



Modélisation de la dispersion des espèces adventices de cultures

Willian Vieira

► To cite this version:

Willian Vieira. Modélisation de la dispersion des espèces adventices de cultures. Sciences du Vivant [q-bio]. 2016. hal-02798346

HAL Id: hal-02798346

<https://hal.inrae.fr/hal-02798346v1>

Submitted on 5 Jun 2020

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.



Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt

**ECOLE NATIONALE SUPERIEURE des SCIENCES AGRONOMIQUES de
BORDEAUX AQUITAINE**

1, cours du Général de Gaulle - CS 40201 – 33175 GRADIGNAN cedex

M E M O I R E de fin d'études

pour l'obtention du titre

d'Ingénieur de Bordeaux Sciences Agro

Modélisation de la dispersion des espèces adventices de culture

Vieira, Willian

Spécialisation : AGROGER - Agro-écologie et gestion des ressources

Etude réalisée à : **INRA - UMR Agroecologie** : 17 Rue Sully, 21000 Dijon

- 2 0 1 6 -

Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt

**ECOLE NATIONALE SUPERIEURE des SCIENCES AGRONOMIQUES de
BORDEAUX AQUITAINE**

1, cours du Général de Gaulle - CS 40201 – 33175 GRADIGNAN cedex

M E M O I R E de fin d'études

pour l'obtention du titre

d'Ingénieur de Bordeaux Sciences Agro

Modélisation de la dispersion des espèces adventices de culture

Vieira, Willian

Spécialisation : AGROGER - Agro-écologie et gestion des ressources

Etude réalisée à : **INRA - UMR Agroecologie** : 17 Rue Sully, 21000 Dijon

Maîtres de stage : Benoît Ricci et Natalie Colbach

- 2 0 1 6 -



Modélisation de la dispersion des espèces adventices de culture

Résumé

Introduction Un des enjeux de l'agroécologie est de concevoir des systèmes de cultures innovants et d'identifier des agencements d'habitats semi-naturels dans le paysage qui permettent à la fois de maîtriser les abondances d'adventices et de préserver leur rôle dans les services écosystémiques. Une des approches pour y répondre repose sur l'utilisation de la modélisation. L'objectif de ce stage était d'explorer le comportement de modèles selon la représentation du processus de dispersion des adventices.

Méthodes Après un travail bibliographique sur la dispersion des adventices et les formes de dispersion, différentes courbes de dispersion ont été implémentées, dans un modèle à l'échelle paysagère et un modèle à l'échelle pluripacellaire. Un plan de simulation a été suivi pour faire varier les courbes, les occupations du sol et leurs proportions, et les parcellaires. La quantité de graines adventices, leur diversité et la vitesse de diffusion dans le paysage ont été analysés.

Résultats Dans la littérature, il est apparu plus d'effet du mode de dispersion que des caractéristiques phénotypiques liées à la dispersion sur les distances de dispersion. Les simulations ont révélé un plus faible effet du type de courbe de dispersion et du parcellaire que des occupations du sol et de leurs proportions.

Conclusion Les résultats ont permis de faire ressortir la spécificité de la courbe 2Dt. Les résultats suggèrent un rôle de la dispersion plus faible par rapport à la gestion des systèmes de culture et à la présence des habitats semi-naturels dans la maîtrise des adventices et le maintien de leur biodiversité.

Mot clés : Analyse de sensibilité ; dispersion ; systèmes de culture ; paysage

Modeling the dispersal of weed species in agriculture

Abstract

Introduction One of the issues in agroecology is to design innovative crop systems and identify arrangements of natural habitats in the landscape that allow both to control the abundances of weeds and to preserve their role in the ecosystem services. One of the approaches to overcome this issue is through the use of modelling. The objective of this study was to explore the behavior of models according to the representation of the process of weed dispersal.

Methods After a bibliographical review on the dispersal of weeds and shapes of dispersion, different dispersion curves have been implemented, in a landscape scale model and in a multipacel scale model. A simulation plan was followed to vary the curves, the land use and their proportions, and the multiparcel form. The amount of weed seeds, their diversity and the speed of diffusion in the landscape were analysed.

Results In literature, it appeared that the syndrome dispersal affects more the dispersal distances than phenotypic characteristics. Simulations showed a smaller effect of the type of dispersal curve and the parcel compared to land use and their proportions.

Conclusion The findings highlight the specificity of the 2Dt curve. The results suggest a low role of dispersion compared to the management of cropping systems and the presence of natural habitats in weed control and in the maintenance of biodiversity.

Key words: Sensitivity analysis; dispersal; cropping system; landscape

Remerciement

Je souhaite en premier lieu remercier à toutes les personnes qui m'ont aidée, soutenu et motivé arriver ici, non seulement à la fin de ce stage, mais aussi dans tout le processus de ma formation. Ça c'est un remerciement sincère que je ne vais même pas corriger mon français.

Je souhaite aussi remercier à mes maîtres de stage Benoît Ricci et Nathalie Colbach qui m'a donnés cette grande opportunité de développer ce travail, la confiance et la patience de me présenter à ce sujet complexe qu'est la modélisation. C'était vraiment un plaisir de travailler avec vous ! Un remerciement spécial à Benoît pour les intéressantes discussions, l'ouverture d'esprit, l'enseignement, le dévouement et aussi les conseils. Je voudrais dire que cette occasion était très importante pour ma formation et était surtout une grande ouverture des nouvelles opportunités.

Je souhaite remercier Florian Mezerette pour une relecture attentive et les remarques pertinentes à ce sujet, l'écrit et le français.

Je souhaite aussi remercier l'ensemble des stagiaires, CDDs et chercheurs pour la très bonne ambiance dans le bâtiment Coste et aussi les organisateurs de le *Beer time* pour les bons moments de divertissement et de plaisir.

Un grand merci à Lionel Jordan-Meille qui était toujours disponible et était très attentif à aider que possible et pour la chaleureuse réception à AGROGER.

Également important, super merci à mes colocataires Manue, Marilou et Fabien pour l'amitié et aide également dans ce rapport, à la fois pour le français, la motivation ou même le dîner prêt en temps de plus de stress.

Et enfin, je souhaite remercier la Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pour la bourse d'étude qui m'a permis d'étudier cette année en France au sein du projet BRAFAGRI.

Sommaire :

1. Introduction	1
1.1. Contexte d'étude.....	1
1.2. Biologie des adventices	2
1.2.1. Le cycle de vie.....	2
1.2.2. La dispersion des adventices	3
1.2.3. Le rôle de la dispersion humaine.....	4
1.3. La gestion agroécologique des adventices.....	5
1.4. Le rôle de la modélisation	7
1.5. Objectif	8
2. Matériels et méthodes	9
2.1. Modèle DynWeed.....	9
2.1.1. Le modèle	9
2.1.2. Entrées	11
2.1.3. Sorties	11
2.1.4. Implémentation des courbes de dispersion.....	12
2.1.5. Jeux de données pour le réglage des paramètres des courbes	12
2.1.6. Paramétrage des courbes	14
2.1.7. Utilisation de parcellaires variés	15
2.1.8. Plan de simulations.....	16
2.1.9. Représentation de la dispersion.....	17
2.1.10. Analyses statistiques post-simulation.....	18
2.2. Modèle FlorSys	19
2.2.1. Le modèle	19
2.2.2. Input.....	20
2.2.3. Output	21
2.2.4. Plan de simulation	21
3. Résultats	21
3.1. Lien entre traits associés à la dispersion et distances de dispersion.....	21
3.2. Définition de la gamme de variation des paramètres des courbes.....	23

3.3.	Post-simulation	25
3.3.1.	Nombre de graines.....	26
3.3.2.	Diversité des plantes adventices	27
3.3.3.	Temps pour couvrir tout le paysage	28
3.4.	Analyse multivariée des variables des sorties	29
3.5.	Analyse de variance des variables de sortie	33
4.	Discussion.....	39
4.1.	Variables biologiques sur la dispersion	39
4.2.	Ajustement pré-simulation	40
4.3.	Résultats post-simulation.....	41
4.3.1.	Effet de la courbe de dispersion	41
4.3.2.	Effet du parcellaire	42
4.3.3.	Effet des occupations du sol et de leurs proportions	43
4.4.	Effet des choix de modélisation ?.....	43
4.5.	Résultats importants pour la gestion des adventices	44
4.6.	Le rôle de dispersion humaine.....	44
4.7.	Limitation du modèle	45
5.	Perspectives futures	45
6.	Conclusion.....	46
	Bibliographie	47
	Annexes	56

Liste des figures

Figure 1. Diagramme représentatif du cycle de vie des principaux adventices (Doyle, 1991).....	2
Figure 2. Schéma de fonctionnement et interaction des interactions techniques, couvert cultivé et adventices (Valantin-Morison, M. Guichard, L. Jeuffroy, 2008).	6
Figure 3. Cycle de vie des adventices et dynamique de croissance de la population modélisée par DynWeed. sm : mortalité des semences ; pm : mortalité des plantes ; sp : nombre de graines par plante ; gr : taux de germination des graines ; t : temps et K : capacité d'accueil.	10
Figure 4. Variables du modèle DynWeed influençant le cycle de vie et le développement des adventices. OS : Occupation du Sol. Dans une simulation donnée, une parcelle conserve la même valeur de la variable OS mais le type de culture et le labour sont affectés de manière stochastique. Les fractions indiquent la probabilité que la variable prenne cette valeur une année donnée.	10
Figure 5. Dispersion cumulée en fonction de la distance pour 16 espèces d'adventices (Thomson et al., 2010).....	13
Figure 6. Dispersion dans le cas d'une courbe Gaussienne de paramètre $\sigma = 12$. (A) Courbe de dispersion en dimension 1, espace continu et détermination des distances moyenne et maximale de dispersion ; (B) les différentes formes de la courbe en fonction du paramètre σ ; (C) Application de la courbe de dispersion à un espace tridimensionnel discret (par exemple ici résolution de 4 m^2) même si en pratique, on utilise comme résolution de la courbe de dispersion la résolution de la grille représentant le paysage) et (D) résultat de la dispersion sur une grille 3×3 de résolution 20 m^2	15
Figure 7. Taille moyenne des parcelles en fonction du nombre de parcelle pour les 1000 échantillons de parcellaire. Les points rouges sont les 9 parcellaire sélectionnés pour être utilisés dans les simulations. « nbF » est le nombre de parcelles dans chaque ensemble parcellaire.	16
Figure 8. Plan de simulations du modèle DynWeed avec les variations du paysage et leurs paramètres (40 combinaisons), de l'occupation du sol et leurs proportions (7 combinaisons) et du paysage (9 combinaisons). Chaque combinaison possible a été répétée 10 fois, totalisant 25200 simulations. Conv : conventionnelle ; Bio : biologique ; PM : prairie permanent.....	17

Figure 9. Exemple d'une simulation de 30 ans montrant la dispersion des graines adventices. Le nombre se réfère à l'année. L'an 1 montre la quantité de semences x (Annexe II) appliquée dans une zone de 6400 m ² au milieu de la parcelle centrale du paysage pour calculer l'évolution de la dispersion des graines des adventices.....	18
Figure 10. Cycle de vie des adventices simulé par le modèle FlorSys. Succession de stades de vie (« Plantules » - « levées ») liés par des fonctions (←→) dépendant du système de culture et des conditions pédo-climatiques, avec des processus de mortalité (←...)	20
Figure 11. Relation entre les différents modes de dispersion et la dispersion (log) moyenne et maximal pour les 16 espèces adventices. Les numéros en haut du graphique indiquent le nombre d'espèce de chaque catégorie.	22
Figure 12. Dispersion moyenne des 16 espèces adventices par le mode de dispersion classifié par Base Flor (Julve, 2015), Issanchou (Issanchou, 2013), D3 (Hintze et al., 2013) et Fried (Fried, Kazakou, et Gaba, 2012). Les numéros en haut du graphique sont la taille des données pour chaque boîte.....	23
Figure 13. Variation des paramètres ϵ et μ de la courbe Weibull après le filtre de dispersion pour (B et C) la distance moyenne et (D et E) la proportion de graines dans le pixel de 400 m2 pour le modèle DynWeed.....	24
Figure 16. Évolution du nombre de graines dans tout le paysage (somme des 4 différentes types d'espèces adventices). Pour chaque type de courbe de dispersion, la ligne en pointillé marron est la médiane pour l'occupation du sol conventionnelle (Conv); vert foncé pour l'occupation biologique (Org) ; vert clair pour l'occupation prairie (PM) et noir pour la médiane de toutes les occupations du sol (Median). Les lignes grises montrent la variation de chaque simulation avec le somme des graines de toutes les occupations du sol, 10080 pour Weibull et 2Dt et 2520 pour Gaussienne et Exponentiel.....	27
Figure 18. Évolution de la diversité (indice de Shannon) des plantes adventices dans tout le paysage. Pour chaque type de courbe de dispersion, la ligne en pointillé marron est la médiane pour l'occupation du sol conventionnelle (Conv); vert foncé pour l'occupation biologique (Org) ; vert clair pour l'occupation prairie (PM) et noir pour la médiane de toutes les occupations du sol (Median). Les lignes grises montrent la variation de chaque type de simulation, 10080 pour Weibull et 2Dt et 2520 pour Gaussienne et Exponentiel.....	28

- Figure 20. L'évolution des parcelles colonisées pour les graines adventices par les différents courbes de dispersion. Une explication détaillée du calcul de cette évolution peut être vu dans la section 2.1.3. Pour chaque type de courbe de dispersion, les lignes grises montrent la variation de chaque type de simulation, 10080 pour Weibull et 2Dt et 2520 pour Gaussienne et Exponentiel. La ligne en pointillé est la médiane de toutes les simulations. 29
- Figure 14. Analyse en composante principale (ACP) de la densité de graines (nombre par m^2) dans tout le paysage (TDAF) et dans la principale occupation du sol (TDMLU), de la diversité d'espèces adventices (WD) et du temps pour couvrir tout le paysage (dA1). Les données sont regroupées par (B) l'occupation principale du sol (marron pour le conventionnelle, vert foncé pour le biologique et vert clair pour la prairie) et (A) la proportion entre les occupations du sol (Rouge pour la proportion de 50%, verte pour 97% et bleu pour 100%). Les boxplots représentent la variance de chaque ensemble de données associées à son axe. 30
- Figure 15. Analyse en composante principale (ACP) de la quantité de graines (par m^2) dans tout le paysage (TDAF), de la diversité d'espèces adventices (WD) et du temps pour couvrir tout le paysage (dA1). Les données sont regroupées par les différentes courbes de distribution Exponentiel, 2Dt, Gaussienne et Weibull. 32
- Figure 17. Somme du nombre de graines pour les 4 espèces après les 50 ans de simulations pour les différentes occupations du sol et ses proportions. Chaque boîte est le résultat de 1440 simulations pour les courbes Weibull et 2Dt et 360 simulations pour les simulations pour les courbes Gaussienne et Exponentiel. Les couleurs montrent l'occupation du sol où marron est conventionnelle ; vert foncé biologique et vert clair prairie..... 35
- Figure 19. Diversité des espèces adventices après les 50 ans de simulations pour les différentes occupations du sol et ses proportions. Chaque boîte est le résultat de 1440 simulations pour les courbes Weibull et 2Dt et 360 simulations pour les courbes Gaussienne et Exponentiel. Les couleurs montrent l'occupation du sol où marron est conventionnelle ; vert foncé biologique et vert clair prairie..... 37
- Figure 21. Temps pour attendre tout le paysage pour les différentes occupations du sol et ses proportions. Chaque boîte est le résultat de 1440 simulations pour les courbes Weibull et 2Dt et 360 simulations pour les courbes Gaussienne et Exponentiel. Les

couleurs montrent l'occupation du sol où marron est conventionnelle ; vert foncé biologique et vert clair prairie. 38

Figure 22. Variation des 9 parcellaire contrastants pour les occupations du sol conventionnelle (marron) et biologique (vert). Chaque boîte est le résultat de 1200 simulations. Par chaque occupation du sol, les 9 parcellaire varient en fonction du nombre de parcelle (augmentation du nombre de parcelles de gauche à droite)..... 39

Liste des tableaux

Tableau 1. Niveau du taux de mortalité (pm) des plantes adventices en fonction du type de désherbage et de son intensité.	11
Tableau 2. Courbes de distribution pour représenter la dispersion des graines des adventices et ses respectives variations des paramètres.	12
Tableau 3. Caractéristiques biologiques (hauteur des plantes, poids et mode de dispersion des graines des adventices) et de la dispersion (distance moyenne et maximum des graines des adventices) (Thomson et al., 2010) des plantes qui ont présenté moins de 85% de la dispersion cumulée à 20 m.	13
Tableau 4. Description des variables.....	19
Tableau 5. Gamme de variation des paramètres de chaque courbe de dispersion utilisée pour les simulations.	25
Tableau 6. Analyse de variance de la dispersion moyenne pour chaque courbe de dispersion. Les paramètres A et B sont ϵ et μ pour Weibull et α et β pour 2Dt. Le paramètre A est σ pour Gaussienne et λ pour Exponentiel. * P < 0,001	25
Tableau 7. Relation entre les variables de sortie du modèle et les deux premières dimensions de l'analyse en composantes principale (ACP). WD est la diversité d'espèces adventices ; TDAF et TFMLU sont la quantité de graine dans tout le paysage et dans la principale occupation du sol, respectivement ; dA1 est le temps pour couvrir tout le paysage. Les valeurs en rouge sont les deux variables les plus associées avec l'axe.	31
Tableau 8. Relation entre les variables de sortie du modèle et les deux premières dimensions de l'analyse en composantes principale (ACP) pour les scénarios 100% conventionnelle et 50% biologique/50% prairie. WD est la diversité d'espèces adventices ; TDAF est la quantité de graine dans tout le paysage ; dA1 est le temps pour couvrir tout le paysage. Nombres rouges sont les variables plus associées avec l'axe.	32
Tableau 9. Analyse de variance de la sortie du modèle DynWeed (TDAF : quantité de graines (par m ²) dans tout le paysage ; TDMLU quantité de graines dans la principale occupation du sol ; WD : la diversité d'espèces adventices ; dA1 : temps pour couvrir tout le paysage) sur les différentes courbes, occupations du sol (OS), proportions d'occupation du sol (Prop. OS), type de paysage et leurs interactions. * P < 0,001 ...	33

1. Introduction

1.1. Contexte d'étude

Les adventices sont fréquemment citées comme un des grands problèmes sur les systèmes de grandes cultures conventionnels ou biologiques (Valantin-Morison et al. 2008) et cette caractéristique est principalement liée à leur capacité d'adaptation par un cycle annuel, la dormance des semences et une croissance rapide (Fried, 2010).

