeau J.M. (1992). De l'agriculture à l'environnement: contrats, initiatives privées. *JCP N* 45/46: 335-347
- Gilardeau J.M. (1994). Agriculture et environnement. *Les Petites Affiches* 50: 12.
- Gilg A.W., Battershill M.R.J. (1997). Farmer reaction to agrienvironment schemes: a study of participants in south-west England and the implications for research and policy development. In *Agricultural restructuring and sustainability: a geographical perspective*, (Ilbery B. et al., eds.), CAB International, Wallingford: 253-265.
- Giraudel C. (2000). La protection conventionnelle des espaces naturels. Etude de droit comparé de l'environnement, PULIM, Limoges, 559 p.
- Glachant M., Lévêque F. (1993). L'enjeu des ressources génétiques végétales : aspects scientifiques, écologiques et économiques, Les Editions de l'Environnement, Paris, 209 p.
- Goldman R.L., Thompson B.H., Dauily G.V. (2007). Institutional incentives for managing the landscape: Inducing cooperation for the production of ecosystem services. *Ecological Economics* 64(2): 333-343
- Green R.E., Cornell S.J., Scharlemann J.P.W., Balmford A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science* 307(5709): 550-555.
- Gren I.M. (2004). Uniform or discriminating payments for environmental production on arable land under asymmetric information. *European Review of Agricultural Economics* 31(1): 61-76.
- Griffon M. (2006). Nourrir la planète, Odile Jacob, Paris, 464 p.
- Groeneveld R., Smits M.J. (2006). Transaction costs in agrobiodiversity policy: an analysis of solutions in The Netherlands and England, Rapport - Landbouw-Economisch Instituut (LEI), Bulletin; No.3.06.04.
- Gurr G.M., Wratten S.D., Luna J.M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4(2): 107-116.
- Hackl F., Halla M., Pruckner G.J. (2007). Local compensation payments for agri-environmental externalities: a panel data analysis of bargaining outcomes. *European review of Agricultural Economics* 34(3): 295-320.
- Hallwood P. (2006). Contractual difficulties in environmental management : the case of wetland mitigation banking. *Ecological Economics* 63(2-3): 446-451.
- Hardin G. (1968). The tragedy of the commons. *Science* 162(3859): 1243-1248.

- Haumont F. (2007). Coût et emprise foncière des compensations environnementales. *Études foncières (ADEF)* 125: 17-19.
- Hazell P., Wood S. (2000). From science to technology adoption: the role of policy research in improving natural resource management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 82(1-3): 385-393.
- Heinz I. (2002). Co-operative agreements to improve efficiency and effectiveness of policy targets. In *Nature and agriculture in the European Union: new perspectives on policies that shape the European countryside*, (Brouwer F.M., van der Straaten J., eds.), Edward Elgar: 233-251.
- Henle K., Alard D., Clitherow J., Cobb P., Firbank L., Kull T., McCracken D., Moritz R.F.A., Niemela J., Rebane M., Wascher D., Watt A., Young J. (2008). Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe - A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124(1-2): 60-71.
- Henry F., et al. (2007). Innovation scientifique, technique et institutionnelle pour un développement plus durable, Note pour le groupe Biodiversité du Grenelle de l'environnement: 13 p.
- Hermitte M.A. (1988). Le concept de diversité biologique et la création d'un statut de la nature. In *L'homme, la nature et le droit*, (Edelman B., Hermitte M.A., eds.), Christian Bourgois ed., Paris: 238.
- Hermitte M.A. (2007). La convention sur la diversité biologique a 15 ans. *AFDI*: 351-390.
- Hermitte M.A., David V. (2000). Evaluation des risques et principe de précaution. *Les Petites Affiches* 239.
- Hermitte M.A., Kahn P. (2004). Les ressources génétiques végétales et le droit dans les rapports Nord – Sud, Bruylant, Bruxelles, 326 p.
- Hermon C. (2002). La politique de lutte contre les nitrates d'origine agricole. Histoire d'un échec renouvelé. *Revue de Droit Rural* 306: 494-511.
