



Apports de l'écologie à l'agroécologie

Sébastien Barot, Emmanuelle Porcher, Doyle Mckey, Claire Lavigne

► To cite this version:

Sébastien Barot, Emmanuelle Porcher, Doyle Mckey, Claire Lavigne. Apports de l'écologie à l'agroécologie. Bernard Hubert; Denis Couvet. La transition agroécologique : quelles perspectives en France et ailleurs dans le monde ? : tome 1, Presses des Mines, pp.211-227, 2021, Collection Académie d'agriculture de France, 978-2-35671-620-0. <hal-03326028>

HAL Id: hal-03326028

<https://hal.science/hal-03326028v1>

Submitted on 25 Aug 2021

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

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



HAL Authorization

Apports de l'écologie à l'agroécologie

Sébastien Barot, Emmanuelle Porcher, Doyle McKey, Claire Lavigne

Introduction

Historiquement, l'écologie scientifique occupe une position centrale dans l'agroécologie, puisque cette dernière s'est initialement développée, en tant que discipline formalisée, au début du XX^e siècle comme une application des principes de l'écologie à l'agronomie [1], avant d'englober plus généralement des aspects sociaux et politiques. Il s'agissait notamment de trouver des solutions alternatives à l'utilisation d'intrants (engrais, produits phytosanitaires, eau pour l'irrigation), particulièrement ceux de synthèse, qui s'est généralisée à partir des années 1960 dans le cadre de la «révolution verte» (figure 1).

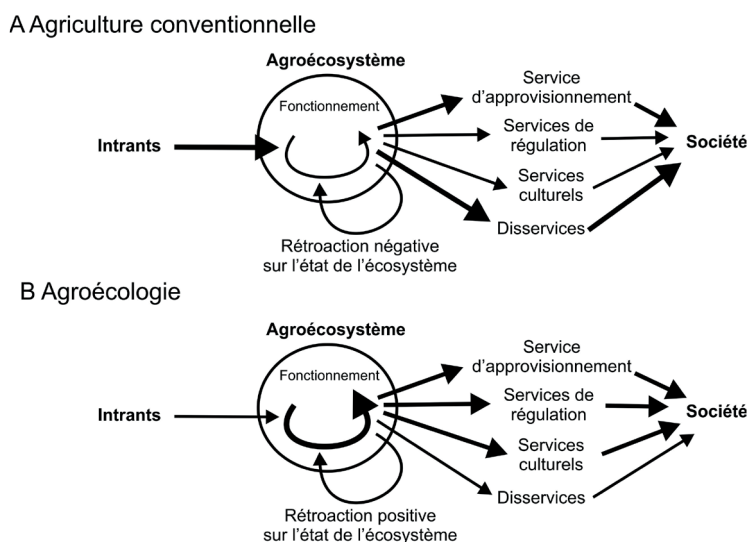


Figure 1. Représentation schématique de deux grands types d'agriculture dépendant ou non des intrants de synthèse, et de leurs conséquences pour les sociétés humaines

Avec l'arrivée de la Révolution Verte, la sélection artificielle exercée sur les plantes domestiquées a changé d'objectifs. Durant les millénaires de l'histoire de la domestication, avant l'apparition des engrais industriels il y a deux siècles, les plantes cultivées étaient soumises à une sélection, probablement par essais-erreurs, pour la vigueur de leurs racines et leur capacité à acquérir de l'eau et des éléments minéraux dans des milieux souvent hostiles et infertiles. Les cultivars modernes, en revanche, sont sélectionnés pour leur capacité à produire des rendements élevés dans des milieux où les ressources ne sont pas limitantes du

fait de l'utilisation intensive des intrants [2]. La première Révolution Verte était donc permise par le développement de cultivars de plantes domestiquées capables de s'épanouir dans ces milieux riches et stables ; quelques-uns de ces cultivars « élites » ont massivement remplacé la diversité des variétés traditionnelles (qui étaient des variétés « population »). On peut noter que la sélection des animaux domestiqués a connu concomitamment un changement d'objectifs en partie parallèle [3].

Ensuite, le développement de l'agriculture dite moderne s'est accompagné d'une transformation profonde des agroécosystèmes [4]. Cette transformation s'est opérée de l'échelle de la parcelle, via les intrants et le travail du sol accru par la motorisation, et à l'échelle du paysage, via l'augmentation de la taille des parcelles et la destruction et la fragmentation des éléments semi-naturels qui en résultent. Dans le reste du chapitre nous qualifions ce type d'agriculture, dominante en France et dans l'ensemble des pays développés, d'agriculture conventionnelle. De tels changements ont eu des conséquences importantes pour la biodiversité sauvage présente dans les agroécosystèmes, en interaction avec les espèces domestiquées. Au-delà des effets négatifs directs de l'agriculture sur la biodiversité sauvage [5], l'agriculture constitue depuis le début du néolithique une source de pression de sélection importante qui fait évoluer de nombreux organismes sauvages interagissant avec les cultures. Cet effet s'est amplifié avec la Révolution Verte ; par exemple, les organismes visés par les pesticides développent rapidement par des processus évolutifs des mécanismes leur permettant de résister à ces pesticides [6].

Les coûts des intrants—coûts économiques, énergétiques, sociaux, coûts pour la biodiversité, les écosystèmes et la santé humaine—rendent l'agriculture conventionnelle non-durable. Réduire les intrants devient incontournable, ce qui pose un grand nombre de questions, notamment parce que les cultivars modernes ont perdu des traits nécessaires pour prospérer sans intrants de synthèse ou que les agroécosystèmes ont perdu une partie de la biodiversité qui assurait auparavant le contrôle des ravageurs ou la fertilité des sols. Nous avons donc besoin maintenant d'une nouvelle « révolution verte », réellement basée sur l'agroécologie et sur le développement de cultivars et de systèmes agricoles adaptés aux sols peu fertiles et aux conditions climatiques plus rudes [7], utilisant un travail du sol réduit [2] et s'appuyant davantage sur les services fournis par la biodiversité sauvage.