En raison de la grande efficacité des herbicides (> 90%) et une large distribution des adventices, ils sont fortement utilisés en agriculture. Cependant, la pratique du désherbage chimique est très critiquée à la fois pour les aspects techniques, environnementaux et sociaux. L'utilisation des herbicides de manière intensive crée une pression de sélection sur les adventices qui rend plus intense l'émergence de résistances. Par ailleurs, les résidus d'herbicide sont une des contributions majeures de l'agriculture à la dégradation de la qualité des eaux (Munier-Jolain, Chauvel, et Gasquez, 2005).

L'utilisation des produits phytosanitaires (toutes catégories confondues) est concentrée (75%) dans les grandes cultures, plus particulièrement dans le cas des céréales à paille (blé tendre et orge) et du colza, dans lequel est distribuée 70% de la surface. Concernant les pratiques agricoles de protection phytosanitaire appliquées actuellement aux grandes cultures, on peut voir que l'IFT (indice de fréquence de traitement) moyen occupée par 9 grandes cultures est de 3.9 et que les herbicides occupent 40 % du total d'IFT moyenne par rapport aux fongicides et insecticides pour toutes cultures confondues (Butault et al., 2010).

Mais les adventices ne sont pas seulement compétitives des espèces cultivées, elles ont aussi des fonctions importantes dans les agroécosystèmes. Elles ont de nombreuses interactions avec d'autres organismes (Petit et al., 2011), par exemple, elles sont les principales sources alimentaires pour de nombreux diversité d'animaux comme les pollinisateurs (Gibson et al., 2006). De plus, les adventices peuvent être une source alternative d'aliment pour certains organismes qui jouent un rôle dans la gestion des ravageurs (Hawes et al., 2003).

Pour respecter ces fonctions écologiques et favoriser les services écosystémiques qui en découlent, la gestion de la flore adventice doit viser à maîtriser les abondances et non à éliminer les espèces (Sicard et al. 2012). Il faut donc connaître les facteurs écologiques (biotiques et abiotiques) et techniques qui sont directement et indirectement liées aux communautés d'adventices. Compte tenu de la complexité des facteurs enjeux et des effets

d'interactions, les approches systèmes de cultures et le recours à la modélisation sont des cadres d'études particulièrement adaptés.

1.2. Biologie des adventices

1.2.1. Le cycle de vie

La majorité des adventices sont des espèces annuelles et possèdent généralement un cycle similaire à celui présenté dans la Figure 1. Les semences des espèces adventices peuvent avoir des phases de dormances qui peuvent conduire à une accumulation de semences dans le sol.

Dans ce cycle, on peut voir deux grandes phases : celle de la graine et la phase de la plante. Les graines peuvent mourir, rester dormantes ou germer. Lorsqu'elles germent, elles produisent des plantes qui, si elles survivent tout le cycle, vont produire de nouvelles graines. Les graines nouvellement produites sont susceptibles d'être consommées par des prédateurs avant de rejoindre le stock de graines. Donc la dynamique des espèces adventices est très dépendante du stock de graines puisque la phase plante est plus courte, en temps, par rapport la phase graine (Doyle, 1991).

En plus des espèces annuelles, on peut trouver des espèces pluriannuelles ou vivaces. Ces espèces se reproduisent peu par graines et plus par propagation végétative (Sicard, Fontaine, et Zaganiacz, 2012).

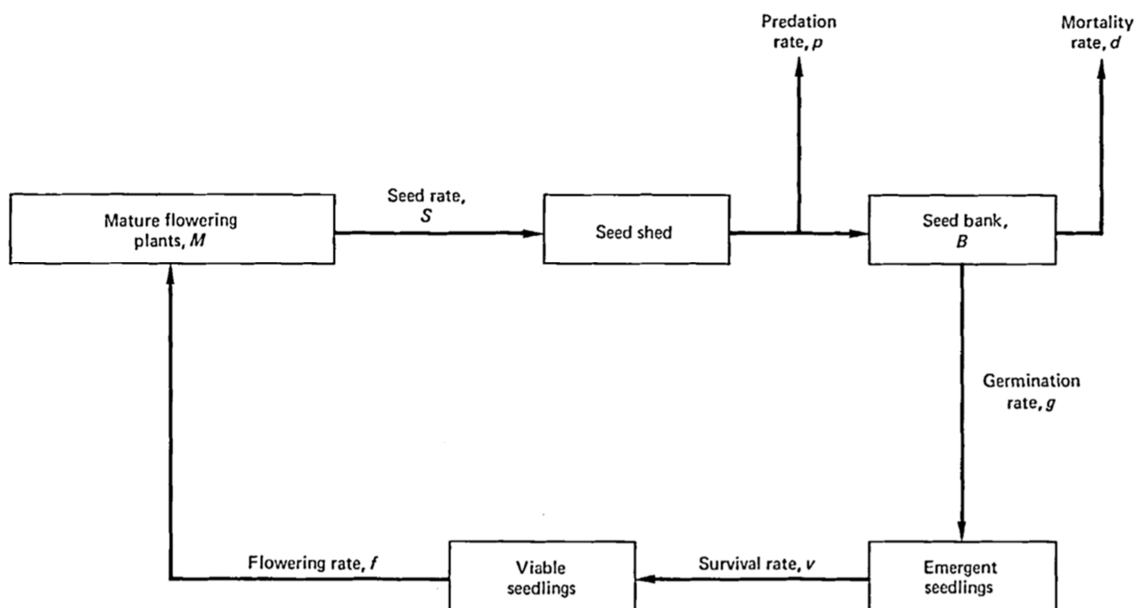


Figure 1. Diagramme représentatif du cycle de vie des principaux adventices (Doyle, 1991).

Parmi les paramètres biologiques déterminant la dynamique des adventices, les plus importants sont la période de grenaison, le nombre de semences produites par plante, la durée de vie des graines, la profondeur germination idéale (Sicard, Fontaine, et Zaganiacz, 2012), le taille et le poids des graines (Benvenuti, 2007). La compétition ou des facteurs abiotiques peuvent aussi interférer avec la dynamique des adventices. Par exemple, l'utilisation de *Brachiaria brizantha* comme fourrage d'inter-culture du maïs réduit l'incidence des adventices en raison de l'élévation de la production de la biomasse (Borghi et al., 2008) ; l'orientation et la vitesse du vent influencent la distance de dispersion de la *Conyza bonariensis*, une adventice importante de distribution mondiale (Savage, Borger, et Renton, 2014).

1.2.2. La dispersion des adventices

La dispersion des semences est très importante pour la survie de nombreuses espèces végétales, tant dans l'environnement naturel et que dans les paysages agricoles (Benvenuti, 2007). Pour les adventices, la dispersion des graines est fondamentale, principalement dans l'agroécosystème arable, où les adventices sont majoritairement composés d'espèces annuelles (Doyle, 1991) qui investissent plus dans la production de semences que dans la survie propre de la plante (Winkler et Fischer, 2002).

De manière générale, le succès écologique d'une espèce dépend souvent d'un compromis optimal entre la dispersion dans le temps (dormance) et la dispersion dans l'espace, c'est-à-dire que les espèces qui ont des moyens efficaces de dispersion à travers l'espace ont une réduction significative de la dormance (Rees, 1993). La diversification des stratégies de survie, comme par exemple la dispersion, réduit le risque d'extinction car elle permet de rechercher des environnements adaptés à la croissance et à la survie de l'espèce donnée (Benvenuti, 2007). La dispersion permet par exemple d'éviter des conditions difficiles, de réduire la concurrence de parenté ou la répartition des risques entre les descendants ou de permettre le flux de gènes (Matthysen, 2012).

On peut classer la dispersion spatiale des semences en dispersion horizontale et verticale. Dans la dispersion horizontale, les graines sont dispersées par le vent (anémochore), par l'eau (hydrochore), par les animaux (zoochore), avec plusieurs sous catégories : dispersion sur l'animal (epizoochore), dans l'animal (endozoochore) et au moyen des fourmis (mirmécochore) et par l'homme (anthropochore). En plus, on peut voir les espèces polychore qui présentant plus d'un moyen de dispersion (Benvenuti, 2007).

Dans la dispersion verticale, aussi connu comme barochore, les graines ne sont pas vraiment disperser, c'est en fait l'absence d'un vecteur de dispersion et donc une dispersion pour gravité (Frantzen and et Bouman, 1989).

Cependant, malgré les informations détaillés sur les aspects écologiques de la dispersion dans l'écosystème naturel (Clobert et al., 2012), peu d'études agronomiques sur la dispersion des semences dans un environnement agricole et à l'échelle du paysage sont disponibles (Benvenuti, 2007 ; Petit et al., 2011).

1.2.3. Le rôle de la dispersion humaine

La dispersion des semences par l'activité de l'homme (anthropochore) peut intensifier ou modifier la dispersion naturelle des semences (Benvenuti, 2007 ; Petit et al., 2013). Dans les activités agronomiques, on peut lister une diversité de mouvements anthropiques directes ou indirectes et à l'intérieur ou à l'extérieur de l'exploitation. Les facteurs agronomiques directs dans l'exploitation sont généralement associés aux pratiques culturales, comme par exemple, le transport des semences dans les moissonneurs quand la récolte coïncide avec la maturation des graines des adventices (Boyd et White, 2009), l'irrigation (Kakhki et al., 2013) ou l'épandage du fumier (Pleasant et Schlather, 1994). Concernant le fumier, l'utilisation d'un digesteur peut diminuer efficacement la viabilité des graines des adventices (Johansen et al., 2013). La production elle-même peut être une source de dispersion lorsque les graines des adventices sont dispersées par les animaux d'élevage via leur pelage (Römermann, Tackenberg, et Poschlod, 2005) ou par ingestion (Pleasant et Schlather, 1994).

Les pratiques agricoles peuvent avoir un effet plus indirect. Ainsi, le transport des produits agricoles est une source importante de dispersion des graines des adventices (notamment impureté des lots de semences (Donald et Ogg, 1991), de même que le transport des récoltes d'un champ à l'autre et d'un champ au silo (Pessel et Lecomte, 2000)). Les graines adventices peuvent également se déplacer par les machines de récolte (McCanny et Cavers, 1988) ou par adhérence du sol aux roues des machines agricoles (Benvenuti, 2007). Encore, il y a des exemples de coévolution entre les adventices pour argumenter sa capacité de dispersion, comme la synchronisation entre la maturation des graines des adventices et les pratiques agricoles (Simard et Légère, 2004) ou l'imitation des graines des adventices avec les graines des cultures (Benvenuti, 2007) comme une stratégie de survie efficace.

En dehors des activités agricoles, les activités humaines peuvent plus généralement engendrer une dispersion des graines par adhésion aux roues de voitures (Garnier, Pivard, et Lecomte, 2008 ; Von Der Lippe et Kowarik, 2007), par le flux d'air en bord de route liés au passage de véhicules (von der Lippe et al., 2013), par les machines utilisées pour la gestion des accotements routiers (Vitalos et Karrer, 2009) et même par les randonneurs (Pickering et al., 2011).

Même si l'existence de ces différents vecteurs de dispersion anthropochore a été mise en évidence, leur quantification relative (entre eux et par rapport à la dispersion naturelle) n'est pas documentée. L'impact de ce mode de dispersion dans la dynamique est également méconnu.

1.3. La gestion agroécologique des adventices

La gestion agroécologique est un processus innovant qui vise à contrôler la flore adventice mais aussi la préserver comme support des services écosystémiques. Pour maîtriser les adventices, il faut donc connaître les processus écologiques et techniques qui sont directement et indirectement liées aux adventices, comme la compétition (par ex. Valantin-Morison et al. 2008), la perturbation de la croissance (par ex. Petit et al. 2011, Valantin-Morison, M. Guichard, L. Jeuffroy 2008) et la gestion des systèmes de culture en l'empêchant de se développer (Munier-Jolain, Chauvel, et Gasquez, 2005).

La compétition est généralement dépendante de la densité des plantes et peut être divisée en trois différentes parties, en fonction de la ressource : la compétition pour l'eau, l'azote (et autres minéraux) et la lumière. La compétition pour l'eau et l'azote est basée sur les mêmes principes et peut varier surtout pour les différentes ressources utilisées, les différents métabolismes photosynthétiques (C3 et C4), la direction et la densité des racines et la période du développement foliaire (Ofori et Stern, 1987). La compétition pour la lumière est dépendante de la surface foliaire, de la biomasse et de l'architecture de la culture lesquelles permettent une interception plus efficace de la lumière (Valantin-Morison et al. 2008).

La perturbation du développement des adventices est une autre stratégie adoptée pour contrôler les adventices qui pourrait réduire l'utilisation ou être plus efficace que les herbicides. Par exemple, perturber de manière mécanique leur croissance et leur reproduction par destruction de la plante adventice au cours de son cycle (Valantin-

Morison et al. 2008) ou renforcer le développement des prédateurs naturels, tels que les oiseaux et les carabes, peuvent contribuer à la gestion des adventices (Petit et al., 2011).

Du point de vue des techniques agronomiques, on peut citer le labour du sol, la diversification de la rotation, le faux-semis et l'adaptation de la conduite des cultures pour augmenter leur aptitude concurrentielle (Munier-Jolain, Chauvel, et Gasquez, 2005). De plus, favoriser les différentes variétés, les espèces étouffantes et modifier les dates de semis et de fertilisation azoté sont des moyennes de gestion qui peuvent être utilisés pour favoriser la compétition au profit de la culture (Valantin-Morison et al. 2008).

D'une manière plus systémique, le schéma suivant montre les interactions entre les actions techniques, la culture et les adventices (Figure 2).

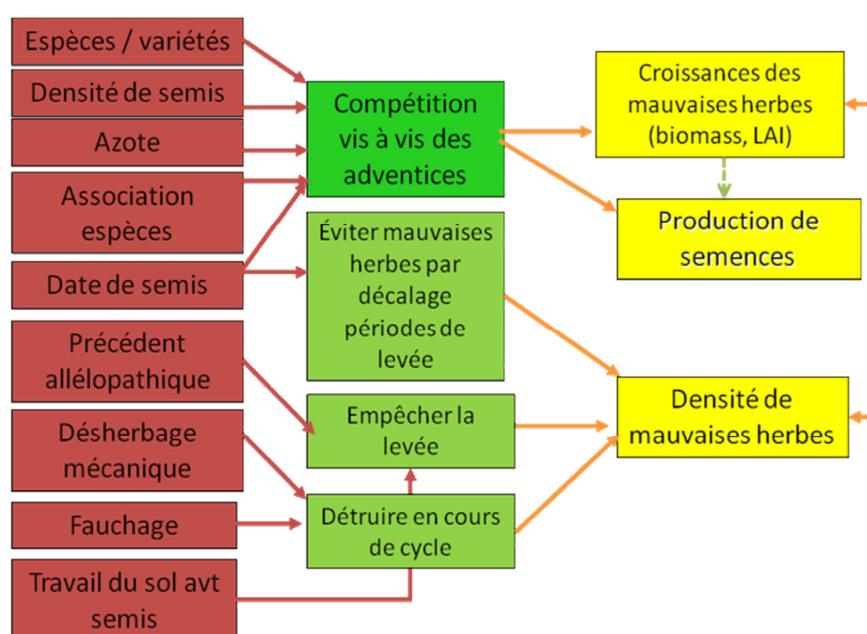


Figure 2. Schéma de fonctionnement et interaction des interactions techniques, couvert cultivé et adventices (Valantin-Morison, M. Guichard, L. Jeuffroy, 2008).

La connaissance de la distribution spatiale des adventices peut aussi faciliter leur maîtrise (Cardina, Johnson, et Sparrow, 2012), l'utilisation de méthodes préventives qui peuvent éviter l'entrée des espèces dans les agroécosystèmes, comme de bandes enherbées (Sheley, Manoukian, et Marks, 1996) et, selon Ghera & Roush (1993), elle pourrait être plus efficace que la connaissance de la concurrence entre les cultures et les adventices (Benvenuti, 2007).

La gestion agroécologique des adventices est donc une alternative intéressante où on applique des connaissances actuelles sur les pratiques agricoles et les populations

d'adventices pour concevoir de nouveaux systèmes de culture qui nécessiteraient peu d'herbicides pour gérer ces adventices (Petit et al., 2011). Cependant, concevoir de nouveaux systèmes de culture exige beaucoup d'informations et de connaissances sur les différents facteurs (en combinaison) influençant les adventices. Par ailleurs, la contribution des adventices aux services écosystémiques est difficile à mesurer. Ainsi, la modélisation qui permet de représenter les effets de combinaisons de facteur est pertinente pour comprendre les mécanismes et explorer une large gamme de scénarios.

1.4. Le rôle de la modélisation

L'étude des effets des systèmes de culture sur la flore et la recherche de systèmes innovants pour une gestion agroécologique des adventices a notamment été menée à l'échelle de la parcelle à l'aide du modèle FlorSys. En revanche, il n'y a pas beaucoup d'études sur les réponses des adventices au contexte paysager (unique ou un ensemble de paysages) en fonction de la composition et de la structure du paysage (Petit et al., 2011). Un des facteurs potentiels de cette gestion intégrée est de considérer une échelle spatiale plus large que la parcelle pour prendre en compte le processus de dispersion des adventices (naturelle et anthropique) entre parcelles proches voire même sur de longues distances (Benvenuti, 2007). Cette approche à l'échelle du paysage doit permettre de tenir compte de l'effet de la complexité et l'hétérogénéité des paysages (Petit et al., 2011). A cette échelle large, la modélisation trouve également tout son sens afin de considération de la dynamique des adventices dans les mosaïque agricoles et explorer des scénarios d'organisation spatio-temporelle des cultures, des pratiques et des habitats semi-naturels (Petit et al., 2011).