- Hernandez-Zakine C. (1998). De l'affichage au droit, l'analyse juridique des contrats agri-environnementaux. *Revue de Droit Rural* 263: 275-282.
- Herzog F., Steiner B., Bailey D., Baudry J., Billeter R., Bukacek R., de Blust G., de Cock R., Dirksen J., Dormann C.F., de Filippi R., Frossard E., Liira J., Schmidt T., Stockli R., Thenail C., van Wingerden W., Bugter R. (2006). Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy* 24(2): 165-181.
- Herzog F., Walter T. (2005). Évaluation des mesures écologiques : domaine biodiversité, Les cahiers de la FAL 56, Zürich, Agroscope Reckenholz-Tänikon ART, 208 p.
- Herzon I., Mikk M. (2007). Farmers' perceptions of biodiversity and their willingness to enhance it through agri-environment schemes: A comparative study from Estonia and Finland. *Journal for Nature Conservation* 15(1): 10-25.
- Hoag D.L., Holloway H.A. (1991). Farm Production Decisions under Cross and Conservation Compliance. *American Journal of Agricultural Economics* 73(1): 184-93.
- Hodgson J.G., Montserrat-Marti G., Tallwin J., Thompson K., Diaz S., Cabido M., Grime J.P., Wilson P.J., Band S.R., Bogard A., Cabido R., Caceres D., Castro-Díez P., Ferrer C., Maestro-Martínez M., Perez-Rontome M.C., Charles M., Cornelissen J.H.C., Dabbert S., Perez-Harguindeguy N., Krimly T., Sijtsma F.J., Strijker D., Vendramini F., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Romo-Díez A., de Torres Espuny L., Villar-Salvador P., Zak M.R. (2005). How much will it cost to save grassland diversity? *Biological Conservation* 122(2): 263-273.
- Hole D.G., Perkins A.J., Wilson J.D., Alexander I.H., Grice F., Evans A.D. (2005). Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122(1): 113-130.
- Holford B., House S. (2004). Impact assessment of rural development programmes in view of post 2006 rural development policy, Final Report, DG Agriculture: 156 p.
http://ec.europa.eu/agriculture/eval/reports/rdimpact/fullrep_en.pdf
- Holzkamper A., Seppelt R. (2007). Evaluating cost effectiveness management actions in an agricultural landscape on a regional scale. *Biological Conservation* 136(1): 117-127.
- Holtschuh A., Steffan-Dewenter I., Kleijn D., Tschamntke T. (2007). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 41-49.
- Hopkins A., Wilkins R.J. (2006). Temperate grassland: key developments in the last century and future perspectives. *Journal of Agricultural Science* 144: 503-523.
- Hostiou R. (2006). La théorie du bilan à l'épreuve des atteintes à l'environnement et à la propriété privée. *Actualités de Droit Administratif Français* 11: 604-607.
- Hounsborne B., Edwards R.T., Edwards-Jones G. (2006). A note on the effect of farmer mental health on adoption: the case of agri-environment schemes. *Agricultural Systems* 91(3): 229-241.
- Hueth D.L. (1995). The use of subsidies to achieve efficient resource allocation in upland watersheds, Working paper ENV1, Inter american development bank, environment division, 31 p.
- Insserguet-Brisset V. (2006). Droit de l'environnement, PUR, Rennes, 292 p.
- Jackson L.E., Pascual U., Hodgkin T. (2007). Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 196-210.
- Jeanneret P., Schupbach B., Pfiffner L., Herzog F., Walter T. (2003). The Swiss agri-environmental programme and its effects on selected biodiversity indicators. *Journal for Nature Conservation* 11(3): 213-220.
- Jones J. (2006). A case study based assessment of the financial impact of agri-environment scheme participation: pre- and post-decoupling. *Journal of Farm Management* 12(8): 477-498.
- Kallas Z., Gomez-Limon J.A., Barreiro Hurlé J. (2007). Decomposing the value of agricultural multifunctionality: combining contingent valuation and the analytical hierarchy process. *Journal of Agricultural Economics* 58(2): 218-241.