Dans ce chapitre, nous présentons comment l'écologie peut apporter des éléments pour répondre aux défis du développement d'une agriculture plus durable, autour de deux axes principaux. (i) De nombreux travaux en écologie montrent que la diversité, à tous les niveaux d'organisation du vivant, est souvent associée à un meilleur fonctionnement et une plus grande stabilité des systèmes écologiques [8] ; l'agriculture des pays industrialisés, qui s'est développée sur la base d'une homogénéisation poussée à l'extrême, pourrait donc bénéficier d'une utilisation plus intensive et réfléchie de la biodiversité cultivée et non-cultivée.

(ii) Parmi les fonctionnements cruciaux pour l'agriculture, nous exposons les solutions possibles en agroécologie pour améliorer la conservation des nutriments minéraux et de la fertilité des sols. La mise en œuvre concrète de ces apports de l'écologie à l'agroécologie est traitée dans le chapitre 23.

Un retour de la diversité dans les pratiques

La quasi-totalité des systèmes écologiques dits naturels est caractérisée par une diversité à tous les niveaux d'organisation, et notamment les trois niveaux classiquement considérés que sont la diversité des écosystèmes, la diversité des espèces, incluant la diversité de leurs fonctions écologiques et de leurs histoires évolutives, et la diversité génétique des populations de chaque espèce. Ces différents niveaux de diversité contribuent à la fonctionnalité et à la stabilité des systèmes écologiques par différents mécanismes qui sont détaillés dans cette partie, et qui peuvent être mobilisés pour l'agroécologie. À l'opposé, les cas les plus extrêmes d'agroécosystèmes intensifs peuvent être complètement homogènes à tous les niveaux, s'ils sont constitués uniquement de parcelles en grande culture (un seul écosystème), spécialisés sur une culture traitée pour éliminer les adventices et ravageurs (une seule espèce), avec une variété élite homogène (un seul génotype), le tout reconduit d'année en année. Leur productivité et leur stabilité sont alors fortement dépendantes d'intrants (irrigation, fertilisation, pesticides) qui maintiennent les conditions environnementales optimales pour la culture.

Quelles diversités ?

Diversité cultivée

Les agriculteurs peuvent « facilement » (mais voir le chapitre 23 pour une discussion des difficultés de mise en œuvre de l'agroécologie) contrôler la diversité cultivée par le biais des assolements (disposition des cultures dans l'espace) et des rotations dans le temps. Les pratiques agroécologiques peuvent aussi s'appuyer sur une augmentation de la diversité cultivée au sein d'une même parcelle, soit par des associations d'espèces différentes, soit par des mélanges de variétés d'une même espèce, voire l'utilisation de variétés « populations » hétérogènes. De telles pratiques sont très répandues dans les agricultures traditionnelles (voir le chapitre 23), mais avaient quasiment disparu dans l'agriculture conventionnelle. Elles reviennent sur le devant de la scène, entre autres, avec les mélanges variétaux pour la diversité génétique, ou la culture associée consistant à cultiver plusieurs espèces simultanément sur la même parcelle, telles les associations céréales/ protéagineux, haricot/maïs, ou l'agroforesterie...

Diversité sauvage

Les pratiques agroécologiques mobilisent également des organismes sauvages, associés aux espaces agricoles, parfois appelés « biodiversité

associée ». Cela regroupe des microorganismes (du sol, microbiotes des plantes et des animaux), des plantes, des animaux dont l'habitat inclut les agroécosystèmes, mais qui peuvent être actuellement en déclin du fait de la simplification de ces agroécosystèmes et de l'utilisation massive de pesticides. Une partie de ces espèces assure certaines fonctions écologiques indispensables à une production agricole sans intrants de synthèse : recyclage de la matière organique et fixation de l'azote atmosphérique pour la fertilité des sols (voir la deuxième partie sur le bouclage des cycles), pollinisation des cultures, prédation pour le contrôle des ravageurs, contribution à l'absorption des éléments minéraux par les plantes (symbioses mycorhiziennes). D'autres espèces au contraire ont plutôt des effets indésirables sur la production agricole : agents ou vecteurs de maladies, herbivores ravageurs des cultures, plantes adventices en compétition avec la culture. Contrairement à la diversité cultivée, directement manipulée par les agriculteurs, cette biodiversité associée a une dynamique propre, mais son abondance et sa diversité peuvent être favorisées ou au contraire contrôlées par certaines pratiques. Les concepts écologiques mobilisés pour identifier ces pratiques sont la théorie de la niche, qui permet d'identifier les conditions environnementales favorables pour la croissance, la survie et la reproduction d'une espèce, et l'écologie du paysage, qui étudie les effets de la structuration spatiale des écosystèmes sur les abondances et les distributions spatiales des espèces. Il s'agit de fournir des sources de nourriture et des sites de reproduction ou des abris pour le plus grand nombre et/ou la plus grande diversité d'espèces auxiliaires possible, en limitant la présence d'espèces nuisibles. Cela passe par des modifications de pratiques culturales (type de travail du sol ou d'irrigation par exemple) et par la présence, dans les paysages agricoles, d'éléments stables tels que des haies, bois, bandes enherbées ou bandes fleuries, et prairies permanentes [9]. La nature de ces éléments et leur disposition dans le paysage dépendent des préférences écologiques des espèces auxiliaires (ou des ravageurs) et de leur capacité de déplacement ou de dispersion, respectivement. Parfois, les parcelles agricoles sont aménagées autour d'éléments stables fournis par la biodiversité sauvage. Par exemple, en Afrique occidentale [10] et ailleurs [11], les termitières et les arbres isolés sont des 'points chauds' de fertilité du sol exploités par les agriculteurs pour leurs choix de localisation des parcelles.