Les modèles sont, de manière générale, une représentation résumée, en fonction du nombre de facteurs, de la réalité. Du point de vue agronomique, les modèles sont des outils pour résumer les effets des pratiques culturales sur les populations des adventices et la biodiversité associée. S'il existe des modèles particulièrement orientés vers des questions de recherche, certains modèles (ou des adaptations de modèles de recherche) visent plus particulièrement les acteurs du monde agricole et les décideurs publics (Colbach et al., 2013).

Les modèles qui décomposent le cycle de vie des adventices en processus élémentaires en fonction des effets biophysiques des systèmes de culture, en interaction avec la biologie et les variables environnementales sont intéressants pour comprendre et

prévoir la variabilité des effets observés pour les différentes techniques de cultures (N Colbach et al., 2014). De plus, il faut connaître la variabilité de ces effets, par exemple, sur le climat pour évaluer la robustesse et les risques des scénarios testés (Colbach et al., 2013).

Un autre facteur important à considérer dans ces modèles est la dispersion des graines car le lien entre la reproduction des plantes et le recrutement joue un rôle important dans la structure et diversité des communautés (Schupp et Fuentes, 1995), ainsi que dans la dynamique de la population (Godinez-Alvarez, Valiente-Banuet, et Rojas-Martinez, 2002). Ainsi, la prise en compte des parcelles voisines dans les modèles à l'échelle de la parcelle et les modèles à l'échelle du paysage peuvent être plus pertinentes pour évaluer la dynamique de la population des adventices et aussi considérer l'important facteur de la dispersion humaine.

1.5. Objectif

Concevoir des systèmes de cultures innovant qui permettent à la fois de maîtriser les abondances et de préserver le rôle des adventices dans les services écosystémiques est important pour la manutention de la biodiversité. Dans ce contexte, c'est important aussi tirer parti des processus spatiaux et des agencements des systèmes de cultures et des habitats semi-naturels dans le paysage. Pour cela, deux modèles, un à l'échelle de la parcelle (et des parcelles voisines) et l'autre à l'échelle du paysage, ont été créés pour y répondre. Cependant, du fait de l'importance de la dispersion dans le paysage, il faut évaluer, de quelle manière et avec quelle sensibilité, le rôle de la dispersion des adventices dans ces deux modèles. L'objectif clé du stage a été donc d'explorer la réponse de deux modèles à la dispersion des graines des adventices.

Pour y répondre les objectifs spécifiques ont été définis :

- (i) Trouver les variables biologiques associées à la dispersion des graines d'aventices ;
- Pour le modèle DynWeed :
 - (ii) Implémenter différentes courbes de distribution pour représenter la dispersion des graines des adventices ;
 - (iii) Identifier la gamme de variabilité des paramètres des courbes de dispersion implémentées qui correspond le mieux à la réalité et ;

- (iv) Tester les différentes courbes implémentées sur la variation des paramètres de chaque courbe, de l'occupation du sol, de la proportion de prairie et du paysage.
- Pour le modèle FlorSys :
 - (i) Tester les différentes formes de dispersion des graines des adventices qui ont été trouvés dans la littérature ;
 - (ii) Tester les facteurs de l'espèce : la réintroduction des graines qui ont sorti des parcelles du modèle et ;
 - (iii) Tester les facteurs culturelles et du paysage : le système de culture, la structure, taille et distribution des parcelles.
- Pour les deux modèles :
 - (i) Trouver les possibles sources et proportions de la dispersion des graines des adventices pour l'homme dans les paysages anthropiques et ;
 - (ii) Tester cette dispersion des graines des adventices pour l'homme dans les deux modèles par l'introduction des graines dans le paysage modelé.

2. Matériels et méthodes

2.1. Modèle DynWeed

2.1.1. Le modèle

Le modèle DynWeed a été construit dans un langage de programmation basé sur les fonctions, la langage R (R Core Team, 2015) et les packages spatiaux « rgdal » (Bivand, Keitt, et Rowlingson, 2016) et « shapefiles » (Stabler, 2013). DynWeed est un modèle spatialement explicite qui représente le cycle de vie des espèces adventices, plus précisément la variation de la banque de graines d'une espèce dans une période de temps. Le modèle prend en compte le taux de germination des graines (gr), le taux de mortalité des graines (sm), le taux de mortalité des plantes (pm) et le nombre de graines par plante (sp) (Figure 3).

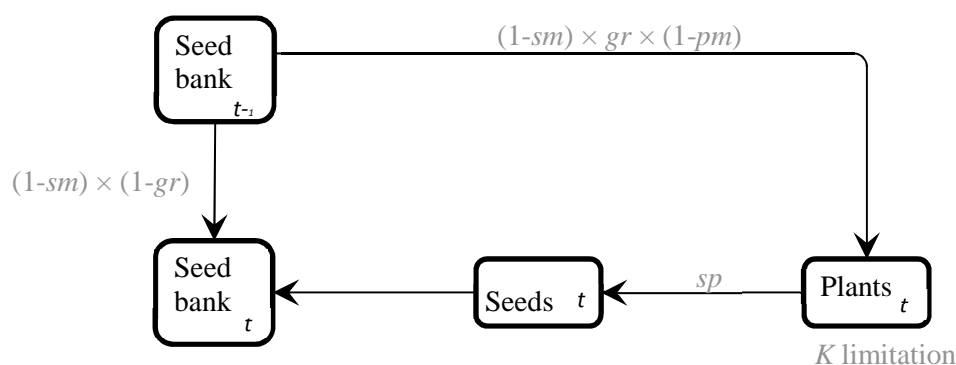


Figure 3. Cycle de vie des adventives et dynamique de croissance de la population modélisée par DynWeed. sm : mortalité des semences ; pm : mortalité des plantes ; sp : nombre de graines par plante ; gr : taux de germination des graines ; t : temps et K : capacité d'accueil.

De plus, le modèle tient compte des facteurs biologiques des adventives (taille de la graine et le période de germination), l'occupation du sol (gestion conventionnelle, biologique, en semis direct et prairie), le type de culture, et la gestion de chaque parcelle dans le paysage (Figure 4).

OS	Type de culture	Labour	Herbicides	Désherbage mécanique
Conv	Printemps (1/4)	Oui (1/4)	++	Non
		Non (3/4)		
	Hiver (3/4)	Oui (1/2)		
		Non (1/2)		
AB	Printemps (1/2)	Oui	Non	Oui
	Hiver (1/2)	Non		
Habitats semi-naturels	Prairies permanentes	Non	Non	Non

Figure 4. Variables du modèle DynWeed influençant le cycle de vie et le développement des adventives. OS : Occupation du Sol. Dans une simulation donnée, une parcelle conserve la même valeur de la variable OS mais le type de culture et le labour sont affectés de manière stochastique. Les fractions indiquent la probabilité que la variable prenne cette valeur une année donnée.

Pour tenir compte de la diversité des espèces adventives, le modèle décrit la dynamique de quatre types d'espèces (ou « espèces virtuelles ») contrastés vis-à-vis de leur réponse aux systèmes de culture et pratiques agricoles. Ces quatre types d'espèces sont

définis par la période de germination (automne ou printemps) et la taille des graines (petites graines < 5 mg ; ou grosses graines > 5 mg).

Le taux de germination (gr) et de mortalité (sm) des graines sont affectés par la période de germination, la taille des graines et l'effet du labour. Le taux de mortalité des plantes (pm) est affecté par l'usage d'herbicides ou le désherbage mécanique qui dépendent du type d'occupation du sol (Tableau 1). Le nombre de graines produit par plante (sp) est basé sur le compromis optimal entre la taille des graines et le nombre des graines par plante (Smith et Fretwell, 1974).

Tableau 1. Niveau du taux de mortalité (pm) des plantes adventices en fonction du type de désherbage et de son intensité.

Occupation du sol	Herbicide/Dés. Mécanique	Taux de mortalité	
Semis Direct	Très fort	Très fort	
Conventionnelle	Fort	Fort	
Biologique	Dés. Mécanique	Moyenne	
Prairie Permanente	-	Basse	

2.1.2. Entrées

Les entrées du modèle DynWeed sont (i) les cartes de l'ensemble parcellaire (Figure 7), (ii) les paramètres de chaque espèce dans chaque scénario pour calculer la dynamique des espèces (Annexe I), (iii) la liste des espèces adventices, (iv) le nombre de graines initial par chaque espèce présente dans la première année de simulation (Annexe II), (v) les occupations du sol et (vi) leurs proportions et (vii) les paramètres de chaque occupation du sol pour calculer l'Indicateur de Fréquence de Traitements phytosanitaires (IFT) et la note de couverture du sol (Annexe III).

2.1.3. Sorties


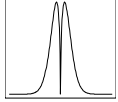

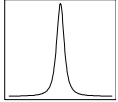
Les principales sorties du modèle DynWeed sont calculé la densité des graines (nombre de graines/m²), la densité des plantes (nombre de plantes/m²) des quatre types d'espèce et la diversité spécifique (indice de Shannon). Ces sorties sont agrégées par parcelle, par occupation du sol et pour tout le paysage, soit pour une année donnée soit en moyenne sur les années simulées. En complément, le modèle fournit des indices à l'échelle du paysage : l'IFT (moyenne pondérée par la taille des parcelles), la couverture du sol

(idem) et la diversité du paysage en termes de gestion du paysage (labour, l'utilisation d'herbicides, désherbage mécanique) et en termes d'occupation du sol (conventionnelle, biologique, semis direct ou prairie) (Figure 4).

2.1.4. Implémentation des courbes de dispersion

Les courbes de distribution adaptées à la dispersion des graines sont généralement basées sur la distribution de Kernel. Les courbes suivantes (Tableau 2) ont été utilisées pour tester laquelle sont mieux ajustées au modèle trouvé dans la littérature : Gaussienne ; Exponentiel (Austerlitz et Smouse, 2001) ; Weibull (Tufto, Engen, et Hindar, 1997 ; Weibull, 1951) et 2Dt (Clark et al., 1999). Pour chaque courbe ajoutée, il a été nécessaire d'ajuster leurs paramètres comme nous le verrons dans les sections suivantes.

Tableau 2. Courbes de distribution pour représenter la dispersion des graines des adventices et ses respectives variations des paramètres.

Nom	Expression	Paramètres	Forme
Gaussienne	$f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}}$	$\sigma > 0$	
Weibull	$f(x) = \frac{\epsilon - 1}{\epsilon\mu^\epsilon} \epsilon x^{\epsilon-1} e^{-\frac{\epsilon-1}{\epsilon\mu^\epsilon} x^\epsilon}$	$\epsilon > 1$ $\mu > 0$	
Exponentiel	$f(x) = \frac{1}{2\pi\lambda^2} e^{-\frac{x}{\lambda}}$	$\lambda > 0$	
2Dt	$f(x) = \frac{\beta - 1}{\alpha^2\pi} 1 + \left(\frac{x^2}{\alpha^2}\right)^{-\beta}$	$\alpha > 0$ $\beta > 1$	

2.1.5. Jeux de données pour le réglage des paramètres des courbes

La variation et le réglage des paramètres de courbes implémentées ont été basées sur les modèles de dispersion des graines créés pour chaque espèce par Thomson et al. (2010) (Figure 5). Les espèces utilisés et leurs respectifs codes sont *Alopecurus myosuroides* (ALOMY), *Amranthus retroflexus* (AMARE), *Avena fatua* (AVEFA), *Capsella bursa-pastoris* (CAPBP), *Chenopodium album* (CHEAL), *Echinochloa crus-galli* (ECHCG), *Galium aparine* (GALAP), *Geranium dissectum* (GERDI), *Polygonum aviculare* (POLAV), *Fallopia convulvus* (POLCO), *Polygonum persicaria* (POLPE), *Senecio vulgaris* (SENVU), *Sonchus asper* (SONAS), *Solanum nigrum* (SOLNI), *Stellaria media*

(STEME), et *Veronica hederifolia* (VERHE). Chaque équation pour chaque espèce adventice a été calculée en fonction de la hauteur maximale de la plante, le poids moyen des graines et du mode de dispersion (par ex. anémochorie), donc après avec l'équation, il a été calculé la dispersion moyenne et maximale.

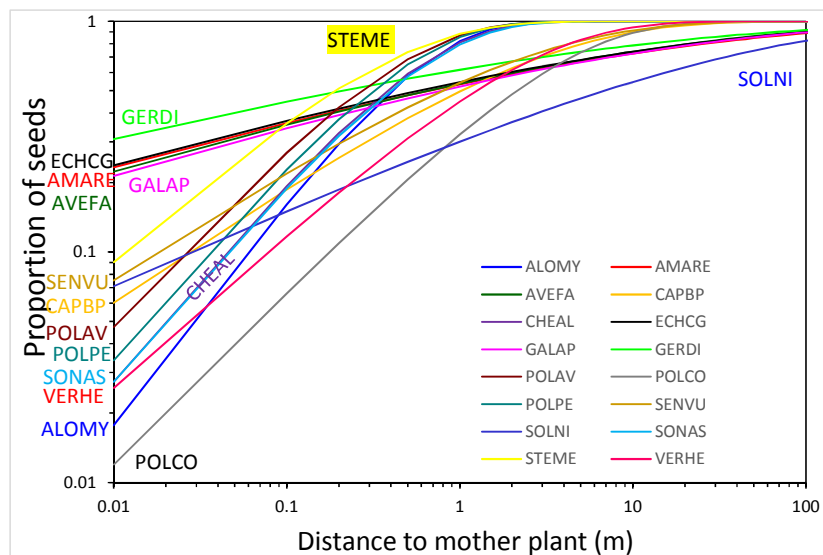


Figure 5. Dispersion cumulée en fonction de la distance pour 16 espèces d'adventices (Thomson et al., 2010).

La dispersion moyenne des graines des 16 espèces adventices a été de 1,0 m (médian = 0,6 ; min = 0,2 et max = 6,8) et la maximale de 47,7 m (médian = 9,5 ; min = 1,1 et max = 226,1) (Thomson et al., 2010). Comme le modèle DynWeed travail sur une résolution de 400 m², on a retiré les espèces qui ont présenté moins de 85% de la dispersion cumulée à 20 m de distance (Tableau 3) pour ne considérer que les espèces dispersant de manière significative à l'échelle du paysage du modèle.

Tableau 3. Caractéristiques biologiques (hauteur des plantes, poids et mode de dispersion des graines des adventices) et de la dispersion (distance moyenne et maximum des graines des adventices) (Thomson et al., 2010) des plantes qui ont présenté moins de 85% de la dispersion cumulée à 20 m.

Esp	Hauteur	Masse	Mode	dMoy (m)	dMax (m)
AMARE	1,2	0,38	Epizoochory	0,66	123,01
AVEFA	1,6	18,5	Epizoochory	0,65	92,29
ECHCG	1,2	2,24	Epizoochory	0,58	102,62
GALAP	1,8	7,37	Epizoochory	0,77	106,05
GERDI	0,4	2,12	Epizoochory	0,21	67,88
SOLNI	0,75	0,8	Endozoochory	6,84	226,10
Moyenne	1,16	5,24		1,62	119,66

2.1.6. Paramétrage des courbes

Afin d'explorer l'effet des paramètres des courbes de dispersion dans le modèle DynWeed, il a été nécessaire de déterminer quelle gamme de variation des paramètres correspondaient au mieux au processus de dispersion réelle. Pour y répondre, j'ai d'abord exploré le comportement des courbes de dispersion et des sous-fonctions de DynWeed dédiées à la dispersion, pour une large gamme de ces paramètres. Dans un premier temps, j'ai calculé dans chaque cas (Figure 8A et 8B) la distance de dispersion moyenne attendue (50% de la courbe de dispersion théorique cumulée) et la distance de dispersion « maximale » attendue (95% de la courbe de dispersion théorique cumulée). Dans un deuxième temps, compte tenu du fait que le modèle DynWeed utilise une représentation discrète de l'espace sous forme de pixel (raster, ou « grille »), j'ai ensuite utilisé une représentation discrète de chaque courbe de dispersion (« filtre de dispersion », Figure 8C) pour analyser comment se dispersaient 100 graines initialement présentes dans le pixel central d'une grille théorique. J'ai alors calculé, dans cette approche discrète, la dispersion moyenne, la dispersion maximale et le pourcentage de graines restant dans le pixel central pour chaque combinaison de paramètres (Figure 6D). Le pourcentage de graines restant dans le pixel central est un paramètre important, car la résolution du modèle DynWeed (400 m^2) étant relativement grande, les situations dans lesquelles la quasi-totalité des graines restent dans le pixel central correspondent à des situations où DynWeed ne permettra pas de rendre compte de la dispersion.

A partir de l'analyse de ces cinq descripteurs, j'ai défini une gamme réduite et un pas de variation pour chacun des paramètres des quatre courbes de dispersion considérées, afin d'effectuer l'analyse de sensibilité avec le modèle DynWeed.