- Kampmann D., Herzog F., Jeanneret P., Konold W., Peter M., Walter T., Wildi O., Lüscher A. (2008). Mountain grassland biodiversity: Impact of site conditions versus management type. *Journal for Nature Conservation* 16(1): 12-25.
- Khephaliakos C., Ridier A. (2007). Mise en oeuvre de la conditionnalité des aides dans le cadre de la PAC 2003, une approche par les coûts de transaction et de production, Rapport fin de contrat, programme S3E: 47 p. http://www.ecologie.gouv.fr/IMG/pdf/RF_KEPHALIACOS.pdf
- Kirwan L., Luscher A., Sebastia M.T., Finn J.A., Collins R.P., Porqueddu C., Helgadottir A., Baadshaug O.H., Brophy C., Coran C., Dalmannsdottir S., Delgado I., Elgersma A., Fothergill M., Frankow-Lindberg B.E., Golinski P., Grieu P., Gustavsson A.M., Hoglund M., Huguenin-Elie O., Iliadis C., Jorgensen M., Kadziulienė Z., Karyotis T., Lunnan T., Malengier M., Maltoni S., Meyer V., Nyfeler D., Nykanen-Kurki P., Parente J., Smit H.J., Thumm U., Connolly J. (2007). Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95(3): 530-539.
- Kleijn D., Baldi A. (2005). Effects of set-aside land on farmland biodiversity: Comments on Van Buskirk and Willi. *Conservation Biology* 19(3): 963-966.
- Kleijn D., Baquero R.A., Clough Y., Diaz M., De Esteban J., Fernandez F., Gabriel D., Herzog F., Holzschuh A., Johl R., Knop E., Krüess A., Marshall E.J.P., Steffan-Dewenter I., Tschamtké T., Verhulst J., West T.M., Yela J.L. (2006). Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology Letters* 9(3): 243-254.
- Kleijn D., Berendse F., Smit R., Gilissen N., Smit J., Brak B., Groeneveld R. (2004). Ecological effectiveness of agri-environment schemes in different agricultural landscapes in The Netherlands. *Conservation Biology* 18(3): 775-786.
- Kleijn D., Sutherland W.J. (2003). How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40(6): 947-969.
- Klemperer P. (2004). Auctions : theory and practices, Economics papers 2004-W9, Economics group, Nuffield College, University of Oxford: 15 p.
- Knop E., Kleijn D., Herzog F., Schmid B. (2006). Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 43(1): 120-127.
- Köhler F., Verhulst J., Knop E., Herzog F., Kleijn D. (2007). Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biological Conservation* 135(2): 302-307.
- Kramer R.A., Batie S.S. (1985). Cross compliance concepts in agricultural programs. The New Deal to the present. *Agricultural History* 59(2): 307-319.
- Kuzma J., VerHage P. (2006). Nanotechnology in agricultural and food production : anticipated applications, Project on Emerging Nanotechnologies, 4: 44 p. http://www.nanotechproject.org/process/assets/files/2706/94_pen4_agfood.pdf
- Lambert-Habib M.L. (2002). Le commerce des espèces locales : entre droit international et gestion locale, collection Logiques juridiques, L'Harmattan, Paris, 605 p.
- Lankoski J., Ollikainen M. (2003). Agri-environmental externalities: a framework for designing targeted policies. *European Review of Agricultural Economics* 30(1): 51-75.
- Larrère R., Fleury P. (2004). Malentendus, incompréhensions et accords dans la gestion de la biodiversité. *Fourrages* 179: 307-318.
- Latacz-Lohmann U. (2004). Dealing with limited information in design and evaluating agri-environmental policy, 90. EAAE Seminar Multifunctional Agriculture, Policies and Markets: Understanding the Critical Linkages, Rennes, 2004/10/28-29: 33-50.
- Latacz-Lohmann U., van der Hamsvoort C. (1997). Auctioning conservation contracts: a theoretical analysis and an application. *American Journal of Agricultural Economics* 79(2): 407-418.