Pourquoi augmenter les diversités ?

Si l'homogénéisation des parcelles et des paysages s'est justifiée par la mécanisation et une simplification des itinéraires techniques, la diversité des agroécosystèmes peut favoriser un certain nombre de fonctions écologiques et produire des services pour les agriculteurs, ou minimiser les disservices associés à la présence de certains organismes [12]. Les termites offrent de bons exemples montrant que la différence entre 'auxiliaires' (fournissant des services) et 'nuisibles' (disservices) est parfois floue et peut dépendre du contexte. Souvent considérés comme ravageurs, les termites peuvent non

seulement contribuer à la nutrition minérale des cultures, mais aussi être mobilisés pour la lutte biologique d'ennemis des cultures telles les plantes parasites [13].

Meilleure exploitation des ressources disponibles

De nombreux travaux en écologie, qui ont connu un essor particulier dans les années 90, montrent que la diversité spécifique et génétique des plantes peut contribuer à la productivité d'un écosystème [8]. Ces travaux, qui ont été regroupés sous le terme Biodiversity and Ecosystem Functioning, ont été initiés dans des modèles d'agroécosystèmes, puisqu'il s'agissait de prairies permanentes expérimentales, dans lesquelles le nombre d'espèces de plantes en présence a été manipulé. Les résultats ont montré un meilleur rendement (productivité de biomasse végétale) dans les prairies comprenant plus d'espèces [8]. Deux grands types de mécanismes expliquent cette relation positive entre diversité et productivité : des effets de complémentarité entre espèces et des effets de sélection, encore appelés effets d'échantillonnage. Les effets de sélection sont liés au fait que les assemblages plus divers sont plus susceptibles de contenir une espèce/un génotype plus productif. Si cette entité plus productive contribue de façon disproportionnée à la productivité du mélange, cela crée mécaniquement une relation positive entre diversité et productivité. En première approche, un tel effet ne traduit pas un réel bénéfice de la diversité, car il suffit d'avoir l'espèce ou le génotype le plus productif pour maximiser le rendement ; par ailleurs, les effets de sélection sont variables dans les systèmes naturels, mais en moyenne nuls [14]. Cependant, les effets de sélection peuvent être mobilisés pour l'agriculture dans une vision temporelle, car les espèces/génotypes les plus productifs ne seront pas les mêmes en fonction des conditions environnementales (cf. ci-dessous « réponse aux perturbations »). Les effets de complémentarité sont également variables, mais plus souvent positifs [14]. Ils peuvent être causés par une différenciation de niches des différentes espèces/génotypes en présence, traduisant une meilleure exploitation des ressources disponibles, ou par de la facilitation entre espèces/ génotypes.

Améliorer le fonctionnement des réseaux d'interactions

Le maintien d'une biodiversité sauvage associée aux cultures est indispensable pour assurer certains services cruciaux pour une production sans intrants, et particulièrement le maintien de la fertilité des sols, le contrôle biologique des ravageurs et la pollinisation. L'efficacité des fonctions de maintien de la fertilité, de prédation et de pollinisation dépend de l'abondance des espèces impliquées, mais de plus en plus de travaux suggèrent, à l'instar des études sur la relation entre diversité et productivité des plantes, qu'elle peut aussi dépendre positivement de la diversité spécifique des espèces (insectes et autres arthropodes) qui les fournissent ([15, 16] pour le contrôle biologique, [17] pour la pollinisation). L'abondance et la diversité de ces

espèces auxiliaires sont favorisées par la présence et l'abondance d'éléments semi-naturels stables (haies, bandes enherbées, prairies permanentes...) [18, 19] et naturels (e.g. termitières), comme mentionné déjà ci-dessus, mais aussi par la diversité des plantes cultivées à l'échelle du paysage [20], voire au sein des parcelles [21].

Meilleure réponse aux perturbations

Un autre résultat central des travaux en Biodiversity and Ecosystem Functioning est une relation souvent positive entre la diversité spécifique/génétique et la stabilité des cultures, notamment face aux variations de l'environnement. Par exemple, des prairies plus diverses sont plus résistantes à un épisode de sécheresse et le rendement (ou plus généralement la production de biomasse) varie moins d'une année sur l'autre malgré les fluctuations climatiques ou biotiques [8]. Cet effet positif de la diversité sur la stabilité peut être interprété comme un effet d'échantillonnage temporel et est lié au découplage des variations individuelles des espèces et/ou des génotypes, soit du fait de réponses différentes aux variations environnementales, soit de façon aléatoire (effet «portefeuille»).

De façon générale, dans un environnement variable et de plus en plus imprévisible associé aux changements globaux, la diversité, et les mécanismes ci-dessus, peuvent être un levier important pour améliorer la résilience des agroécosystèmes, c'est-à-dire leur capacité à maintenir une production y compris face à des changements parfois abrupts et inattendus [22]. Une culture n'est alors plus vue comme un ensemble statique construit pour être performant dans des conditions optimales, mais comme un assemblage mouvant résultant de réponses séquentielles à des changements inévitables et imprévisibles de l'environnement [23], et dans lequel la présence et le maintien de la diversité prennent tout leur sens.