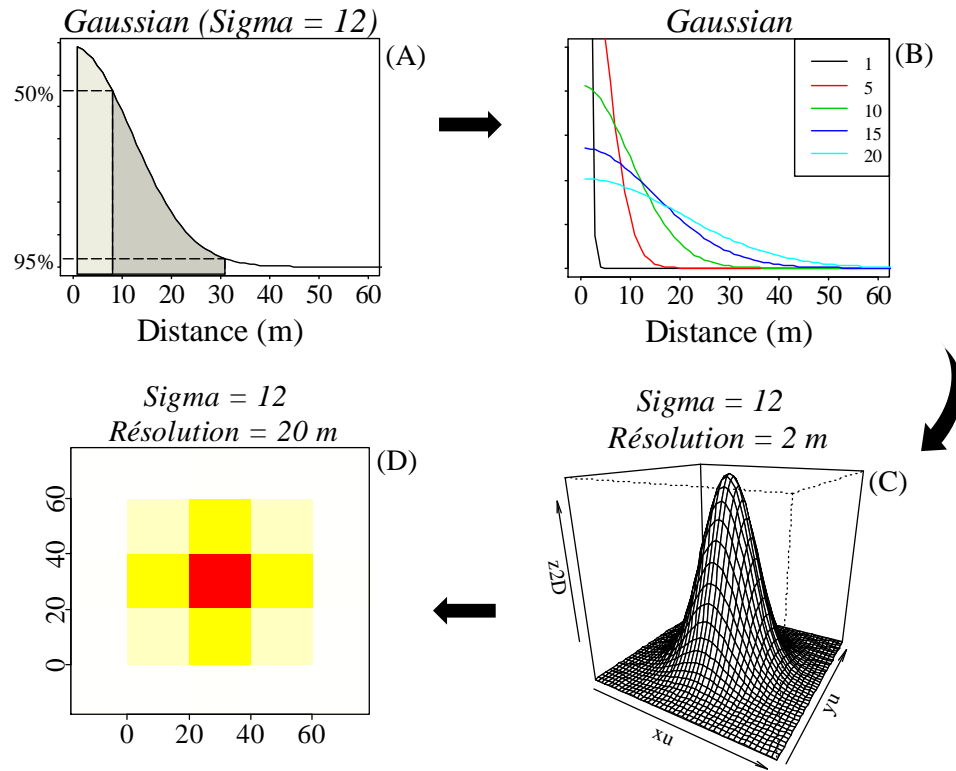


Figure 6. Dispersion dans le cas d'une courbe Gaussienne de paramètre $\sigma = 12$. (A) Courbe de dispersion en dimension 1, espace continu et détermination des distances moyenne et maximale de dispersion ; (B) les différentes formes de la courbe en fonction du paramètre σ ; (C) Application de la courbe de dispersion à un espace tridimensionnel discret (par exemple ici résolution de 4 m²) même si en pratique, on utilise comme résolution de la courbe de dispersion la résolution de la grille représentant le paysage) et (D) résultat de la dispersion sur une grille 3 x 3 de résolution 20 m².

2.1.7. Utilisation de parcellaires variés

Pour tenir compte des effets liés aux forme, taille et nombre de parcelles, , chaque scénario a été utilisé avec en 9 parcellaires contrastés. Dans un premier temps, 1000 échantillons de taille fixe (7224 x 6124 m, taille correspondant à la zone d'étude de Fénay de l'INRA de Dijon) ont été sélectionnés aléatoirement à partir de la carte du Département Côte d'Or – Bourgogne (RPG 2012). Pour chaque échantillon de parcellaire sélectionné, nous avons calculé le nombre de parcelles et la taille moyenne des parcelles (Figure 7A). Nous avons ensuite sélectionné 9 parcellaire (dont la zone de Fénay) qui représentent la gamme de variation de la région (Figure 7).

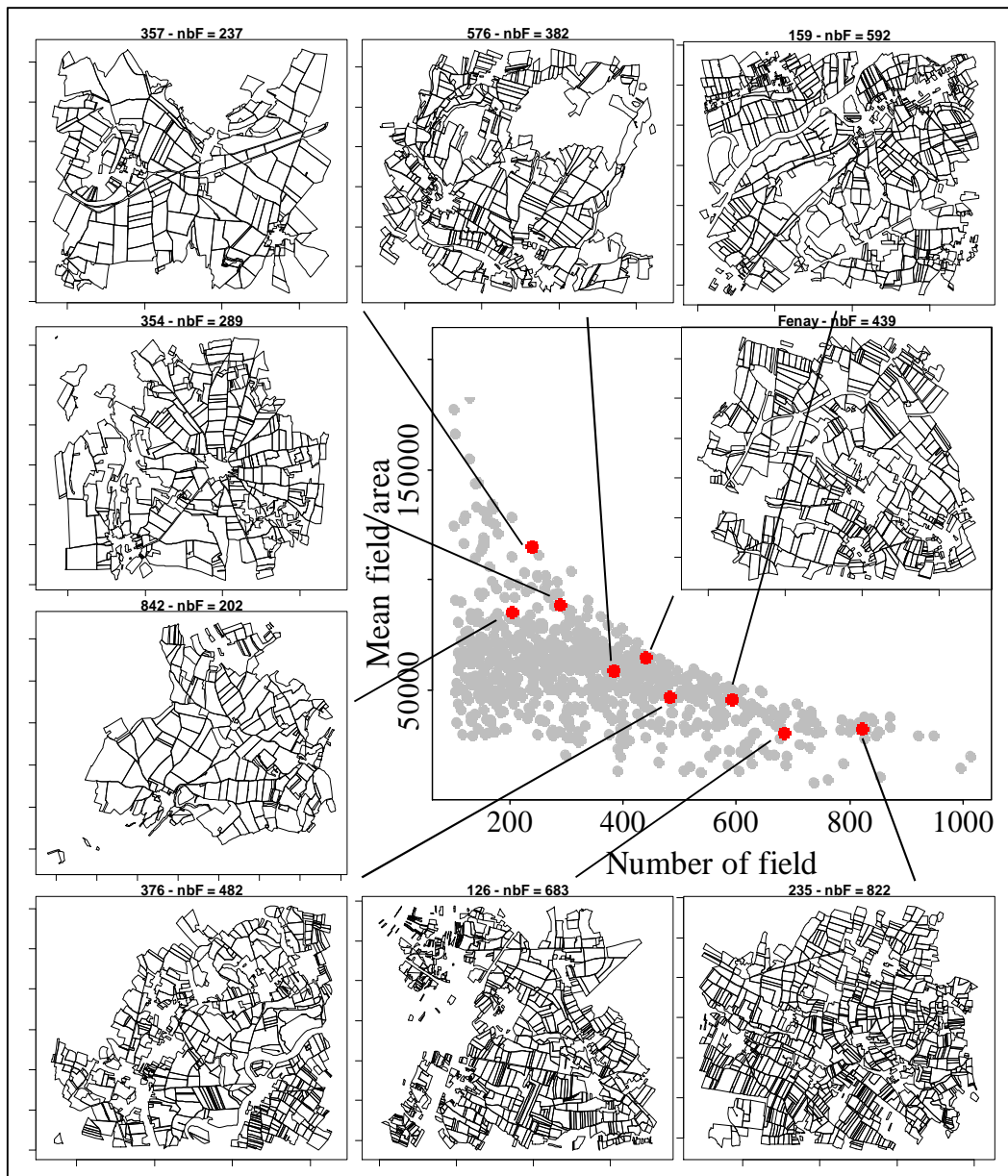


Figure 7. Taille moyenne des parcelles en fonction du nombre de parcelle pour les 1000 échantillons de parcellaire. Les points rouges sont les 9 parcellaire sélectionnés pour être utilisés dans les simulations. « nbF » est le nombre de parcelles dans chaque ensemble parcellaire.

2.1.8. Plan de simulations

Le plan de simulation est basé sur la variation des courbes (Tableau 2) et de leurs paramètres (40 combinaisons possibles), la variation des systèmes de culture et leurs proportions (7 combinaisons possibles) et la variation parcellaire (9 combinaisons possibles) (Figure 7). Chacun des trois types d'occupation du sol (Conventionnelle, biologique et prairie) a d'abord été affecté à l'ensemble du paysage (paysage homogène, niveau de référence). Puis, nous avons considérés des paysages composés soit de prairie et de cultures conventionnelles soit de prairie et de culture biologique avec une proportion de

prairie de 3% (valeur objectif pour la mise en place d'infrastructure agroécologique) ou de 50%. Pour une proportion donnée, le modèle distribue les types d'occupation du sol de manière aléatoire dans le paysage, et 10 répétitions de chacune des compositions ont été effectuées (Figure 8).

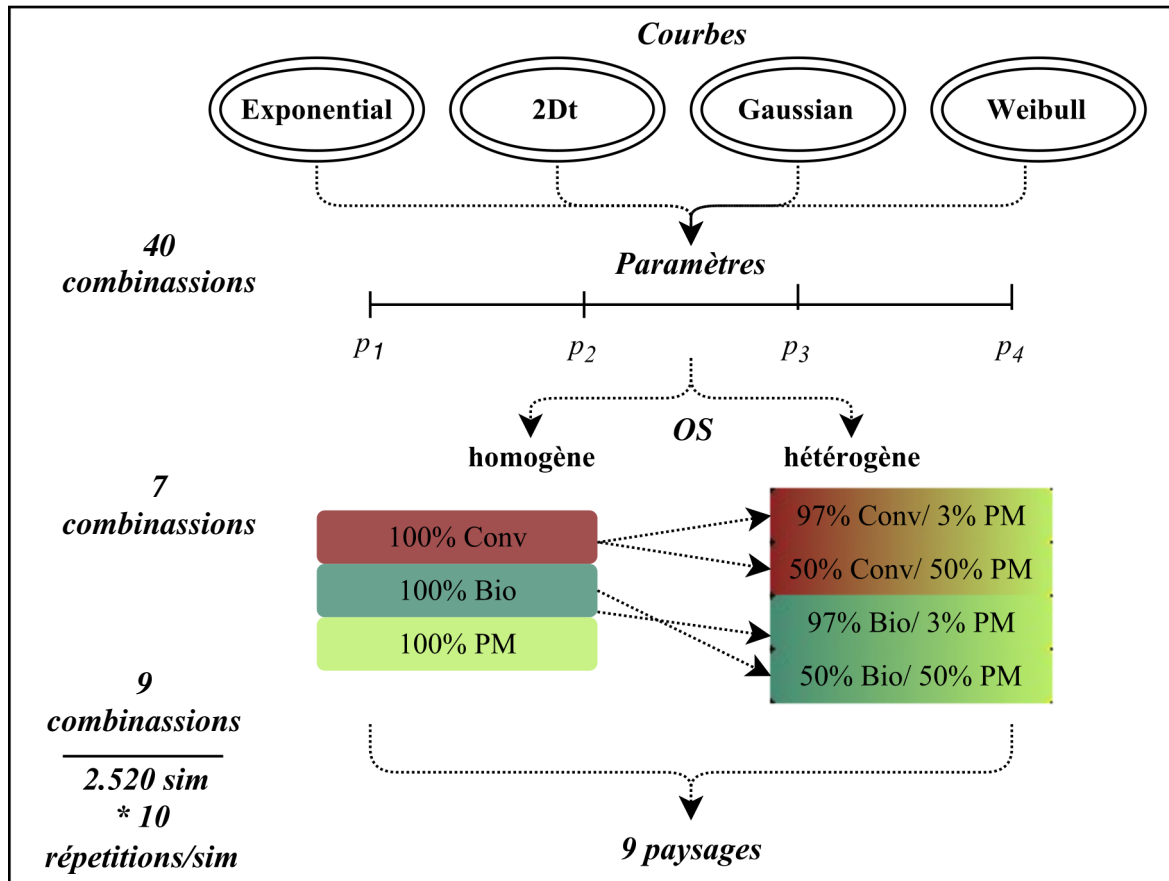


Figure 8. Plan de simulations du modèle DynWeed avec les variations du paysage et leurs paramètres (40 combinaisons), de l'occupation du sol et leurs proportions (7 combinaisons) et du paysage (9 combinaisons). Chaque combinaison possible a été répétée 10 fois, totalisant 25200 simulations. Conv : conventionnelle ; Bio : biologique ; PM : prairie permanent.

2.1.9. Représentation de la dispersion

Afin d'analyser la sensibilité du modèle à la représentation de la dispersion, j'ai développé des fonctions permettant de calculer le temps nécessaire pour les graines arrivent dans tout le paysage considéré. Pour cela, toutes les simulations ont été initialisées avec des graines uniquement dans 16 pixels au centre du paysage (Annexe II), soit zone de 6.400 m^2 (Figure 9-1). Après les simulations, l'évolution de la dispersion a été calculée par le nombre de parcelles colonisées par les nouvelles graines. Une parcelle a été considérée colonisée quand est atteint un seuil de 0,1% du nombre total de graines produit dans tout le

paysage au cours des 50 ans de simulation (Figure 9). Et enfin, le temps nécessaire pour couvrir tout le paysage était basé sur le temps pour lequel 95% des parcelles du paysage ont été colonisées.

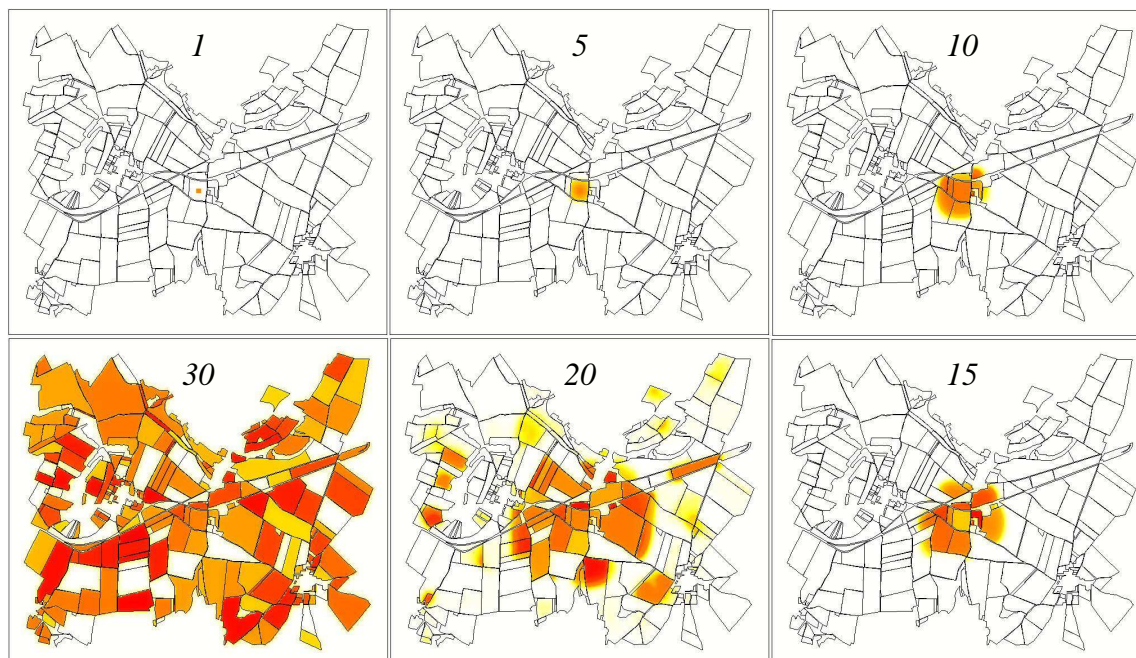


Figure 9. Exemple d'une simulation de 30 ans montrant la dispersion des graines adventices. Le nombre se réfère à l'année. L'an 1 montre la quantité de semences x (Annexe II) appliquée dans une zone de 6400 m² au milieu de la parcelle centrale du paysage pour calculer l'évolution de la dispersion des graines des adventices.

2.1.10. Analyses statistiques post-simulation

Selon le plan de simulation (Figure 8), on a pris dans les sorties du modèle (section 2.1.3) le nombre de graine (quantité de graines dans la dernière année de simulation), la diversité des adventices et le temps pour couvrir tout le paysage (Tableau 4). Toutes les simulations, analyses et graphiques ont été effectuées par le logiciel R version 3.3.1 (R Core Team, 2015) et le package « snowfall » (Knaus, 2015).

Les 4 variables ci-dessous ont été étudiées par Analyses en Composante Principale (ACP). A l'aide d'un test de corrélation de Pearson, certaines variables trop corrélées aux autres ont été retirées (coefficient de corrélation > 0,75). Afin de tenir compte des différences d'ordre de grandeur entre variables, les variables ont été centrées et réduites. Les graphiques des ACPs ont été créés par le package « ggbiplot » (Vu, 2011).

Tableau 4. Description des variables

Variable	Abréviation	Unité
Quantité de graines dans tout le paysage	TDAF	graines/m ² *
Quantité de graines dans la principale occupation du sol	TDMLU	graines/m ² *
Diversité des plantes adventices	WD	indice de Shannon [0-?]
Temps pour couvrir tout le paysage	dA1	Années [1-50] **

* La quantité de graines est la somme des graines produit par les 4 espèces adventices

** 50 années est le temps maximale de simulation

Pour analyser la réponse des sorties du modèle DynWeed aux différents courbes de dispersion, une Analyse de Variance a été effectuée (Anova de type « III », package « car » (Fox et Weisberg, 2011)). Pour avoir le niveau d'effet de chaque variable explicative sur la variable réponse, j'ai calculé l'Oméga carré (ω^2) que mesure de manière quantitative l'intensité (« taille d'effet ») d'un phénomène (Kelley et Preacher, 2012).

2.2. Modèle FlorSys

2.2.1. Le modèle

Le modèle FlorSys (Nathalie Colbach et al., 2014 ; Gardarin, Dürr, et Colbach, 2012 ; Munier-Jolain et al., 2014 ; Munier-Jolain, Guyot, et Colbach, 2013) répond à une approche mécaniste, multispécifique, pluriannuelle afin de décrire les composants de systèmes de culture influant les adventices. Le schéma de FlorSys est un cycle de vie générique valable pour toutes les espèces adventices annuelles (Figure 10). Ce cycle est constitué d'une succession de stades choisis pour leurs interactions avec les composantes du système de culture. Au début, les semences non dormantes proches de la surface peuvent germer (avec la pluie ou le travail du sol) ou mourir. Certaines semences ne peuvent pas germer, soit parce qu'elles ont été enfouies trop profondément par le travail du sol, soit parce qu'elles sont encore dormantes. Ces semences vont donc alimenter le stock de semences du prochain cycle (Colbach et al., 2013).

Après la levée, la parcelle est décrite en 3 dimensions (voxels) avec la composition en plantes cultivées et adventices, chaque plante étant représentée par un cylindre, de hauteur et de diamètre variable, avec une distribution des feuilles à l'intérieur des cylindres. Dans cette représentation, le modèle prédit en chaque point 3D du couvert la quantité de lumière absorbée par chaque plante et transformée en biomasse nouvellement accumulée (résultant en un agrandissement des cylindres). La date des différents stades des plantes est

déterminée par un module phénologique. Lorsque la plante arrive à maturité, sa biomasse détermine le nombre de semences nouvellement produites qui vont alimenter le stock semencier (Colbach et al., 2013).