- Lepart J., Marty P., Terraude J. (2007). Les mesures agri-environnementales et la biodiversité : quel bilan? In Conservation de la biodiversité et politique agricole commune de l'Union Européenne, (Doussan I., Dubois J., eds.), Monde Européen et International, Centre d'études et de recherches internationales et communautaires (CERIC), La documentation Française, Université Aix Marseille: 300 p.
- Lepoivre P., Baltus C. (1997). Incentives for the conservation of genetic diversity for agriculture. 2. Analysis of Belgian agro-environmental measures. *BASE: Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 1(3): 187-195
- Levrel H. (2006). Biodiversité et développement durable : quels indicateurs ?, Thèse de doctorat de l'EHESS, 500 p.
- Levrel H. (2007). Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité ? , Cahier de l'IFB (Weber J., ed.), 1 vols., Institut français de la biodiversité, Paris, 99.
- Liira J., Schmidt T., Aavik T., Arens P., Augenstein I.I., Bailey D., Billeter R., Bukacek R., Burel F., De Blust G., De Cock R., Dirksen J., Edwards P.J., Hamersky R., Herzog F., Klotz S., Kühn I., Le Coeur D., Miklova P., Roubalova M., Schweiger O., Smulders M.J.M., van Wingerden W.K.R.E., Bugter R., Zobel M. (2008). Plant functional group composition and large-scale species richness in the agricultural landscapes of Europe. *Journal of Vegetation Science* 19(1): 3-14.
- Llorens-Abando L., Rohner-Thielen E. (2007). Different organic farming patterns within EU-25. An overview of the current situation. *Eurostat, Statistics in focus* 89: 8 p.
- Lockie S. (2006). Networks of agri-environmental action: temporality, spatiality and identity in agricultural environments. *Sociologia Ruralis* 46(1): 22-39.
- London C. (1999). Fiscalité écologique. *Les Petites Affiches* 256 5 -14.

- MacDonald D., Crabtree J.R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Gutierrez Lazpita J., Gibon A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management* 59(1): 47-69.
- Maljean-Dubois S. (2000). Biodiversité, biotechnologies, biosécurité: le droit international désarticulé. *Journal du droit international, Clunet* 4: 949-996.
- Manchester S.J., McNally S., Treweek J.R., Sparks T.H., Mountford J.O. (1999). The cost and practicality of techniques for the reversion of arable land to lowland wet grassland - an experimental study and review. *Journal of Environmental Management* 55(2): 91-109.
- Manhoudt A.G.E., Van de Ven G.W.J., Udo de Haes H.A., de Snoo G.R. (2002). Environmental labelling in The Netherlands : a framework for integrated farming. *Journal of Environmental Management* 65(3): 269-283.
- Mann S. (2005). Different perspectives on cross-compliance. *Environmental Values* 14(4): 471-482.
- Marchenay P. (2005). Conserver vivant, savoirs et pratiques locales : une gageure. In biodiversité et savoirs naturalistes locaux en France, (Berard L., ed.), Cirad, Iddri, IFB, Inra, Paris: 91-99.
- Marshall E.J.P., West T.M., Kleijn D. (2006). Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113(1-4): 36-44.
- Matthews R., Selman P. (2006). Landscape as a focus for integrating human and environmental processes. *Journal of Agricultural Economics* 57(2): 199-212.
- McAdam J., McEvoy P., Flexen M., Hoppe G. (2005). Biodiversity monitoring and policy support in Northern Ireland. *Teirmann* 4: 15-22.
- Meynard J.M., Aggeri F., Coulon J.B., Habib R., Tillon J.P. (2006). Recherches sur la conception de systèmes agricoles innovants, Rapport à la Direction de l'INRA: 55 p. + annexes.
- Miéville-Ott V. (2000). Les éleveurs du Jura face à l'écologisation de leur métier. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* 40: 75-84.