Diminuer l'usage des pesticides grâce à la biodiversité

Un exemple particulier de perturbations est l'attaque de maladies ou de ravageurs. La solution choisie par l'agriculture conventionnelle est d'utiliser massivement des pesticides pour empêcher le développement d'organismes tels que des champignons pathogènes, des nématodes phyto-parasites, des chenilles ou d'autres insectes phytophages, mais également, dans la catégorie des compétiteurs des cultures, les plantes adventices. Le problème est que ces pesticides impactent négativement la biodiversité non-cultivée et non-ciblée par ces molécules, dans les champs mais aussi dans les écosystèmes autour [24, 25]. Ces effets peuvent être directs ou passer par les réseaux trophiques : une diminution de l'abondance des insectes affecte probablement les populations d'oiseaux qui les consomment. On se rend aussi de plus en plus compte que l'usage des pesticides est tellement généralisé, par exemple en France, que cela menace la santé au moins des agriculteurs, voire de l'ensemble de la population [26, 27]. Un des objectifs est donc de diminuer

l'usage des pesticides tout en trouvant des moyens de minimiser l'impact des maladies et des ravageurs des cultures, ou encore des plantes adventices.

L'utilisation de mélanges de variétés ou d'espèces est une pratique ancienne permettant d'augmenter la résistance des cultures aux maladies [28, 29]. Cet effet protecteur de la diversité fait écho à des études en systèmes naturels, dans lesquels une augmentation de biodiversité a souvent un effet de réduction de la transmission des maladies [30, 31]. Dans les cultures ou ailleurs, cette augmentation de la résistance fait intervenir des mécanismes variés, tels un effet de dilution (moins d'individus susceptibles de transmettre la maladie), un effet barrière, des inductions de résistance chez les plantes avoisinant un individu infecté, ou une structure de la végétation modifiant les processus de propagation de la maladie ou des ravageurs [32].

Une autre voie de contrôle des pathogènes et des ravageurs est le contrôle biologique par conservation [33]. Il s'agit de favoriser, parmi la biodiversité non-cultivée, tous les organismes qui peuvent consommer les pathogènes et ravageurs et diminuer leur impact sur les cultures. Par exemple, des coccinelles peuvent consommer les pucerons, des carabes des graines d'adventices ou des limaces. Plusieurs stratégies complémentaires sont envisageables : (1) changer les pratiques agricoles pour favoriser ces organismes auxiliaires à l'intérieur des champs (on peut par exemple diminuer l'usage des pesticides, moins labourer, utiliser des plantes de couverture), (2) maintenir dans le paysage des habitats pour ces organismes auxiliaires (bandes enherbées, haies, bosquets, prairies permanentes) afin d'augmenter leurs populations à l'échelle des paysages [34],

(3) favoriser une diversité de cultures dans les paysages et surtout augmenter les longueurs d'interface entre les éléments paysagers et les parcelles cultivées [35].

Fermer les cycles des nutriments et du carbone

L'origine du problème

La fertilité des sols agricoles dépend fortement de la présence de nutriments minéraux, mais aussi de matière organique. Cette dernière, et le carbone qu'elle contient, sont indispensables pour maintenir le bon fonctionnement des sols sur le long terme : la matière organique constitue une réserve de nutriments minéraux qui seront libérés progressivement au cours de sa minéralisation. Elle augmente la capacité d'échange cationique et ainsi la capacité du sol à retenir les nutriments minéraux, elle augmente la capacité du sol à retenir l'eau et elle participe enfin à la stabilité de la structure du sol (en servant de ciment aux agrégats), ce qui est important pour faciliter la croissance racinaire et l'infiltration de l'eau et limiter l'érosion [36]. Cependant, les agroécosystèmes ont souvent du mal à conserver leurs nutriments minéraux (azote, phosphore, potassium) et la matière organique de leur sol, et ce d'autant plus qu'ils sont cultivés intensément, avec beaucoup d'intrants (figure 1). Cela est dû à deux phénomènes.

D'une part, par définition, une partie de la biomasse des plantes cultivées est

nécessairement exportée : celle qui est utilisée par les humains pour se nourrir, se vêtir (fibres), ou fabriquer de l'énergie (agrocarburants) ou pour l'alimentation animale. Les nutriments minéraux et la matière organique contenus dans cette biomasse ne sont donc pas retournés au sol et ne participent pas à la fertilité du sol et à la croissance des futures récoltes. Cette matière exportée doit être compensée par des apports de matière organique et des engrais minéraux si l'on souhaite pouvoir conserver les mêmes pratiques sur le long terme.

D'autre part, les agroécosystèmes, en fonction des pratiques de culture et du niveau d'utilisation des engrais, ont tendance à peu conserver les nutriments minéraux et la matière organique de leurs sols indépendamment de la récolte qui est exportée. Cela est dû à une conjonction de nombreux mécanismes. Les engrais ont été appliqués à des doses de plus en plus grandes (au moins jusqu'à il y a quelques années en France) pour augmenter les rendements. Cela a réduit l'efficacité des engrais [37]. Ce « surdosage » conduit à une saturation des agroécosystèmes et de leur sol en nutriments minéraux, impliquant des pertes importantes de ces nutriments par lessivage et, par dénitrification, pour l'azote [38]. Ces pertes peuvent aller jusqu'à 40 % des apports d'engrais pour l'azote [38]. Pour la matière organique des sols, différentes pratiques semblent conduire à une augmentation de sa minéralisation [39], même si l'ensemble des mécanismes et leurs interactions sont encore imparfaitement compris. En particulier, le labour tend à augmenter la minéralisation, et l'érosion des sols agricoles contribue aussi à des pertes de matière organique dans les couches superficielles du sol [36]. L'érosion et les pertes de nutriments sont favorisées par le fait que le sol reste nu une partie de l'année pour les cultures annuelles.