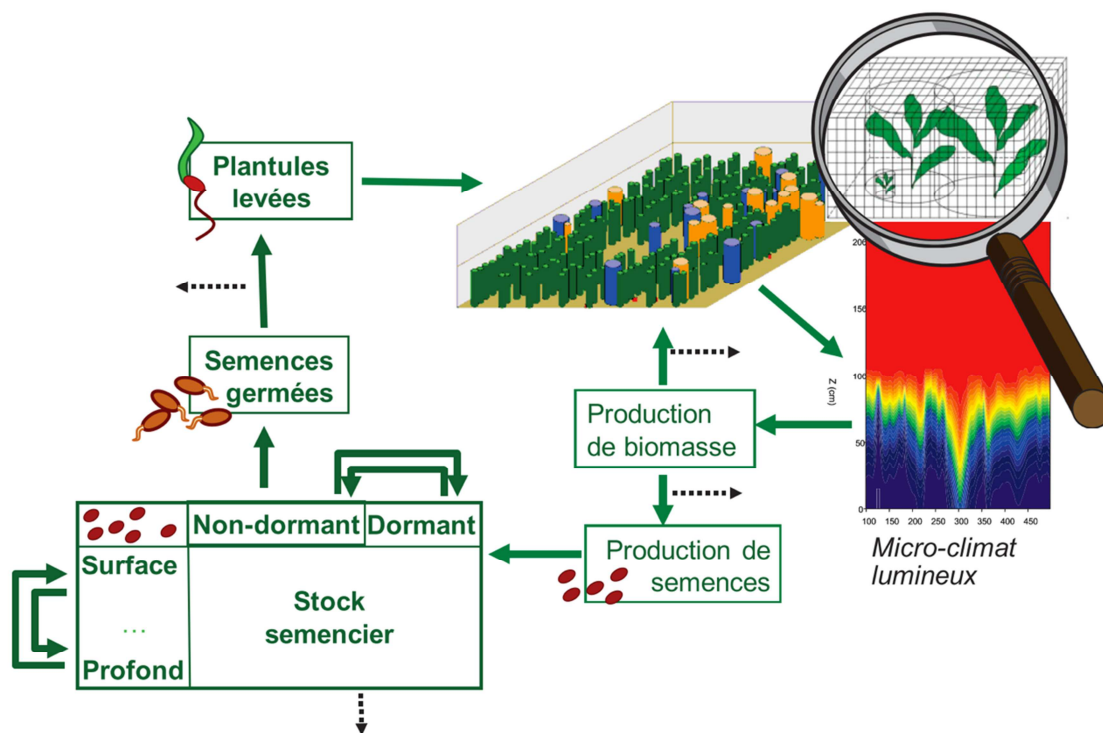


Figure 10. Cycle de vie des adventices simulé par le modèle FlorSys. Succession de stades de vie (« Plantules » - « levées ») liés par des fonctions (→) dépendant du système de culture et des conditions pédo-climatiques, avec des processus de mortalité (←•••) (Colbach et al., 2013).

2.2.2. Input

Les variables d'entrée de FlorSys sont (i) le système de culture et toutes les techniques culturales pendant toute la période simulée, comprenant la séquence des cultures, la couverture des cultures, la date de toutes les opérations (comme le semis et la récolte) et leurs caractéristiques (comme la densité de semis, la profondeur, la structure et la variété des cultures pour une opération de semis) ; (ii) le pédoclimat avec la texture et la profondeur du sol, la localisation (latitude) et le climat journalier (le temps hors-sol mesurée pour chaque jour simulée par des stations météorologiques standards) et (iii) la communauté adventice (densité) qui est présente dans le premier jour de la simulation (Colbach et al., 2013).

2.2.3. Output

Les sorties du modèle FlorSys sont un ensemble d'indicateurs décrivant les positives et négatifs services dans l'agroécosystème (Mézière, Petit, et al., 2015). Dans les services positives des adventices, il y a la contribution pour la diversité (tant en richesse des espèces comme en équitabilité des espèces par l'indice de Pielou), le nombre de graines des espèces adventices pour calculer la disponibilité d'alimentation pour les oiseaux (Marshall et al., 2003 ; Wilson et al., 1999), les graines riches en lipides sur la surface du sol pour nourrir les insectes tels que les carabes et les fleurs au printemps pour nourrir les abeilles domestiques (Ricou et al., 2014 ; Wratten et al., 2012). Dans les services négatifs, il y a la perte de rendement des cultures, la pollution et les problèmes de la machine de récolte par les adventices et l'infestation de champ par la biomasse des adventices.

2.2.4. Plan de simulation

Après avoir les résultats du modèle DynWeed, nous avons ajouté la courbe de dispersion 2Dt dans FlorSys pour, conjointement avec la courbe Weibull, évaluer l'effet de la dispersion dans la dynamique des adventices. Pour évaluer l'effet du mode de dispersion, nous avons choisi de confronter les espèces les plus contrastées en termes de mode de dispersion à savoir les espèces Barochoriques et les espèces Zoochoriques. Le plan de simulation inclut la combinaison de ces facteurs dans deux sites d'étude (Aquitaine, France et Catalogne, Espagne) pour considérer l'effet de la région (sol et climat) et des systèmes de culture. Chaque combinaison donnera lieu à 10 simulations (10 répétitions) de 28 années de successions culturales. Pour des raisons de temps, il n'a pas été possible de faire ces simulations avant la rédaction du rapport. Les simulations et leurs analyses sont prévues d'ici la fin du stage ce qui devraient me permettre de rendre compte à l'oral des premiers résultats concernant le modèle FlorSys.

3. Résultats

3.1. Lien entre traits associés à la dispersion et distances de dispersion

Sur la base des données de dispersion moyenne et maximale calculée par (Thomson et al., 2010) et le mode de dispersion indiqué dans Base Flor (Julve, 2015), nous avons trouvé une relation entre le mode de dispersion et la dispersion moyenne et maximale pour 16 espèces adventices (Figure 11). La dispersion moyenne (dm) comme la maximale (dM)

varient en fonction du mode de dispersion. Le mode endozoochorie a la distance de dispersion la plus longue ($dm = 6,84$; $dM = 226,1$), le mode barochorie la distance la plus courte ($dm = 0,34$ IC95% [0,26-0,42] ; $dM = 1,28$ [1,1-1,46]) et le mode epizoochorie la plus grande différence entre la dispersion moyenne et la dispersion maximale ($dm = 0,65$ [0,56-0,7] ; $dM = 102,62$ [92,9-112,34]).

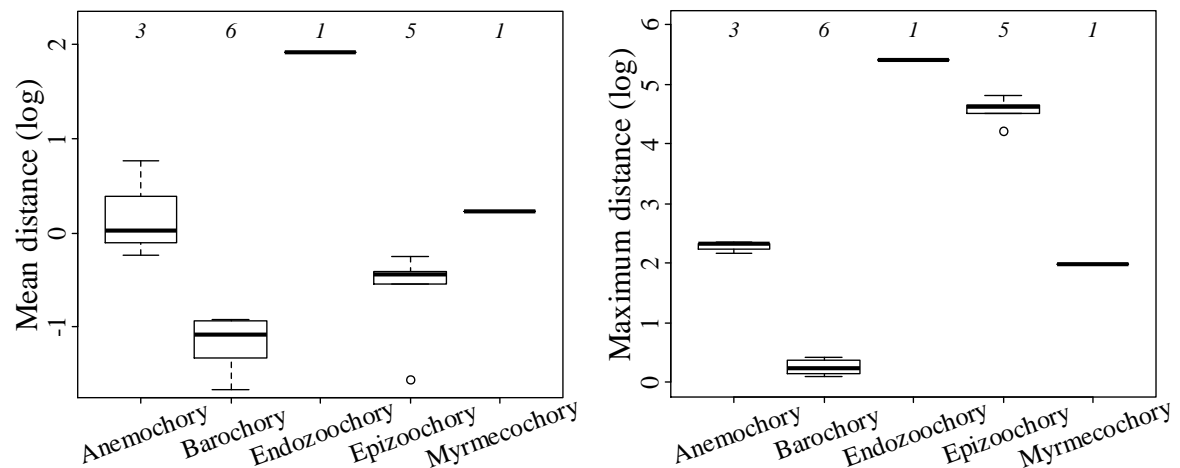


Figure 11. Relation entre les différents modes de dispersion et la dispersion (log) moyenne et maximal pour les 16 espèces adventices. Les numéros en haut du graphique indiquent le nombre d'espèce de chaque catégorie.

On a également constaté des différences dans la classification du mode de dispersion des espèces d'adventices, selon la littérature citée. Basé sur d'autres classifications, nous comparons la dispersion moyenne des données avec le mode de dispersion en fonction de l'origine de la classification (Figure 12). Les littératures comparées sont la Base Flor (Julve, 2015), Issanchou (Issanchou, 2013), D3 (Hintze et al., 2013) et Fried (Fried, Kazakou, et Gaba, 2012).

La classification Base Flor est celle avec le plus de types de dispersion et la seule à apporter le mode myrmecochorie (dispersion pour les fourmis). La classification D3 est la seule à citer le mode de dispersion hemerochorie, qui est une catégorie générique utilisée pour tous les types de dispersion des graines par les activités humaines. Cela comprend la dispersion par les individus humains (anthropochorie) et par les activités de médiation de l'homme, par exemple par les véhicules, les graines contaminées, l'agriculture (Hintze et al., 2013). Une caractéristique intéressante trouvée sur toutes les évaluations est que la dispersion zoochorie (englobant la dispersion epizoochorie et endozoochorie) est le mode de dispersion avec la plus longue distance et le mode barochorie la plus courte distance.

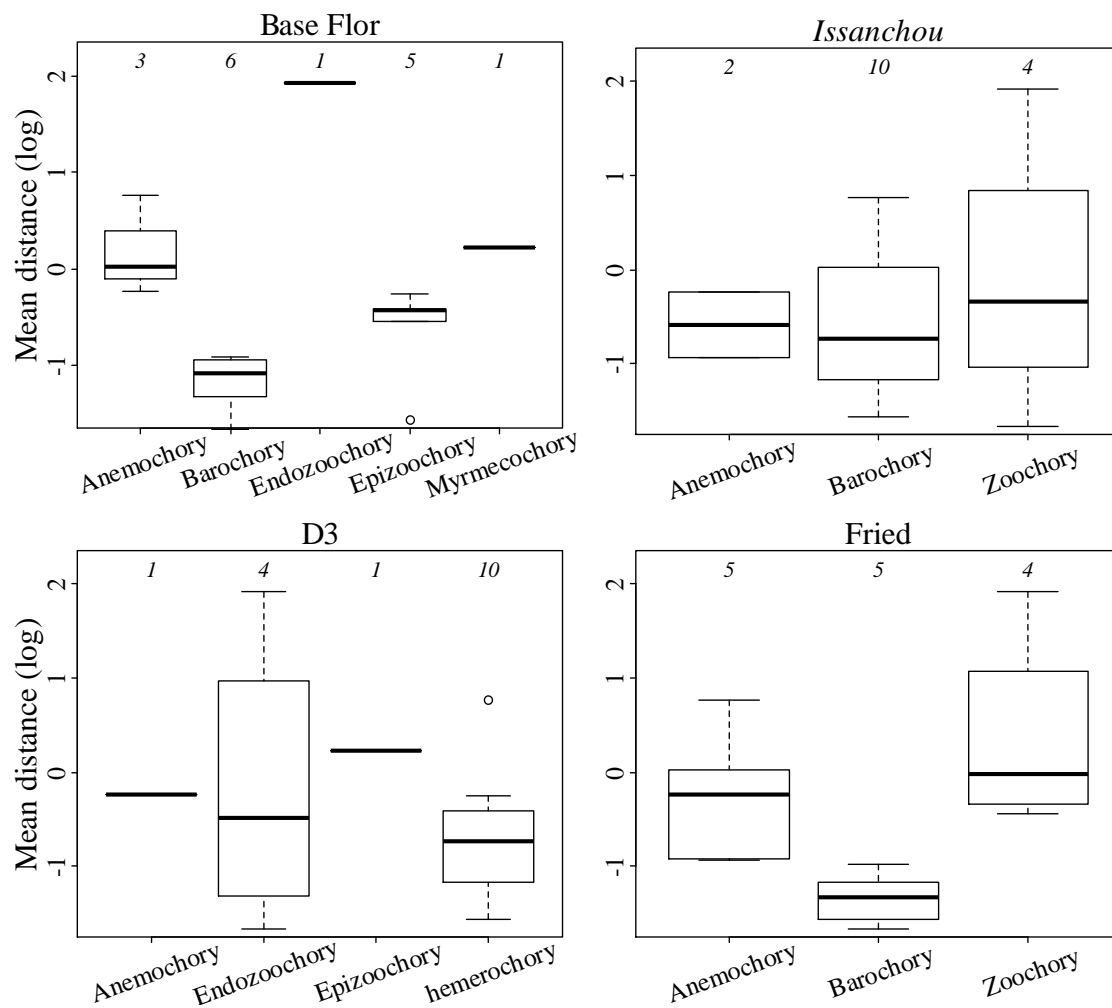


Figure 12. Dispersion moyenne des 16 espèces adventices par le mode de dispersion classifié par Base Flor (Julve, 2015), Issanchou (Issanchou, 2013), D3 (Hintze et al., 2013) et Fried (Fried, Kazakou, et Gaba, 2012). Les numéros en haut du graphique sont la taille des données pour chaque boîte.

3.2. Définition de la gamme de variation des paramètres des courbes

L'analyse de sensibilité basée sur l'observation de la distribution des courbes de dispersion en continu (Figure 6B) et en discret (Figure 6D ; Figure 13) a permis de déterminer la gamme de variation des paramètres de chaque courbe, où quatre valeurs ont été sélectionnées pour chaque paramètre (Tableau 5).

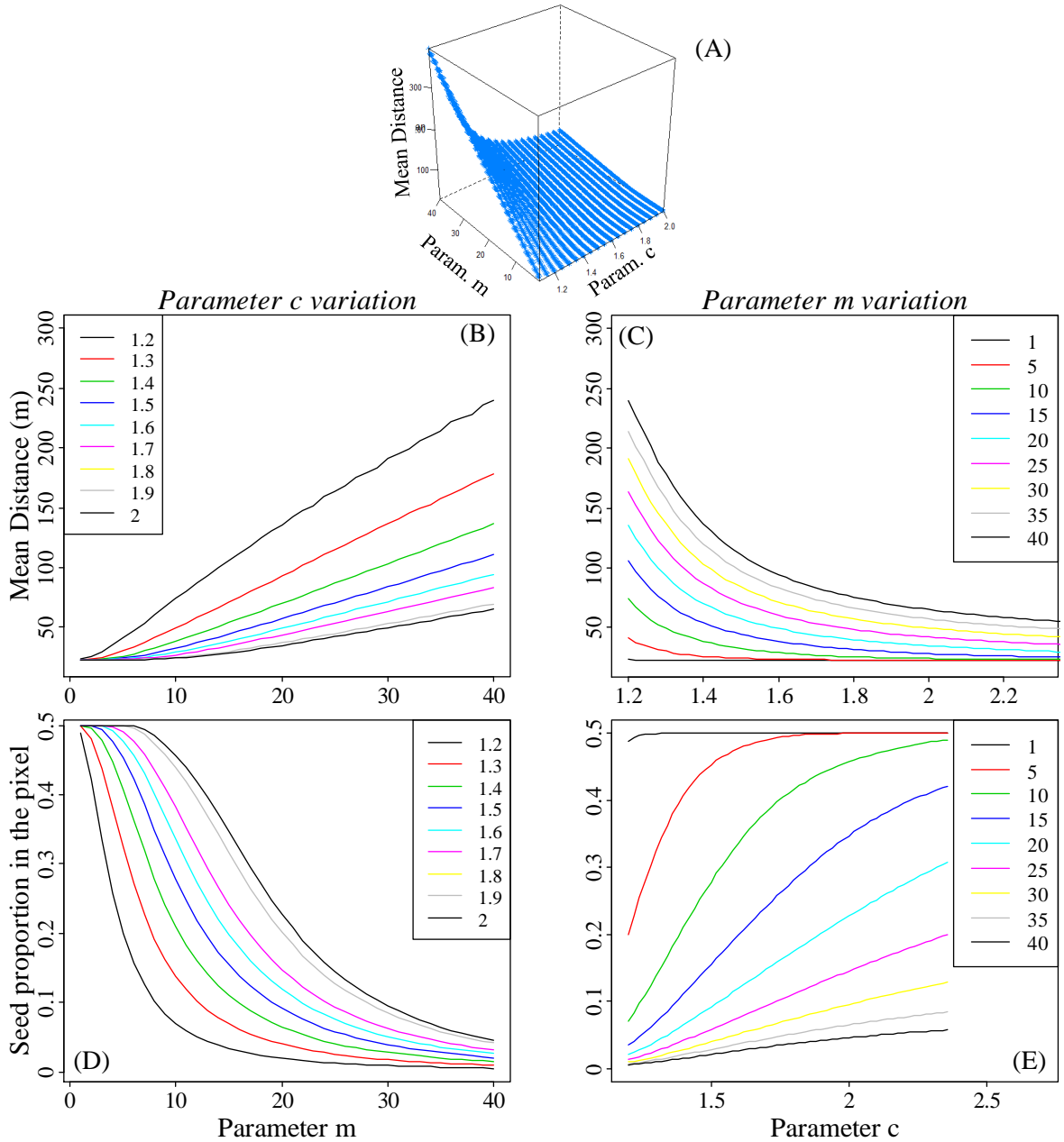


Figure 13. Variation des paramètres ϵ et μ de la courbe Weibull après le filtre de dispersion pour (B et C) la distance moyenne et (D et E) la proportion de graines dans le pixel de 400 m² pour le modèle DynWeed.