- Miéville-Ott V. (2001). De l'ordre et de l'entretien. Les représentations paysannes de la nature et du paysage. In On achève bien les paysans, (Droz Y., Miéville-Ott V., eds.), 5, Georg, Genève: 9-101.
- Morris C. (2004). Networks of agri-environmental policy implementation: a case study of England's countryside stewardship scheme. *Land Use Policy* 21(2): 177-191.
- Morris C., Potter C. (1995). Recruiting the new conservationists: Farmers' adoption of agri-environmental schemes in the U.K. *Journal of Rural Studies* 11(1): 51-63.
- Moxey A., White B., Ozanne A. (1999). Efficient contract design for agri-environment policy. *Journal of Agricultural Economics* 50(2): 187-202.
- Muller S. (2002). Appropriate agricultural management practices required to ensure conservation and biodiversity of environmentally sensitive grassland sites designated under Natura 2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89(3): 261-266.
- Naim-Gesbert (1999). Les dimensions scientifiques du droit de l'environnement. Contribution à l'étude des rapports de la science et du droit, Bruylant, Bruxelles, 807 p.
- Nitsch H., Osterburg B. (2004). Cross compliance as instrument for agri-environmental policy. *Landbauforschung Volkenrode* 54(3): 171-185.
- Noiville C. (1997). Ressources génétiques et droit : essai sur les régimes juridiques des ressources génétiques marines, Pédone, 481 p.
- Noiville C. (2003). Du bon gouvernement des risques. Le droit et la question du risque acceptable, Les voies du droit, PUF, 235 p.
- O'Riordan T., Fairbrass J., Welp M., Stoll-Kleemann S. (2002). The politics of biodiversity in Europe. In Biodiversity, sustainability and human communities: protecting beyond the protected, Cambridge University Press, Cambridge: 115-141.
- OCDE (2003a). Agri-environmental policy measures: Overview of developments, Organisation for Economic Co-operation and Development: 31 p. <http://www.oecd.org/dataoecd/25/46/18987100.pdf>
- OCDE (2003b). Harnessing markets for biodiversity: Towards conservation and sustainable use, OCDE, 9264099220: 126 p.
- OCDE (2004). Handbook of Market Creation for biodiversity: issues in implementation, OECD, Paris, 177 p.
- Omer A., Pascual U., Russell N.P. (2007). Biodiversity conservation and productivity in intensive agricultural systems. *Journal of Agricultural Economics* 58(2): 308-329.
- Ost F. (1995). La nature hors la loi. L'écologie à l'épreuve du droit, La Découverte, Paris, 346 p.
- Ottvall R., Smith H.G. (2006). Effects of an agri-environment scheme on wader populations of coastal meadows of southern Sweden. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113(1-4): 264-271.
- Ozanne A., Hogan T., Colman D. (2001). Moral hazard, risk aversion and compliance monitoring in agri-environmental policy *European Review of Agricultural Economics* 28(3): 330-346.
- Ozanne A., White B. (2004). Hidden auction, risk aversion and variable fines in agri-environment schemes. *Australian Journal of Agricultural and Resource Economics*. 52(2): 203-212.
- Ozanne A., White B. (2007). Equivalence of input quotas and input charges under asymmetric information in agri-environmental schemes. *Journal of Agricultural Economics* 58(2): 260-268.
- Palma J.H.N., Graves A.R., Bunce R.G.H., Burgess P.J., de Filippi R., Keesman K.J., van Keulen H., Liagre F., Mayus M., Moreno G., Reisner Y., Herzog F. (2007). Modeling environmental benefits of silvoarable agroforestry in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119(3-4): 320-334.
- Panayotou T. (1994). Conservation of biodiversity and economic development: The concept of transferable development rights. *Environmental and Resource Economics* 4(1): 91-110.

- Parkhurst G., Shogren J.F., Bastian C., Kivia P., Donner J., Smith R.B.W. (2002). Agglomeration bonus: an incentive mechanism to reunite fragmented habitat for biodiversity conservation. *Ecological economics* 41(2): 305-328.