Finalement, les cultivars sélectionnés pour leurs performances sous des niveaux élevés d'engrais répondent à ces conditions en diminuant par réponse évolutive leur investissement dans des symbioses racinaires, par exemple, avec les champignons mycorhiziens [40] et les bactéries fixatrices d'azote [41]. Quand la disponibilité des nutriments fournis par le sol est limitée, le coût énergétique de ces symbioses pour la plante est plus que compensé par les gains en éléments nutritifs apportés. Cependant, quand ces nutriments sont amplement fournis par des engrais, les symbioses n'apportent plus de bénéfices et les plantes ne les forment plus, et peuvent même perdre la capacité de les former [42]. Cela justifie le recours à des variétés anciennes ou à des variétés nouvellement sélectionnées pour des systèmes agroécologiques où l'utilisation des engrais est fortement réduite.

Dans l'esprit de l'agroécologie, trouver des solutions à ces problèmes peut passer par l'analyse du fonctionnement des écosystèmes naturels. Ces écosystèmes sont durables dans le sens où, sauf cas particulier, la fertilité de leurs sols s'y maintient dans le temps. Le cycle des nutriments minéraux y est généralement à l'équilibre (au moins à l'échelle de quelques générations humaines) : les écosystèmes naturels perdent bien sûr des nutriments minéraux

par lessivage mais cela est compensé par des dépôts de nutriments apportés par la pluie et le vent. La plus grande partie des nutriments est recyclée de nombreuses fois au sein de l'écosystème avant d'être emportée vers un autre écosystème. De la même façon, les écosystèmes naturels tendent à maintenir la teneur de leur sol en matière organique, voire à l'augmenter au cours du temps tant que l'écosystème n'est pas perturbé [43].

Solution pour refermer les cycles

De nombreuses techniques classiques, déjà éprouvées, permettent de diminuer les pertes de nutriments minéraux depuis les sols agricoles. Cela passe, par exemple, par une diminution des doses d'engrais, un fractionnement des apports dans le temps, le fait de ne pas épandre les engrais à l'automne, ou un apport des nutriments minéraux sous forme organique plutôt que minérale [38].

Protection des sols

D'une manière générale, pour les écologues, les agroécosystèmes hébergeant majoritairement des plantes annuelles, ressemées chaque année, souvent après un labour, sont des écosystèmes maintenus artificiellement dans un état « infantile ». Dans la nature, sous la plupart des climats, une végétation pérenne tend toujours à se développer, avec au moins des herbacées pérennes, mais souvent des arbres. Cette végétation pérenne protège les sols de l'érosion et développe des systèmes racinaires pérennes et denses absorbant efficacement les nutriments minéraux, en limitant les pertes. Les plantes pérennes ont aussi tendance à permettre une augmentation de la quantité de matière organique dans les sols. Les systèmes racinaires profonds comme ceux des arbres et de certaines herbacées pérennes sont aussi capables d'absorber des nutriments dans les couches profondes du sol, éventuellement au contact avec la roche mère là où certains nutriments comme le phosphore sont libérés [44]. Ce type d'idée peut être mis en pratique en utilisant des plantes de couverture, du semis direct sous couvert, ou le développement de pratiques d'agroforesterie. Une idée, probablement plus difficile à mettre en œuvre, serait la création de variétés pérennes, par exemple de céréales, à partir des espèces annuelles actuellement cultivées [45].

Gérer la fertilité à l'échelle du paysage

Même si les écosystèmes naturels conservent assez bien leurs nutriments minéraux et la matière organique de leurs sols, leur fonctionnement est aussi lié à des flux entre écosystèmes ou entre parties d'un même écosystème. Cela conduit à la notion de méta-écosystèmes [46]. Les agroécosystèmes peuvent ainsi bénéficier d'une gestion spatiale et temporelle de la fertilité à l'échelle de l'exploitation ou du terroir [47]. Cela peut par exemple consister à concentrer la fertilité dans certaines parcelles ou à laisser en jachère certaines parcelles pour reconstituer leur fertilité. Des techniques consistant à créer une fertilité hétérogène à très petite échelle (par exemple par la concentration de la matière

organique dans des taches de quelques dm² [48]) peuvent aussi être favorables pour l'efficacité du recyclage des nutriments et de la matière organique. Dans ce cadre, l'élevage peut permettre des transferts de nutriments favorables d'une parcelle à l'autre. Partout dans le monde, des systèmes agricoles couplant la culture et l'élevage contribuent au recyclage des nutriments dans les (méta-)agroécosystèmes, au maintien de la fertilité des sols, et à la biodiversité au niveau du paysage. Mais dans de nombreuses régions, y compris en Europe, où les premiers agriculteurs employaient de tels systèmes intégrés [49], la spécialisation de l'agriculture, parmi de nombreux autres facteurs, a conduit à la rupture de ce couplage (voir chapitre 13).

Compenser les exportations vers les villes

Un autre problème est lié au transport de matière organique et de nutriments minéraux à grande distance : la biomasse et des nutriments minéraux sont exportés et deviennent pour partie des déchets. Ce problème est amplifié par le fait que de nombreux produits sont consommés très loin des sols qui les ont produits, parfois sur d'autres continents. En grande partie, cette biomasse et ces nutriments minéraux se retrouvent dans les égouts des villes, qui concentrent de plus en plus les consommateurs humains. Ce qui était une ressource devient alors des déchets qu'il faut éliminer pour amener les eaux usées à des qualités suffisantes pour les retourner dans les cours d'eau. Les processus d'épuration conduisent souvent à la libération de grandes quantités de CO₂ et de N₂O qui contribuent au réchauffement climatique. La solution serait de récupérer la matière organique et les nutriments minéraux sortant des villes pour les réinjecter directement dans les champs [50]. C'est en partie ce qui se fait dans les systèmes agricoles traditionnels où les déchets ménagers contribuent à la fertilité des champs immédiatement autour des villages. Rendre systématique ce type de recyclage pose de nombreux problèmes sanitaires (ce qui sort des égouts est pollué par des bactéries pathogènes, des métaux lourds, des médicaments [50]). Le développement de ce recyclage plaide aussi pour la relocalisation de l'agriculture près des consommateurs et éventuellement pour l'agriculture urbaine et péri-urbaine.