La Figure 13A montre, à titre d'exemple pour la courbe Weibull, la variation de la distance moyenne dépendant des paramètres ϵ et μ et les Figure 13B-C et Figure 13D-E montrent la projection de chaque paramètre pour la distance moyenne et la proportion de graines dans le pixel, respectivement. De plus, on peut voir que pour les deux paramètres, il y a une gamme de variation qui varie plus qu'une autre, par exemple dans la variation du paramètre μ de la courbe Weibull, la gamme de [1,2 – 1,6] varie plus que la gamme de [1,6

– 2] (Figure 13C-E). Nous avons donc sélectionné la gamme avec une plus grande variation.

Tableau 5. Gamme de variation des paramètres de chaque courbe de dispersion utilisée pour les simulations.

	Weibull		2Dt		Gaussienne	Exponentiel
Paramètres	ϵ	μ	α	β	σ	λ
P₁	4	1,2	5,5	1,2	10	10
P₂	8	1,4	6,5	1,3	15	15
P₃	12	1,5	8	1,4	20	20
P₄	15	1,7	9	1,5	25	25

Simultanément à la variation des paramètres, on a fait varier la résolution du modèle DynWeed de 10 jusqu'à 30 mètres carrés pour tester l'influence de la résolution sur la dispersion moyenne et maximale. Les résultats de l'Anova ont montré que les paramètres des courbes jouent beaucoup plus ($\omega^2_{\text{moyenne}} = 78\%$) sur la dispersion que la résolution ($\omega^2_{\text{moyenne}} = 2\%$) du modèle DynWeed (Tableau 6). Ainsi, nous laissons la résolution du modèle DynWeed en 20 mètres carrés (400 m²), comme en standard.

Tableau 6. Analyse de variance de la dispersion moyenne pour chaque courbe de dispersion. Les paramètres A et B sont ϵ et μ pour Weibull et α et β pour 2Dt. Le paramètre A est σ pour Gaussienne et λ pour Exponentiel. * P < 0,001

		Weibull	2Dt	Gaussienne	Exponentiel
	DF	F	F	F	F
Paramètre A	1	3241,8 *	3378,9 *	349201 *	7234,8 *
Paramètre B	1	5007,5 *	3458,2 *	-	-
Résolution	1	228,5 *	663,6 *	18,0 *	95,9 *

3.3. Post-simulation

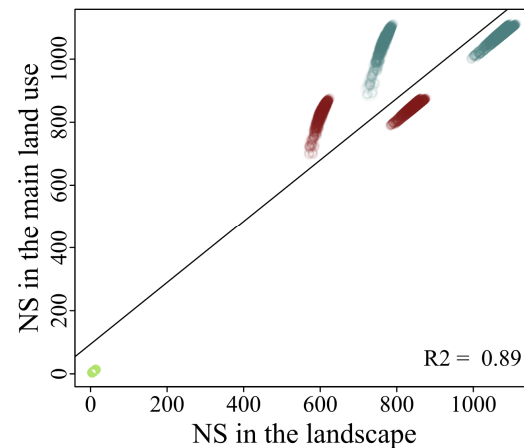
Après les 25200 simulations, on a utilisé la quantité de graines dans tout le paysage (TDAF) et dans la principale occupation du sol (TDMLU), la diversité d'espèces adventices (WD) et le temps pour couvrir tous les paysages (dA1) (Tableau 4).

3.3.1. Nombre de graines

Pour l'évaluation du nombre de graines, on a utilisé le nombre de graines totales (TDAF) dans tout le paysage (Boîte 1). L'évolution du nombre de graines dans les 50 années de simulations est montrée dans la Figure 14. En général, l'occupation du sol biologique avait plus de graines (TDAF = 1122238,3 [1113680-1130797]) que l'occupation conventionnelle (TDAF = 694428,2 [689143,8-699712,6]) qui en avait plus que l'occupation prairie (TDAF = 61398,4 [60212,4-62584,4]). On peut aussi noter que jusqu'à la dixième année de simulation, la quantité de graines est presque la même pour toutes les occupations du sol. De plus, la quantité de graines tend à se stabiliser à des moments différents en fonction des occupations du sol, mais pas en fonction du type de courbe.

Boîte 1. Relation entre le nombre de graines dans tout le paysage et dans la principale occupation du sol

Dans la sortie du modèle DynWeed on a pris le nombre de graines (NS dans la figure suivant) dans deux situations, dans tout le paysage et dans la principale occupation du sol (soit conventionnelle, biologique ou prairie). On peut voir dans la figure suivant qu'il y a une forte corrélation entre ces deux sorties ($P < 0,001$) aussi que dans les occupations du sol (groupés par couleurs selon Figure 17).



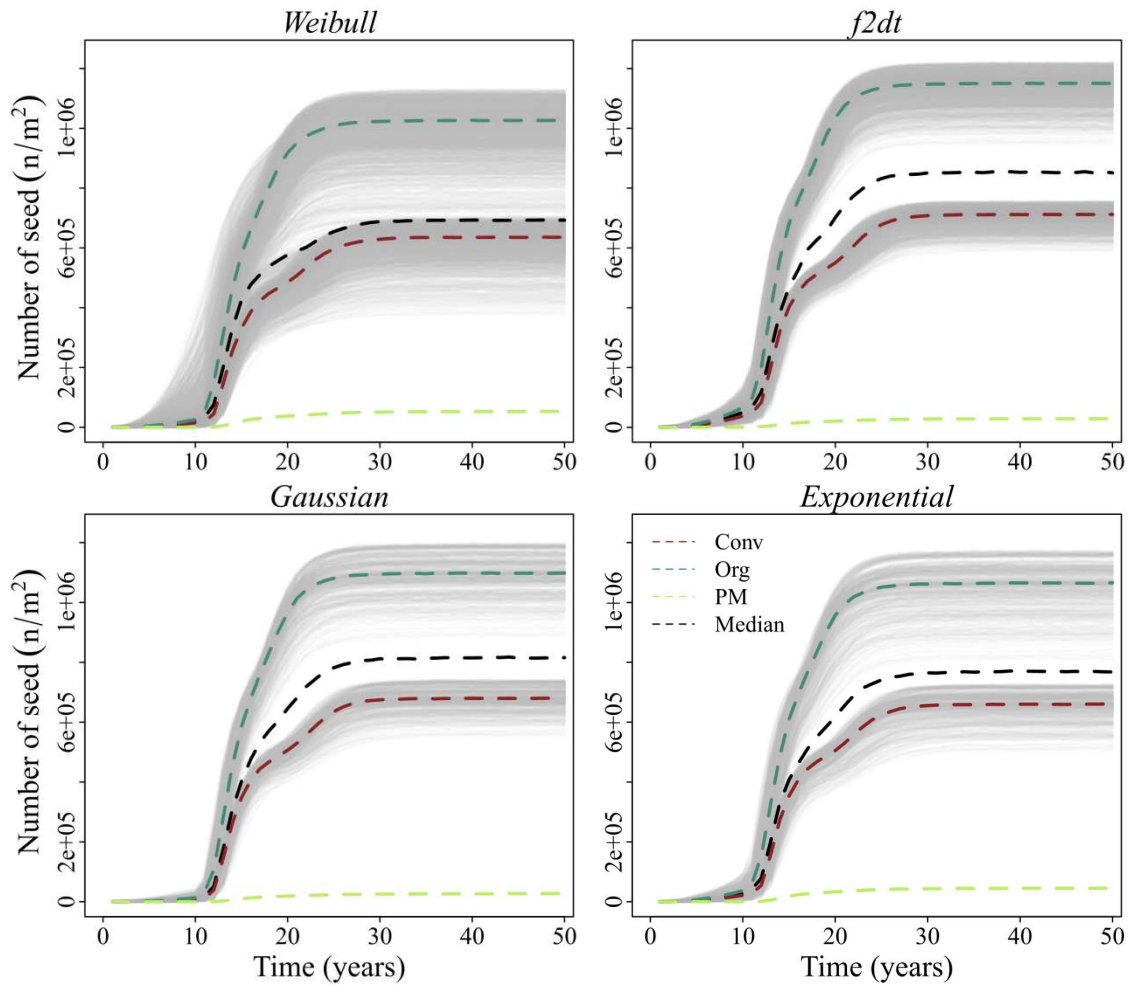


Figure 14. Évolution du nombre de graines dans tout le paysage (somme des 4 différents types d'espèces adventices). Une explication détaillée du calcul de cette évolution peut être vu dans la section 2.1.9. Pour chaque type de courbe de dispersion, la ligne en pointillé marron est la médiane pour l'occupation du sol conventionnelle (Conv); vert foncé pour l'occupation biologique (Org) ; vert clair pour l'occupation prairie (PM) et noir pour la médiane de toutes les occupations du sol (Median). Les lignes grises montrent la variation de chaque simulation avec le somme des graines de toutes les occupations du sol, 10080 pour Weibull et 2Dt et 2520 pour Gaussienne et Exponentiel.

3.3.2. Diversité des plantes adventices

La diversité des plantes adventices est un indice calculé pour l'ensemble du paysage, chaque année simulé. L'évolution de cette diversité sur les 50 années de simulation est montrée dans la Figure 15. Comme précédemment, il apparait un effet plus fort de l'occupation du sol que des courbes de dispersion. De manière visuelle, on observe qu'il n'y a pas de différence entre la diversité pour différentes courbes, elles suivent pratiquement le même patron. Par contre, quand on regarde les différentes occupations du sol, on peut voir une forte différence entre les occupations biologiques et l'occupation prairie. L'occupation prairie conduit à une diversité qui augmente rapidement et puis se

stabilise au cours des cinq premières années alors que d'autres occupations ont tendance à se stabiliser après 25 ans, avec un indice de diversité plus faible que pour l'occupation prairie.

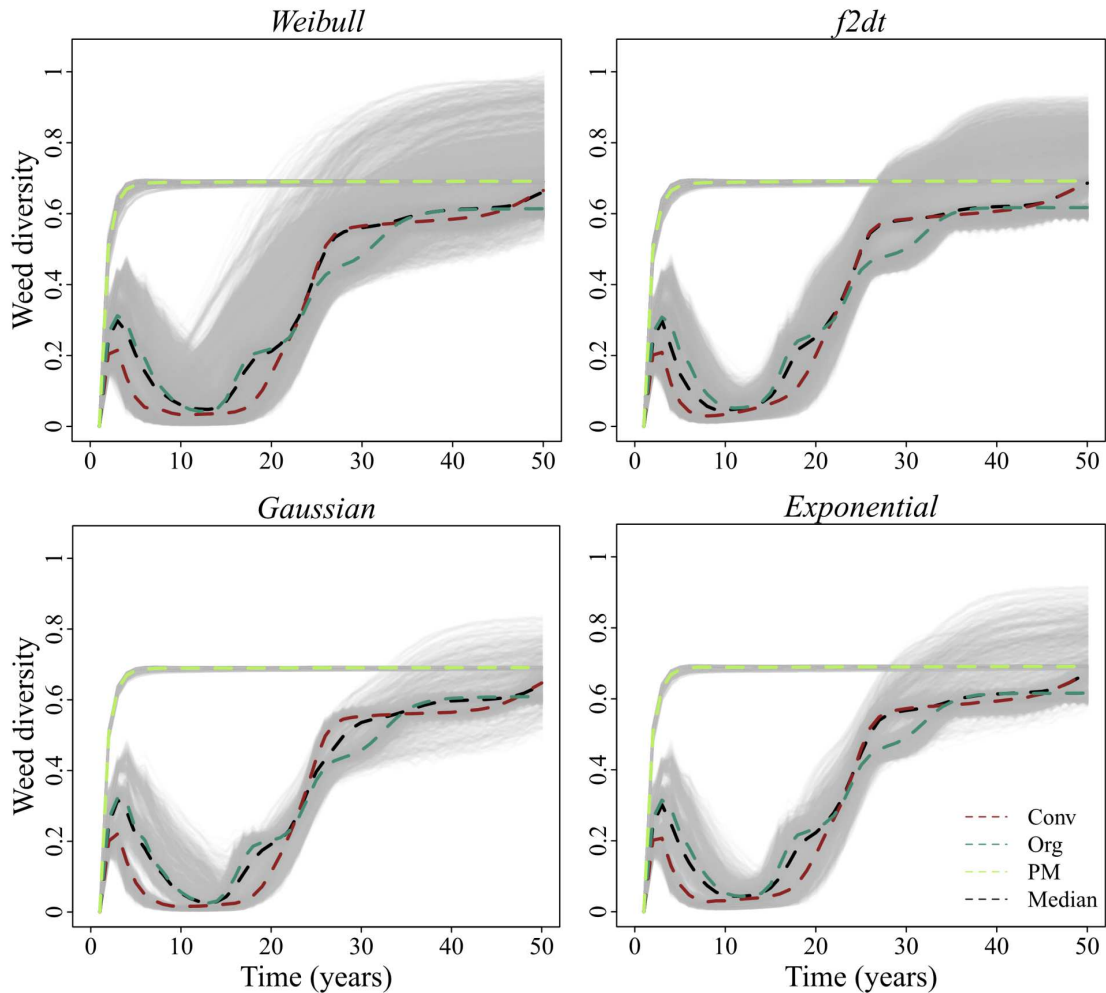


Figure 15. Évolution de la diversité (indice de Shannon) des plantes adventices dans tout le paysage. Pour chaque type de courbe de dispersion, la ligne en pointillé marron est la médiane pour l'occupation du sol conventionnelle (Conv); vert foncé pour l'occupation biologique (Org) ; vert clair pour l'occupation prairie (PM) et noir pour la médiane de toutes les occupations du sol (Median). Les lignes grises montrent la variation de chaque type de simulation, 10080 pour Weibull et 2Dt et 2520 pour Gaussienne et Exponentiel.

3.3.3. Temps pour couvrir tout le paysage

Le temps pour couvrir tout le paysage (dA1) a été calculé basé sur l'évolution de la dispersion dans le paysage, quand 95% du paysage est couvert par les adventices. L'évolution de cette dispersion est montrée dans la Figure 16, par l'évolution du pourcentage de parcelles colonisées. De manière visuelle, il n'y a pas une grande différence entre les courbes de dispersion, mais dans le début des simulations, on peut voir

que la 2Dt est la courbe qui engendre la première la diffusion aux autres parcelles, suivie par les courbes Exponentielle, Weibull, et finalement la Gaussienne (Figure 16A).

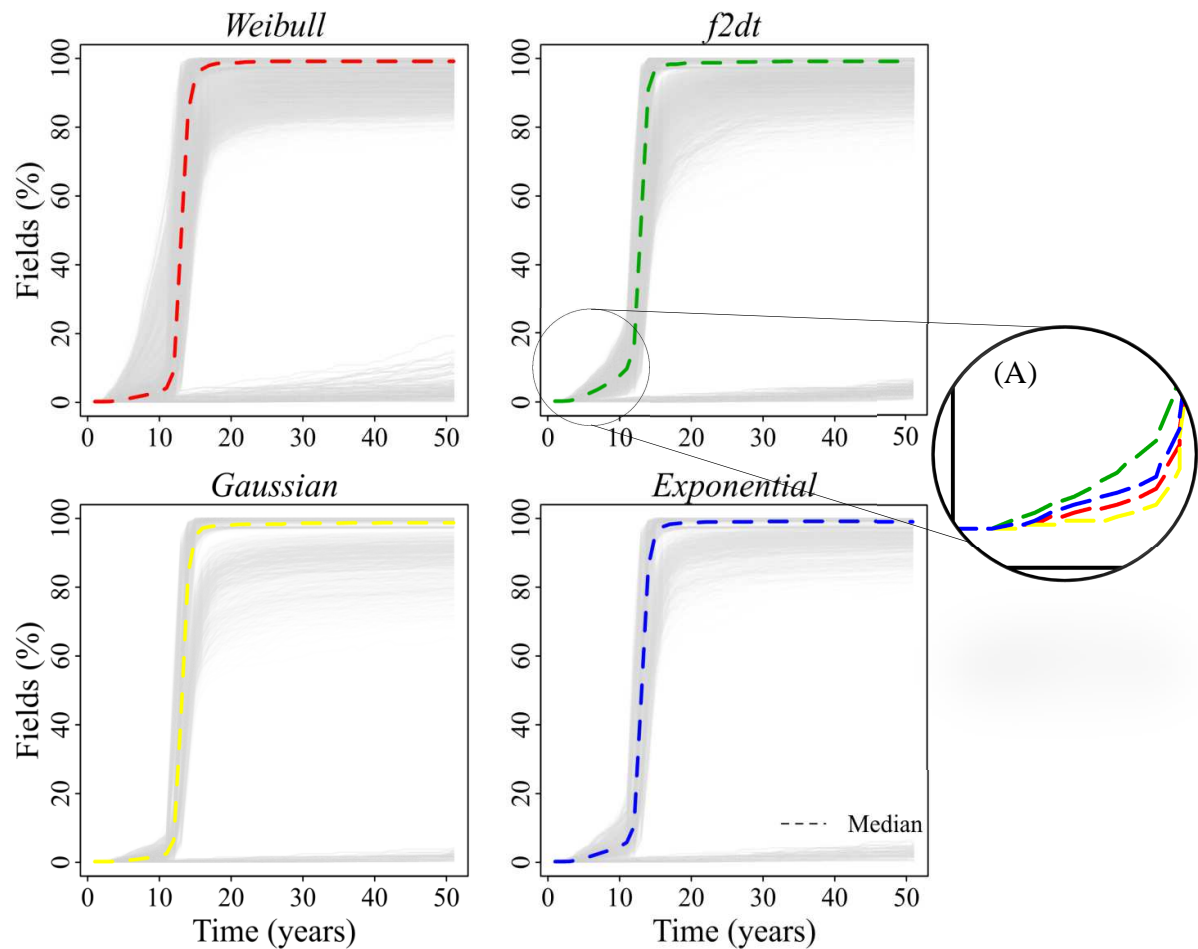


Figure 16. L'évolution des parcelles colonisées pour les graines adventices par les différents courbes de dispersion. Pour chaque type de courbe de dispersion, les lignes grises montrent la variation de chaque type de simulation, 10080 pour Weibull et 2Dt et 2520 pour Gaussienne et Exponentiel. La ligne en pointillé est la médiane de toutes les simulations.