- Pascual U., Perrings C. (2007). Developing incentives and economic mechanisms for in situ biodiversity conservation in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121(3): 256-268.
- Peignot B. (1997). Le statut du fermage et l'environnement. *Revue des loyers et des fermages* 774: 84-95.
- Perrings C., et al. (2007). The Economics of biodiversity and ecosystem services, Papier à diffusion restreinte: 48 p.
- Piermont L. (2005). La biodiversité est-elle finançable ? Proposition pour financer durablement la biodiversité par les mécanismes de marché, 3. *journées de l'IFB, Biodiversité : Science et Gouvernance en Régions*, La Rochelle, 2005/12/12-14.
- Piermont L. (2006). Financement pérenne de la Biodiversité par des mécanismes de marché, Société forestière, 2006/07/06.
- Pinton F., Alphanéry P., Billaud J.P., Deverre C., Fortier A., Géniaux G. (2007). La construction du réseau Natura 2000 en France, La Documentation Française, Paris, 254 p.
- Planistat (2003). Analyse des caractéristiques socio-économiques des signataires de CTE, Rapport d'évaluation.
- Prieur M. (2003). Droit de l'environnement, 5 ed., Dalloz, Paris, 980 p.
- Pywell R.F., Warman E.A., Hulmes L., Hulmes S., Nuttall P., Sparks T.H., Critchley C.N.R., Sherwood A. (2006). Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* 129(2): 192-206.
- Randall A. (2002). Valuing the outputs of multifunctional agriculture. *European Review of Agricultural Economics* 29(3): 289-307.
- Rebillard A. (2005). Les servitudes environnementales. Thèse, Droit public, Université de La Rochelle, 529 p.
- Remond-Gouillou M., Hermitte M.A. (1990). Pour un statut juridique de la diversité biologique. *Revue Française d'Administration Publique* 53: 33-40.
- Rémy E., Alphanéry P., Billaud J.P., Bockel N., Deverre C., Fortier A., Kalaora B., Perrot N., Pinton F. (1999). La mise en directive de la nature, de la directive habitats aux prémices du réseau Natura 2000, Rapport auprès du ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement: 280 p.
- Richard A., Trommetter M. (2000). Modélisation Principal / Agents à deux périodes : Application à la mise en oeuvre des mesures agri-environnementales. *Economie et Prévision* 12: 145-155.
- Roach B., Wade W.-W. (2006). Policy Evaluation of Natural Resource Injuries Using Habitat Equivalency Analysis. *Ecological Economics* 58(2): 421-33.
- Roger P. (2004). Comment concilier production agricole et biodiversité ? quelques éclairages sur la situation en Bretagne. *Fourrages* 179: 443-446.
- Romi R. (1993). La définition des objectifs du droit de l'environnement, réflexions sur la notion de "diversité biologique". *Les Petites Affiches* 114: 1993.
- Roth T., Amrhein V., Peter B., Weber D. (2008). A Swiss agri-environment scheme effectively enhances species richness for some taxa over time. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 125: 167-172.
- Rundlof M., Smith H.G. (2006). The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1121-1127.
- Sanz G.L. (1999). Irrigated agriculture in the Guadiana river high basin (Castilla la Mancha, Spain) : environmental and socio economic impacts. *Agricultural water management* 40: 171-181.
- Sarr M., Goeschl T., Swanson T. (2008). The value of conserving genetic resources for R&D: A survey. *Ecological Economics* 67(2): 184-193.
- Scheringer J., Bergmann H., Gerowitt B., Isselstein J., Marggraf R. (2004). Grassland conservation projects: methodology of assessment, achievements and obstacles, *Land use systems in grassland dominated regions. Proceedings of the 20th General Meeting of the European Grassland Federation*, Luzern, Switzerland, 21-24 June 2004: 61-63.
- Schmitzberger I., Wrbka T., Steurer B., Aschenbrenner G., Peterseil J., Zechmeister H.G. (2005). How farming styles influence biodiversity maintenance in Austrian agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 274-290.