Mieux utiliser la biodiversité cultivée

Comme évoqué ci-dessus, introduire dans un agroécosystème des arbres, des herbacées pérennes ou des plantes de couverture peut être favorable pour le maintien de la fertilité des sols. Il s'agit déjà de façons d'utiliser la biodiversité cultivée. D'une manière générale, en mélangeant des espèces ou des variétés on peut espérer mettre en jeu des interactions écologiques favorables, par exemple si les espèces et variétés mélangées sont complémentaires pour l'usage des ressources minérales [51–53]. Le cas le mieux connu est celui de mélanges de céréales et de plantes légumineuses fixant l'azote atmosphérique [54]. On peut espérer, en jouant plus finement sur

les interactions entre les variétés cultivées et les organismes du sol (bactéries, mycorhizes), accroître la conservation des nutriments minéraux et la fertilité des agroécosystèmes. Par exemple, des recherches sont menées pour donner aux plantes cultivées la capacité d'inhiber la nitrification (transformation de l'ammonium en nitrate), qui conduit à des pertes d'azote par lessivage et dénitrification [55] et on pourrait penser jouer sur la complémentarité des plantes cultivées conjointement pour leurs préférences pour le nitrate ou l'ammonium [56].

Mieux utiliser la biodiversité des sols

Il s'agit aussi d'utiliser la biodiversité non-cultivée et en particulier celle du sol. Cela peut se faire en sélectionnant des variétés bénéficiant au mieux des interactions avec les organismes du sol comme les vers de terre [57] ou les mycorhizes [58]. De nombreux résultats en écologie des sols suggèrent aussi qu'augmenter la teneur du sol en matière organique pourrait permettre de rentrer dans un cercle vertueux [59, 60] : cette matière organique permet de maintenir une diversité et une biomasse plus importantes d'organismes du sol (des bactéries aux vers de terre) qui se nourrissent de cette matière organique mais contribuent aussi à stabiliser la matière organique et les nutriments minéraux qu'elle contient. Les interactions fines entre ces organismes et les plantes cultivées pourraient aussi permettre la libération des nutriments minéraux quand ces plantes en ont besoin [61, 62]. Cela améliorerait ainsi l'efficacité du cycle des nutriments.

Conclusion

Ce chapitre montre que la recherche en écologie apporte de nombreuses connaissances sur les principes de fonctionnement des systèmes écologiques. Elles peuvent être mobilisées pour la conception de systèmes agroécologiques, mais le défi de l'agroécologie peut en retour motiver de nouvelles recherches et de nouvelles théories en écologie, en obligeant les écologues à se poser de nouvelles questions. Il reste nécessaire de poursuivre les recherches à l'interface de l'écologie et de l'agronomie pour accélérer le développement de l'agroécologie (voir chapitre 10). Vu la complexité de ces systèmes, la mise en œuvre concrète de l'application de ces principes pour transformer l'agriculture conventionnelle reste un défi. Cependant, de nombreux exemples démontrant l'intégration avec succès de ces mêmes principes dans l'agriculture paysanne sont la preuve de l'intérêt de poursuivre cette voie à grande échelle. Ces aspects concernant la mise en œuvre pratique sont traités dans le chapitre 23.

Bibliographie

- [1] Wezel A, Bellon S, Doré T, Francis C, Vallod D, David C (2009) Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29: 503–515
- [2] White PJ, George TS, Gregory PJ, Bengough AG, Hallett PD, McKenzie BM (2013) Matching roots to their environment. *Annals of Botany* 112(2): 207–222
- [3] Mendelsohn R (2003) The challenge of conserving indigenous domesticated animals. *Ecological Economics* 45(3): 501–510
- [4] Tilman D, Fargione J, Wolff B, D’Antonio C, Dobson A, Howarth R, Schindler D, Schlesinger WH, Simberloff D, Swackhamer D (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292(5515): 281–284
- [5] Robinson RA, Sutherland WJ (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39(1): 157–176
- [6] Hawkins NJ, Bass C, Dixon A, Neve P (2019) The evolutionary origins of pesticide resistance. *Biological Reviews* 94(1): 135–155
- [7] Lynch JP (2007) Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55(5): 493–512
- [8] Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 471–493
- [9] Petit S, Lavigne C editors (2019) Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes, Éditions Quae, coll. Sciences en partage, 240 pages
- [10] Félix GF, Diedhiou I, Le Garff M, Timmermann C, Clermont-Dauphin C, Cournac L, Groot JC, Tottonell P (2018) Use and management of biodiversity by smallholder farmers in semi-arid West Africa. *Global Food Security* 18: 76–85
- [11] Mielke HW, Mielke Jr PW (1982) Termite mounds and chitemene agriculture: a statistical analysis of their association in southwestern Tanzania. *Journal of Biogeography* 9(6): 499–504
- [12] Isbell F, Adler PR, Eisenhauer N, Fornara D, Kimmel K, Kremen C, Letourneau DK, Liebman M, Polley HW, Quijas S, Scherer-Schäfer M (2017) Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology* 105(4): 871–879
- [13] Andrianjaka Z, Bally R, Lepage M, Thioulouse J, Comte G, Kisa M, Duponnois R (2007) Biological control of *Striga hermonthica* by *Cubitermes* termite mound powder amendment in sorghum culture. *Applied Soil Ecology* 37(3): 175–183
- [14] Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O’Connor MI, Gonzalez A (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98(3): 572–592
- [15] Snyder WE, Snyder GB, Finke DL, Straub CS (2006) Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters* 9(7): 789–796
- [16] Letourneau DK, Jedlicka JA, Bothwell SG, Moreno CR (2009) Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 573–592
- [17] Fründ J, Dormann CF, Holzschuh A, Tscharntke T (2013) Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts.