3.4. Analyse multivariée des variables des sorties

Pour avoir une idée de la distribution des données et des interactions possibles entre les variables, j'ai réalisé une Analyse en Composante Principale (ACP) (Figure 17).

Lorsqu'on regroupe les simulations en fonction des différentes occupations du sol (Figure 17B), on peut voir une association positive entre l'occupation du sol biologique et la quantité de graines ; et entre l'occupation du sol prairie et le temps pour couvrir tout le paysage. Dans le regroupement par les différentes proportions d'occupation du sol (Figure 17A), on peut voir une association positive entre 50% Conv/Bio et 50% PM et la diversité

des plantes. Les situations 97% Conv/Org et 3% PM et 100% Conv/Org ne sont pas distinguées entre elles.

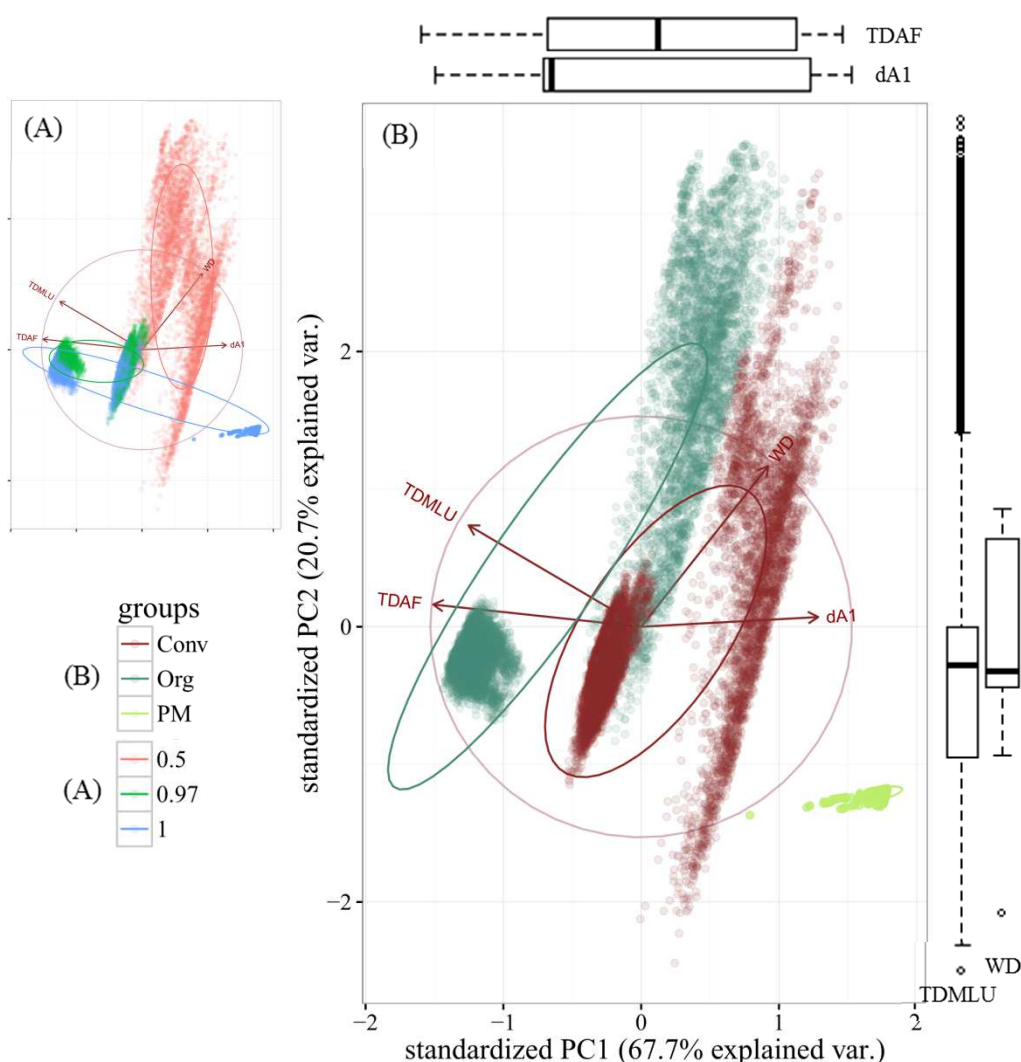


Figure 17. Analyse en composante principale (ACP) de la densité de graines (nombre par m²) dans tout le paysage (TDAF) et dans la principale occupation du sol (TDMLU), de la diversité d'espèces adventices (WD) et du temps pour couvrir tout le paysage (dA1). Les données sont regroupées par (B) l'occupation principale du sol (marron pour le conventionnelle, vert foncé pour le biologique et vert clair pour la prairie) et (A) la proportion entre les occupations du sol (Rouge pour la proportion de 50%, verte pour 97% et bleu pour 100%). Les boxplots représentent la variance de chaque ensemble de données associées à son axe.

Les deux premières dimensions expliquent 88,4% de la variation totale. Sur le premier axe, la quantité de graines dans tout le paysage et le temps pour couvrir tout le paysage ont été les deux variables les plus associées ; et sur le deuxième axe, la diversité des adventices et la quantité de graines dans l'occupation principale du sol (Tableau 7). Quand on regarde la première dimension de l'ACP, on peut voir que la quantité de graines

(à la fois dans tout le paysage comme dans la principale occupation du sol) est, selon les axes, inversement associé au temps pour couvrir tout le paysage. Dans la deuxième dimension, la diversité des plantes est associée à la quantité des graines dans la principale occupation du sol (Tableau 7 ; Figure 17).

Tableau 7. Relation entre les variables de sortie du modèle et les deux premières dimensions de l'analyse en composantes principale (ACP). WD est la diversité d'espèces adventices ; TDAF et TFMLU sont la quantité de graine dans tout le paysage et dans la principale occupation du sol, respectivement ; dA1 est le temps pour couvrir tout le paysage. Les valeurs en rouge sont les deux variables les plus associées avec l'axe.

	PC1 (67,7%)	PC2 (20,7%)
WD	0,37	0,84
TDAF	-0,60	0,12
TDMLU	-0,50	0,53
dA1	0,51	0,05

L'effet lié aux différentes de courbes de dispersion utilisées apparaît comme secondaire, et est difficile à analyser sur cette ACP globale. Pour cela, on a dissocié l'ACP précédente (Figure 17) par l'occupation du sol et la proportion de l'occupation du sol. Les deux exemples présentés dans la Figure 18 permettent de représenter la variabilité liée aux courbes de dispersion.

Dans les deux cas, les deux premières axes ont bien représenté la variation des données, dans un total de 81,1% pour le conventionnelle et 85,4% pour le biologique à 50% Bio/50% PM. Dans les deux cas, on peut voir une association négative, selon les axes, entre la diversité des adventices et le temps pour couvrir tout le paysage. Le nombre de graines dans tout le paysage a été négativement associé aux diversités des adventices et le temps pour couvrir tout le paysage pour le scénario 100% Conv, mais dans le scénario 50% Bio/50% PM, a été positivement associé au temps pour couvrir tout le paysage (Tableau 8 ; Figure 18).

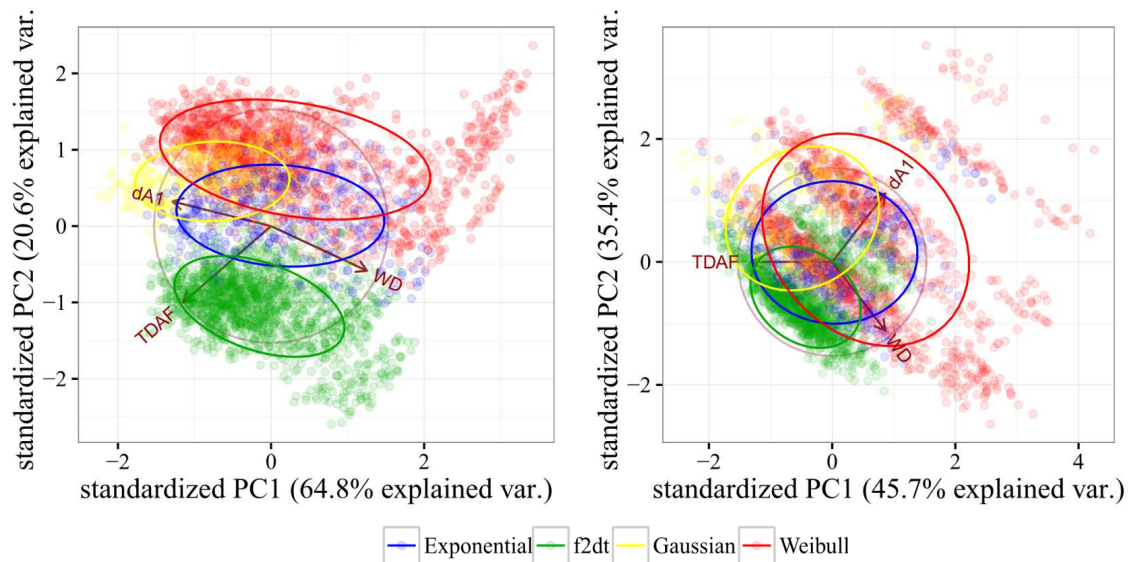


Figure 18. Analyse en composante principale (ACP) de la quantité de graines (par m²) dans tout le paysage (TDAF), de la diversité d'espèces adventives (WD) et du temps pour couvrir tout le paysage (dA1). Les données sont regroupées par les différentes courbes de distribution Exponentiel, 2Dt, Gaussienne et Weibull.

Puis, on va analyser la distribution des sorties groupées par les courbes de dispersion (différents couleurs). La courbe 2Dt a montré une bonne association avec nombre de graines dans tout le paysage et un peu associé avec la diversité des adventives dans les deux cas. La courbe Gaussienne a montré une association avec le temps pour couvrir tout le paysage dans les deux cas et aussi avec le nombre des graines dans le scénario 100% Conv. La courbe Weibull a montré une association avec le temps pour couvrir tout le paysage et la diversité des adventives, aussi que la courbe Exponentielle pour le scénario 50% Bio/50% PM (Figure 18).

Tableau 8. Relation entre les variables de sortie du modèle et les deux premières dimensions de l'analyse en composantes principale (ACP) pour les scénarios 100% conventionnelle et 50% biologique/50% prairie. WD est la diversité d'espèces adventives ; TDAF est la quantité de graine dans tout le paysage ; dA1 est le temps pour couvrir tout le paysage. Nombres rouges sont les variables plus associé avec l'axe.

	Conv 100%		Org 50%	
	PC1 (45,7%)	PC2 (35,4%)	PC1 (64,8%)	PC2 (20,6%)
WD	0,48	-0,71	0,59	-0,49
TDAF	-0,73	0,00	-0,54	-0,83
dA1	0,48	0,71	-0,60	0,27

3.5. Analyse de variance des variables de sortie

Pour voir l'effet des caractéristiques du paysage (type d'occupation du sol et leurs proportions), des courbes de dispersion et des types de paysages sur les données de sortie du modèle, on a fait une Analyse de variance (Tableau 9). Selon l'Anova, la quantité de graines dans l'occupation du sol majoritaire, la diversité des adventices et le temps pour couvrir tout le paysage sont affectées par les caractéristiques du paysage, des courbes de dispersion et des types de paysage ($P < 0,001$). La quantité de graines dans tout le paysage n'est pas affectée par les courbes et les types de paysage ($P > 0,05$). Cependant les caractéristiques du paysage jouent beaucoup plus ($\omega^2_{OS \text{ moyenne}} = 57,1\%$; $\omega^2_{prop \text{ moyenne}} = 19,8\%$) sur les données de sortie que les courbes de dispersion ($\omega^2_{moyenne} = 0,0006\%$) et le type du paysage ($\omega^2_{moyenne} = 0,002\%$).

Tableau 9. Analyse de variance de la sortie du modèle DynWeed (TDAF : quantité de graines (par m²) dans tout le paysage ; TDMLU quantité de graines dans la principale occupation du sol ; WD : la diversité d'espèces adventices ; dA1 : temps pour couvrir tout le paysage) sur les différentes courbes, occupations du sol (OS), proportions d'occupation du sol (Prop. OS), type de paysage et leurs interactions. * $P < 0,001$

		TDAF	TDMLU	WD	dA1
	DF	F	F	F	F
Courbes	3	1,2	427,4 *	555,5 *	841,5 *
OS	2	32544,4 *	95031,8 *	211,1 *	3580,6 *
Prop. OS	2	11293,5 *	142,9 *	460,3 *	803,8 *
Paysage	8	0,7	72,0 *	139,2 *	114,5 *
Courbes x OS	6	108,0 *	384,4 *	29,3 *	23,0 *
Courbes x Prop. OS	6	42,5 *	200,6 *	399,6 *	908,7 *
Courbes x Paysage	24	2,6 *	18,8 *	0,3	11,7 *
OS x Paysage	16	7,2 *	28,1 *	6,5 *	24,2 *
Prop. OS x Paysage	16	3,5 *	34,9 *	133,7 *	94,5 *

Afin de mieux comprendre l'influence de différentes courbes de dispersion dans le modèle DynWeed, les résultats suivants montrent le nombre de graines, la diversité des adventices et le temps pour couvrir tout le paysage en fonction de la courbe de dispersion, occupation du sol et proportion d'occupation.

Lorsque nous analysons la quantité de graines dans la dernière année de simulation (50), on peut voir qu'il y a une plus grande influence de l'occupation du sol que le type de courbe de dispersion pour toutes les proportions d'occupation du sol (Figure 19). Mais si

on analyse seulement l'influence du type de courbe, on peut voir aussi une petite variation entre les différents types de courbe.

La variation de la quantité de graines dépend du type d'occupation du sol mais pas de sa proportion. C'est-à-dire, pour les occupations de 100% Conv ou Bio, la courbe 2Dt a présenté plus de graines (TDAFconv = 739697,5 [738971-740424] ; TDAForg = 1196748 [1195590-1197905]), suivie par les courbes Gaussienne (TDAFcConv = 727529,3 [725386,1-729672,6] ; TDAForg = 1175770 [1172252-1179288]) et Exponentiel (TDAFconv = 716132,9 [713685,3-718580,4] ; TDAForg = 1158011 [1153920-1162103]), Weibull étant la courbe avec le moins de graines (TDAFconv = 706824,3 [705715,7-707932,8] ; TDAForg = 1141565 [1139735-1143395]). Pour 100% PM, le patron de variation a changé : la courbe Exponentielle a présenté plus de graines (TDAFpm = 62,47 [58,9-60]), suivie de la courbe 2Dt (TDAFpm = 52,7 [51,6-53,8]) et weibull (TDAFpm = 52,24 [50-54,4]), la Gaussienne étant la courbe avec moins de graines (TDAFpm = 34,5 [32,5=36,5]) (Figure 19A). Ce patron pour les occupations du sol conventionnelles, biologiques et prairie étaient les mêmes pour les proportions de 97 et 50% (Figure 19B).

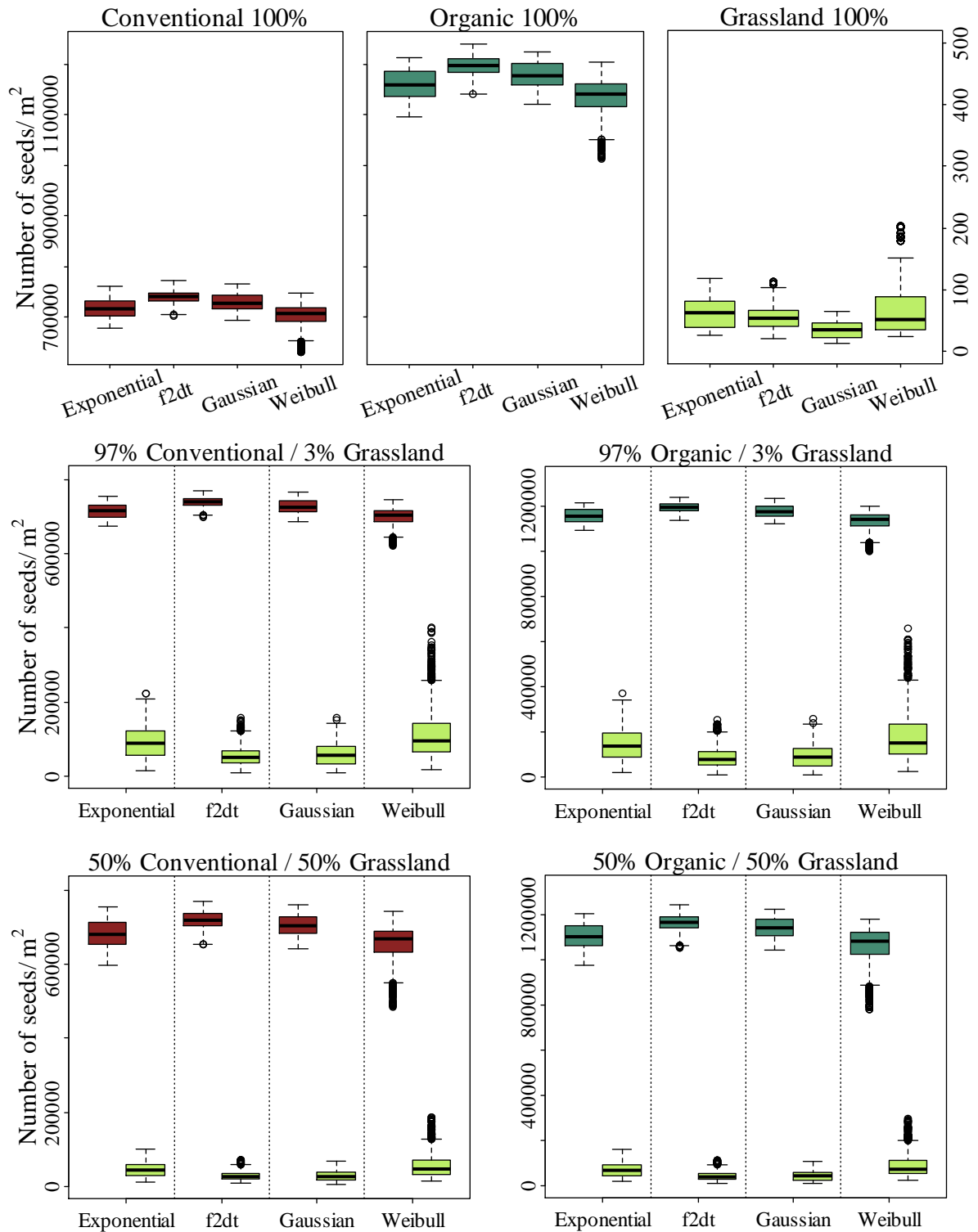


Figure 19. Somme du nombre de graines pour les 4 espèces après les 50 ans de simulations pour les différentes occupations du sol et ses proportions. Chaque boîte est le résultat de 1440 simulations pour les courbes Weibull et 2Dt et 360 simulations pour les simulations pour les courbes Gaussienne et Exponentiel. Les couleurs montrent l'occupation du sol où marron est conventionnelle ; vert foncé biologique et vert clair prairie.