- Scialabba N., Hattam C. (2002). Organic agriculture, environment and foodsecurity, Environment and Natural Resources (Scialabba N., Hattam C., eds.), FAO, Rome (Italy), 258 p.
- Siebert R., Toogood M., Knierim A. (2006). Factors affecting European farmers' participation in biodiversity policies. *Sociologia Ruralis* 46(4): 318-340.
- Sinden J.A. (2004). Estimating the opportunity costs of biodiversity protection in the Brigalow Belt, New South Wales. *Journal of Environmental Management* 70(4): 351-362.
- Strijker D. (2005). Marginal land in Europe, causes of decline. *Basic and applied ecology* 6: 99-106.
- Struillou J.F. (1999). Nature juridique des MAE : adhésion volontaire à un statut ou situation contractuelle. *Revue de Droit Rural* 227: 510-518.
- Sukhdev P. (2008). The economics of ecosystems and biodiversity an interim report, European Communities: 68 p.
- Swetnam R.D., Mountford J.O., Manchester S.J., Broughton R.K. (2004). Agri-environmental schemes: their role in reversing floral decline in the Brue floodplain, Somerset, UK. *Journal of Environmental Management* 71(1): 79-93.

- Sylvander B., Barjolle D., Arfini F. (2000). The socio-economics of origin labelled products in agri-food supply chains : spatial, institutional and co-ordination aspects. 67. EAAE Seminar, Le Mans, France, 1999/10/28-30, Actes et Communications, 2(17), Inra Editions, 966 p.
- Thevenet C., Dobremez L., Fleury P., Larrère R. (2006). Insertion de contrats de préservation de la biodiversité dans des exploitations agricoles des Alpes du Nord. *Fourrages* 188: 495- 510.
- Thieffry P. (2005). La politique agricole commune : nœud d'une crise communautaire sans précédent ou modèle d'intégration des exigences de la protection de l'environnement? *Environnement* 8: 9-14.
- Thieffry P. (2006a). Contentieux de la validité des mesures communautaires de protection de l'environnement : le retour. *Gazette du Palais* 105: 10.
- Thieffry P. (2006b). Les aides d'État et la protection de l'environnement. *Les Petites Affiches* 119: 32-38.
- Thomas I. (2005). Droits fonciers et protection de l'environnement : perspectives de résolution d'un conflit. Thèse, Université de Dijon, 860 p.
- Thoyer S., Saïd S. (2007). Mesures agri-environnementales, quels mécanismes d'allocation ? In Conservation de la biodiversité et politique agricole commune de l'Union Européenne, (Doussan I., Dubois J., eds.), Monde Européen et International, Centre d'études et de recherches internationales et communautaires (CERIC), La documentation Française, Marseille: 121-150.
- Tietenberg H., Former T. (2003). The international yearbook of environmental and resource economics 2003/2004, (Tietenberg H., Former T., eds.), Edward Elgar, Cheltenham, 386 pages.
- Tilman D., Cassman K.G., Matson P.A., Naylor R., Polasky S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.
- Toma L., Mathijs E. (2007). Environmental risk perception, environmental concern and propensity to participate in organic farming programmes. *Journal of Environmental Management* 83(2): 145-157.
- Tomasi J.P. (1990). Droit rural et protection de l'environnement. Thèse de doctorat, Université Lyon 3, 1452 p.
- Travisi C.-M., Nijkamp P. (2004). Willingness to pay for agricultural environmental safety: evidence from a survey of Milan, Italy, residents, FEEM Working Papers Fondazione Eni Enrico Mattei, 2004.100: 32 p. http://papers.ssrn.com/sol3/papers.cfm?abstract_id=562722
- Trommetter M. (2007). Flexibility in the implementation of Intellectual Property Rights in agricultural biotechnology, WP Gael, . *Grenoble Applied Economics Laboratory*: 34 p.