- [18] Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ, Kremen C (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14(9): 922-932
- [19]
- [20] Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, Williams NM, Ricketts TH, Winfree R, Bommarco R, Brittain C, Burley AL, Cariveau D, Carvalheiro LG, Chacoff NP, Cunningham SA, Danforth BN, Dudenhoeffer J-H, Elle E, Gaines HR, Garibaldi LA, Gratton C, Holzschuh A, Isaacs R, Javorek SK, Jha S, Klein AM, Krewenka K, Mandelik Y, Mayfield MM, Morandin L, Neame LA, Otieno M, Park M, Potts SG, Rundlof M, Saez A, Steffan-Dewenter I, Taki H, Viana BF, Westphal C, Wilson JK, Greenleaf SS, Kremen C (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters* 16(5): 584-599
- [21] Sirami C, Gross N, Baillod AB, Bertrand C, Carrie R, Hass A, Henckel L, Miguët P, Vuillot C, Alignier A, Girard J, Batary P, Clough Y, Violle C, Giralt D, Bota G, Badenhausser I, Lefebvre G, Gauffre B, Vialatte A, Calatayud F, Gil-Tena A, Tischendorf L, Mitchell S, Lindsay K, Georges R, Hilaire S, Recasens J, Oriol Marcos-Garcia M, Minano J, Mathevet R, Gibon A, Baudry J, Balent G, Poulin B, Burel F, Tscharntke T, Bretagnolle V, Siriwardena G, Ouin A, Brotons L, Martin J-L, Fahrig L (2019) Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(33): 16442-16447
- [22] Ebeling A, Hines J, Hertzog LR, Lange M, Meyer ST, Simons NK, Weisser WW (2018) Plant diversity effects on arthropods and arthropod-dependent ecosystem functions in a biodiversity experiment. *Basic and Applied Ecology* 26(2018): 50–63
- [23] Folke C (2016) Resilience (Republished). *Ecology and Society* 21(4): 44
- [24] Richards P (1993) Cultivation: knowledge or performance? In: Hobart M (Ed.), *An anthropological critique of development: the growth of ignorance*, Routledge, London, New-York: 61-78
- [25] Beketov MA, Kefford BJ, Schaefer RB, Liess M (2013) Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(27): 11039-11043
- [26] Geiger F, Bengtsson J, Berendse F, Weisser WW, Emmerson M, Morales MB, Ceryngier P, Liira J, Tscharntke T, Winqvist C, Eggers S, Bommarco R, Part T, Bretagnolle V, Plantegenest M, Clement LW, Dennis C, Palmer C, Onate JJ, Guerrero I, Hawro V, Aavik T, Thies C, Flohre A, Hanke S, Fischer C, Goedhart PW, Inchausti P (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11(2): 97–105
- [27] Alavanja MCR, Ross MK, Bonner MR (2013) Increased Cancer Burden Among Pesticide Applicators and Others Due to Pesticide Exposure. *CA - A Cancer Journal for Clinicians* 63(2): 120–142
- [28] Patel S, Sangeeta S (2019) Pesticides as the drivers of neuropsychotic diseases, cancers, and teratogenicity among agro-workers as well as general public. *Environmental Science and Pollution Research* 26(1): 91–100
- [29] Mundt C (2002) Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease

- management. *Annual Review of Phytopathology* 40: 381-410
- [30] Newton AC (2016) Exploitation of diversity within crops-the key to disease tolerance? *Frontiers in Plant Science* 7: 665
- [31] Keesing F, Belden LK, Daszak P, Dobson A, Harvell CD, Holt RD, Hudson P, Jolles A, Jones KE, Mitchell CE, Myers SS, Bogich T, Ostfeld RS (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468 (7324): 647-652
- [32] Johnson PTJ, Preston DL, Hoverman JT, Richgels KLD (2013) Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature* 494 (7436): 230-233
- [33] Ratnadass A, Fernandes P, Avelino J, Habib R (2012) Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 273-303
- [34] Begg GS, Cook SM, Dye R, Ferrante M, Franck P, Lavigne C, Lovei GL, Mansion-Vaquie A, Pell JK, Petit S, Quesada N, Ricci B, Wratten SD, Birch Ane (2017) A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection* 97: 145-158
- [35] Holland JM, Bianchi FJJA, Entling MH, Moonen A-C, Smith BM, Jeanneret P (2016) Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Management Science* 72(9):1638-1651
- [36] Martin EA, Dainese M, Clough Y, Baldi A, Bommarco R, Gagic V, Garratt MPD, Holzschuh A, Kleijn D, Kovacs-Hostyanszki A, Marini L, Potts SG, Smith HG, Al Hassan D, Albrecht M, Andersson GKS, Asis JD, Aviron S, Balzan M, Banos-Picon L, Bartomeus I, Batary P, Bure F, Caballero-Lopez B, Concepcion ED, Coudrain V, Danhardt J, Diaz M, Diekoetter T, Dormann CF, Dufnot R, Entling MH, Farwig N, Fischer C, Frank T, Garibaldi LA, Hermann J, Herzog F, Inclan D, Jacot K, Jauber F, Jeanneret P, Kaiser M, Krauss J, Le Feon V, Marshall J, Moonen A-C, Moreno G, Riedinger V, Rundloef M, Rusch A, Scheper J, Schneider G, Schuepp C, Stutz S, Sutter L, Tamburini G, Thies C, Tormos J, Tschardt T, Tschumi M, Uzman D, Wagner C, Zubair-Anjum M, Steffan-Dewenter I (2019) The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters* 22(7): 1083-1094
- [37] Lal R (2004) Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* 304(5677): 1623-1627
- [38] Tilman D, Cassman K, Matson P, Naylor R, Polasky S (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418 (6898): 671-677
- [39] Gardner JB, Drinkwater LE (2009) The fate of nitrogen in grain cropping systems: a meta-analysis of ¹⁵N field experiments. *Ecological Applications* 19(8): 2167-2184
- [40] Dignac M-F, Derrien D, Barré P, S. Barot S, Cécillon L, Chenu C, Chevallier T, Freschet GT, Garnier P, Guenet B, Hedde M, Klumpp K, Lashermes G, Maron P-A, Nunan N, Roumet C, Basile-Doelsch I (2017) Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 37: 14
- [41] Kapulnik Y, Kushnir U (1991) Growth dependency of wild, primitive and modern cultivated wheat lines on vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi. *Euphytica* 56: 27-36

- [42] Weese DJ, Heath KD, Dentinger BT, Lau JA (2015) Long-term nitrogen addition causes the evolution of less-cooperative mutualists. *Evolution* 69(3): 631-642
- [43] Pérez-Jaramillo JE, Mendes R, Raaijmakers JM (2016) Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Molecular Biology* 90:635-644
- [44] Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164(3877): 262-270
- [45] Jama B, Ndufa JK, Buresh RJ, Shepherd KD (1998) Vertical distribution of roots and soil nitrate: tree species and phosphorus effects. *Soil Science Society of America Journal* 62(1): 280-286
- [46] Cox TS, Glover JD, Van Tassel DL, Cox CM, DeHaan LR (2006) Prospects for developing perennial grain crops. *BioScience* 56(8): 649-659
- [47] Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7(7): 601-613
- [48] Bisson A, Boudsocq S, Casenave C, Barot S, Manlay RJ, Vayssières J, Masse D, Daufresne T (2019) West African mixed farming systems as meta-ecosystems: A source-sink modelling approach. *Ecological Modelling* 412: 108803
- [49] Roose E, Kabore V, Guenat C (1999) Zaï practice: a West African traditional rehabilitation system for semiarid degraded lands, a case study in Burkina Faso. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 13(4): 343-355
- [50] Bogaard A, Fraser R, Heaton TH, Wallace M, Vaiglova P, Charles M, Jones G, Evershed RP, Styring AK, Andersen NH, others (2013) Crop manuring and intensive land management by Europe's first farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(31): 12589-12594
- [51] Usman K, Khan S, Ghulam S, Khan MU, Khan N, Khan MA, Khalil SK (2012) Sewage sludge: an important biological resource for sustainable agriculture and its environmental implications. *American Journal of Plant Sciences* 03(12): 1708-1721
- [52] Malézieux E (2011) Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development* 32(1): 15-29
- [53] Gaba S, Lescourret F, Boudsocq S, Enjalbert J, Hinsinger P, Journet E-P, Navas M-L, Wery J, Louarn G, Malezieux E, Pelzer E, Prudent M, Ozier-Lafontaine H (2015) Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development* 35(2): 607-623
- [54] Barot S, Allard V, Cantarel A, Enjalbert J, Gauffreteau A, Goldringer I, Lata J-C, Le Roux X, Niboyet A, Porcher E (2017) Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 37(2): 13
- [55] Betencourt E, Duputel M, Colomb B, Desclaux D, Hinsinger P (2012) Intercropping promotes the ability of durum wheat and chickpea to increase rhizosphere phosphorus availability in a low P soil. *Soil Biology and Biochemistry* 46: 181-190
- [56] Subbarao GV, Ito O, Sahrawat KL, Berry WL, Nakahara K, Ishikawa T, Watanabe T, Suenaga K, Rondon M, Rao IM (2006) Scope and strategies for

regulation of nitrification in agricultural systems-challenges and opportunities. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25(4): 303-335

- [57] Boudsocq S, Niboyet A, Lata J-C, Raynaud X, Loeuille N, Mathieu J, Blouin M, Abbadie L, Barot S (2012) Plant preference for ammonium versus nitrate: a neglected determinant of ecosystem functioning? *The American Naturalist* 180(1): 60-69
- [58] Noguera D, Laossi K-R, Lavelle P, Cruz de Carvalho M-H, Asakawa N, Botero C, Barot S (2011) Amplifying the benefits of agroecology by using the right cultivars. *Ecological Applications* 21(7): 2349–2356
- [59] Hetrick BAD, Wilson GWT, Cox TS (1992) Mycorrhizal dependence of modern wheat varieties, landraces, and ancestors. *Canadian Journal of Botany* 70(10): 2032-2040
- [60] Lavelle P, Barros E, Blanchart E, Brown G, Desjardins T, Mariani L, Rossi J-P (2001) SOM management in the tropics: Why feeding the soil macrofauna? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 61: 53-61
- [61] Bertrand M, Barot S, Blouin M, Whalen JK, de Olivera T, Roger-Estrade J (2015) Earthworm services for cropping systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35: 553-567
- [62] Puga-Freitas R, Barot S, Taconnat L, Renou J-P, Blouin M (2012) Signal molecules mediate the impact of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* on growth, development and defence of the plant *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One* 7(12): e49504
- [63] Shahzad T, Chenu C, Genet P, Barot S, Perveen N, Mougin C, Fontaine S (2015) Contribution of exudates, arbuscular mycorrhizal fungi and litter depositions to the rhizosphere priming effect induced by grassland species. *Soil Biology and Biochemistry* 80: 146-155.