- Trommetter M. (2008). Intellectual Property Rights in Agricultural and Agro-food Biotechnologies to 2030, International Futures Project on "The Bioeconomy to 2030: Designing a Policy Agenda", OCDE: 40 pages. <http://www.oecd.org/dataoecd/11/56/40926131.pdf>
- Trommetter M., Weber J. (2004). Sustainable development and global change : is sustainable development build to last. In Biodiversi y and Global Change, (Barbault R., Chevassus B., eds.), Association pour la diffusion de la pensée française (ADPF), Paris: 134-159.
- Turpin N., Bontems P., Rotillon G. (2004). Lutte contre la pollution diffuse dans un bassin d'élevage : comparaison d'instruments de régulation en présence d'asymétrie d'information. *Cahiers d'Economie et de sociologie rurale* 72: 5-31.
- van Lang A. (2005). L'usage agricole de l'eau : entre incitation et répression. *Environnement* 7: 58-62.
- van Lang A., Labrousse-Riou C., Truchet D. (2007). Droit de l'environnement, col. Themis droit public, PUF, Paris, 502 p.
- Verhulst J., Kleijn D., Berendse F. (2007). Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agri-environment schemes on breeding waders. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 70-80.
- Vindel B. (2005). Implementation of EU rural development regulation in France : insights from the mid-term evaluation, 87. EAAE-Seminar. Assessing rural development of the CAP: 21 p.
- von Haaren C., Reich M. (2006). The german way to greenways and habitat networks *Landscape and Urban Planning* 76(1-4): 7-22.
- Vukina T., Levy A., Marra M. (2003). Do farmers value the environment ? Evidence from the conservation reserve program auctions, *International Association of Agricultural Economists Conference*, Gold Coast, Australia, August 12-18,2006: 27 p.
- Walford N. (2002). Agricultural adjustment: adoption of and adaptation to policy reform measures by large-scale commercial farmers. *Land Use Policy* 19(3): 243-257.
- Walford N. (2003). Productivism is allegedly dead, long live productivism. Evidence of continued productivist attitudes and decision-making in South-East England. *Journal of Rural Studies* 19(4): 491-502.
- Watzold F., Drechsler M. (2005). Spatially uniform versus spatially heterogeneous compensation payments for biodiversity-enhancing land-use measures. *Environmental & Resource Economics* 31(1): 73-93.
- Watzold F., Schwerdtner K. (2005). Why be wasteful when preserving a valuable resource? A review article on the cost-effectiveness of European biodiversity conservation policy. *Biological Conservation* 123(3): 327-338.
- Weber N., Christophersen T. (2001). The influence of non governmental organisations on the creation of Natura 2000 during the european policy process. *Forest policy and economics* 4(1): 1-12.
- Westhoek H.J., van den Berg M., Barks J.A. (2006). Scenario development to explore the future of Europe's rural areas. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114(1): 7-20.
- White B. (2002). Designing voluntary agri-environmental policy with hidden information and. hidden action: a note. *Journal of Agricultural Economics* 53: 353-360.
- Whittingham M.J., Devereux C.L., Evans A.D., Bradbury R.B. (2006). Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *Journal of Applied Ecology* 43(4): 640-650.

- Woodward R.T., Kaiser R.A., Wicks A.-M.B. (2002). The structure and practice of water quality trading markets. *Journal of the american water resource association* 38(4): 967-979.
- Wu J., Babcock B.A. (1995). Optimal design of a voluntary green payment program under asymmetric information. *Journal of agricultural and resource economics* 20(2): 316-327.
- Wynn G. (2002). The Cost-Effectiveness of Biodiversity Management: A Comparison of Farm Types in Extensively Farmed Areas of Scotland. *Journal of Environmental Planning and Management* 45(6): 827-840.
- Yli-Viikari A., Hietala-Koivu R., Huusela-Veistola E., Hyvonen T., Perala P., Turtola E. (2007). Evaluating agri-environmental indicators (AEIs) - Use and limitations of international indicators at national level. *Ecological Indicators* 7(1): 150-163.
- Yliskyla-Peuralahti J. (2003). Biodiversity - a new spatial challenge for Finnish agri-environmental policies? *Journal of Rural Studies* 19(2): 215-231.