Dans les résultats de la diversité des plantes (WD) adventices pour la dernière année de simulation, la proportion de 100% d'occupation du sol a montré une variation liée aux différentes courbes seulement dans l'occupation conventionnelle (Figure 20A). Pour cela, la courbe 2Dt a montré plus de diversité (WD = 0,672 [0,671-0,673]), suivie par les courbes Exponentielle (WD = 0,659 [0,656-0,661]) et Weibull (WD = 0,656 [0,654-0,657]), la Gaussienne étant la courbe avec la plus basse diversité (WD = 0,645 [0,643-0,647]). Les occupations biologique (WD_{moyenne} = 0,597) et prairie (WD_{moyenne} = 0,691) n'ont pas montré des différences entre les courbes.

Quand on regarde les proportions de 97%, les deux principales occupations du sol maintiennent le patron. Par contre, pour la proportion de 50%, la diversité des plantes adventices (WD_{conv}_{moyenne} = 0,72 ; WD_{org}_{moyenne} = 0,767) a une augmentation par rapport les proportions de 100 et 97%. De plus, contrairement aux autres proportions, la diversité de l'occupation biologique est supérieure à l'occupation conventionnelle (Figure 20B).

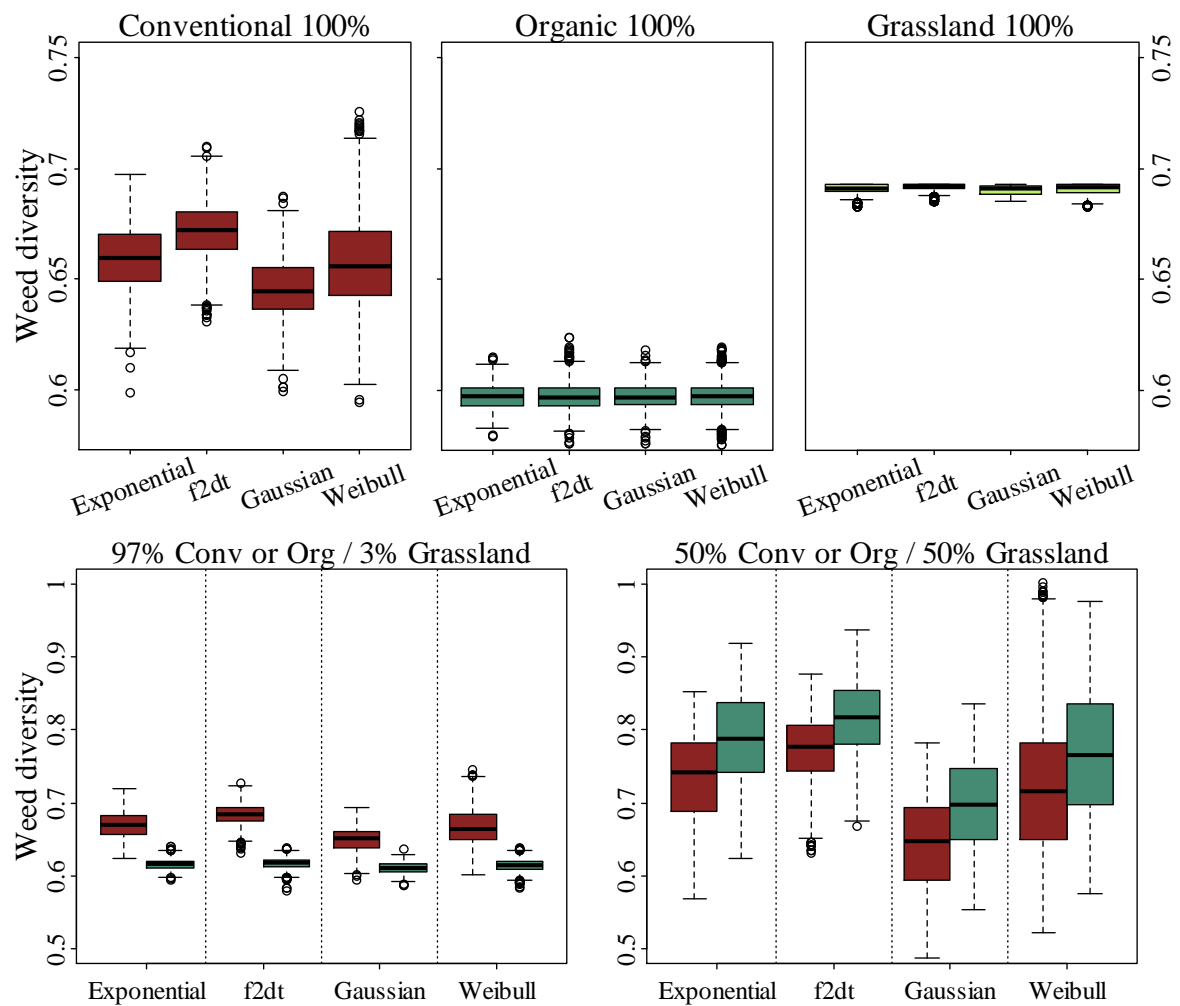


Figure 20. Diversité des espèces adventices après les 50 ans de simulations pour les différentes occupations du sol et ses proportions. Chaque boîte est le résultat de 1440 simulations pour les courbes Weibull et 2Dt et 360 simulations pour les courbes Gaussienne et Exponentiel. Les couleurs montrent l'occupation du sol où marron est conventionnelle ; vert foncé biologique et vert clair prairie.

Le temps pour couvrir tout le paysage (dA1) pour la proportion de 100% d'un type d'occupation du sol a une moyenne de 14,4 ans [14,38-14,42] pour l'occupation conventionnelle, 13,93 ans [13,91-13,95] pour la biologique et 47,95 ans [47,76-48,14] pour la prairie (Figure 21). Contrairement à d'autres résultats, on peut voir que les courbes de dispersion ont un comportement différent pour chaque occupation du sol et une variation plus grande dans l'occupation prairie (min = 17 ; max = 50 ans) par rapport aux occupations conventionnelle (min = 14 ; max = 17 ans) et biologique (min = 13 ; max = 16 ans). La 97% Conv/Bio et 3% PM n'a pas changé de la proportion de 100%. Cependant, pour la proportion de 50% Conv/Bio et 50% PM, on peut voir plus de variation dans la courbe et entre les courbes. La Gaussienne est la courbe qui prend plus de temps pour couvrir tout le paysage (dA1conv = 49 [48,67-49,33] ; dA1org = 47 [46,42-47,58]), les

courbes Exponentielle ($dA1_{conv} = 46$ [44,67-47,33] ; $dA1_{org} = 41$ [39,67-42,33]), 2Dt ($dA1_{conv} = 46$ [45,33-46,67] ; $dA1_{org} = 43$ [42,42-43,58]) et Weibull ($dA1_{conv} = 46$ [45,21-46,8] ; $dA1_{org} = 42$ [41,13-42,87]), ont à peu près les mêmes résultats.

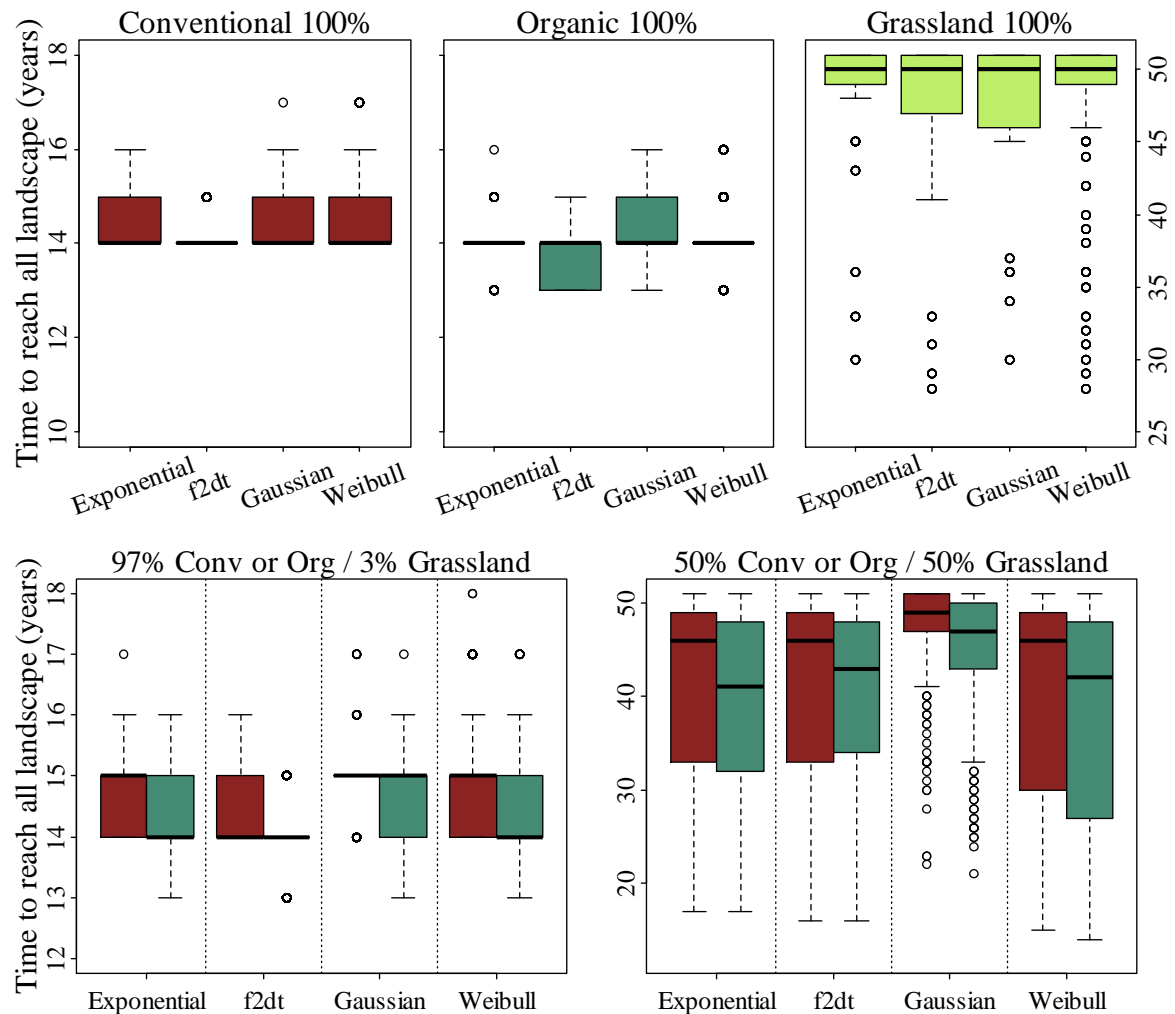


Figure 21. Temps pour attendre tout le paysage pour les différentes occupations du sol et ses proportions. Chaque boîte est le résultat de 1440 simulations pour les courbes Weibull et 2Dt et 360 simulations pour les courbes Gaussienne et Exponentiel. Les couleurs montrent l'occupation du sol où marron est conventionnelle ; vert foncé biologique et vert clair prairie.

L'effet parcellaire (lié aux 9 parcellaires différents utilisés pour les simulations) est significative ($P < 0,05$) pour toutes les sortie du modèle, excepté pout la quantité de graines dans tout le paysage. Selon l'Anova, cet effet est plus fort sur la diversité des adventices ($F = 70,3$; $P < 0,001$) et le temps pour couvrir tout le paysage ($F = 18,8$; $P < 0,001$) comparé à la quantité de graines dans la principale occupation du sol ($F = 2,5$; $P < 0,05$). De plus, il y a plus de variation de sorties entre les parcellaire dans la proportion de 50% d'occupation

du sol, donc la Figure 22 montre la variation de diversité des adventices (plus d'effets) dans la proportion de 50% d'occupation du sol (plus de variation).

On peut voir une certaine relation positive entre le nombre de parcelle du ensemble parcellaire et la diversité des adventices pour les occupations conventionnelle ($R^2_{adj} = 14,4\%$; $P < 0,001$) et biologique ($R^2_{adj} = 8,5\%$; $P < 0,001$) a une proposition de 50% du sol. Cependant, il n'y a pas de relation pour l'occupation prairie ($R^2_{adj} = 0,07\%$; $P < 0,001$) a une occupation de 100% du sol.

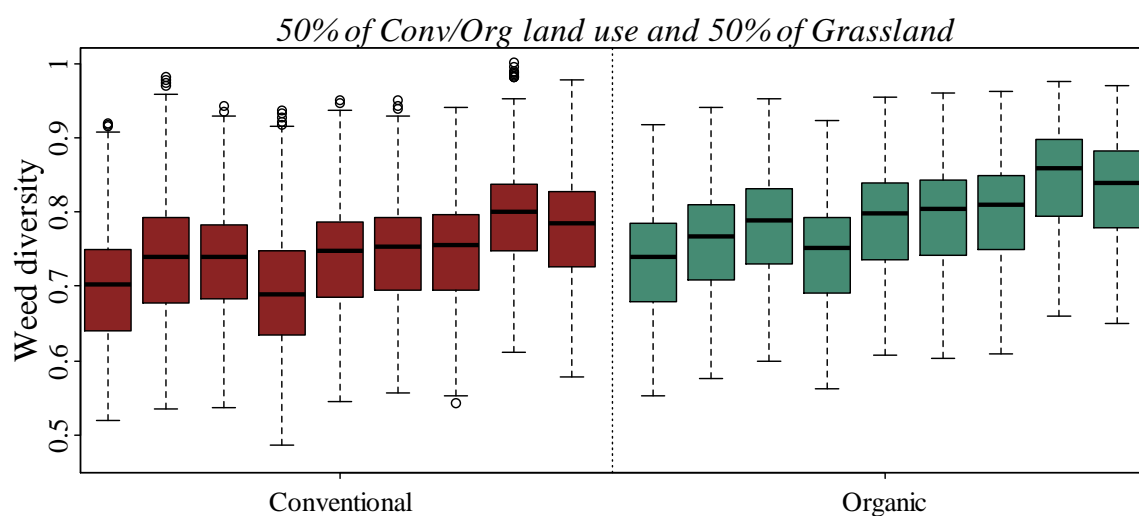


Figure 22. Variation des 9 parcellaire contrastants pour les occupations du sol conventionnelle (marron) et biologique (vert). Chaque boîte est le résultat de 1200 simulations. Par chaque occupation du sol, les 9 parcellaire varient en fonction du nombre de parcelle (augmentation du nombre de parcelles de gauche à droite).

4. Discussion

4.1. Variables biologiques sur la dispersion

D'après la littérature, il est apparu que la distance de dispersion des plantes adventices était plus liée au mode de dispersion qu'aux caractéristiques phénotypiques (poids de la graine et hauteur de la plante). Les relations entre la dispersion et les caractéristiques fonctionnelles ont été décrites dans plusieurs articles (Albert et al., 2015 ; Bullock et al., 2012 ; Stevens et al., 2012), tout comme la relation entre la distance de dispersion et mode de dispersion (Vittoz et Engler, 2007).

Le mode de dispersion est généralement classé en fonction des caractéristiques morphologiques des graines et des plantes (e.g. Buoro & Carlson, 2014; Stevens et al., 2013, 2014), ce qui suggère un seul vecteur de dispersion (par exemple des animaux ou le

vent) (Tamme et al., 2013). Cependant, une même espèce peut utiliser de multiples vecteurs (e.g. López-Darias & Nogales, 2016), et d'ailleurs, le modes de dispersion indiquée pour une espèce donnée est variables selon la classification considérée. Ceci complique la mise en évidence d'une relation entre le mode de dispersion et la distance de dispersion. Dans certains cas, lorsque plusieurs vecteurs de dispersion sont renseignés pour une espèce, on peut s'attendre à une augmentation de la distance maximale des graines par dispersions successives (ex : anémochorie suivie d'une zoochorie) (Auffret et Cousins, 2013a). Dans d'autres cas, de multiples modes de dispersion peuvent avoir l'effet inverse, par exemple, une espèce de dispersion zoochorique dans un milieu où son vecteur est éteinte, a probablement un mode de dispersion effective de type barochorique, ce qui diminue considérablement la distance de dispersion. Sur la base de ces caractéristiques, la classification D3 (Hintze et al., 2013) est une révision approfondi de la littérature qui réunit une base de données pour les différentes espèces végétales. Le résultat de cette base pour les 16 espèces adventices utilisées dans ce travail est présenté dans l'Annexe IV, ce qui permettra l'utilisation de cette classification dans le modèle FlorSys, qui utilise le mode de dispersion pour calculer la distance de dispersion. De plus, il est important de noter que cette classification était la seule à mentionner le mode de dispersion anthropique, montrant que ce mode de dispersion est généralement ignorée (Thomson et al. 2010).

4.2. Ajustement pré-simulation

Différents courbes de distribution ont été utilisés pour représenter la variabilité de la dispersion. La dispersion est décrite comme la densité des juvéniles en fonction de la distance aux parents. Dans cette distribution, le modèle consiste en deux éléments : le taux de production des graines et la distribution (Kernel) qui décrit la distance de dispersion des graines de leurs parents (Clark et al., 1999). Concernant la distribution, sa forme varie en fonction de l'échelle, par exemple, la courbe Gaussienne a une forme qui décrit plus tôt l'influence de la proximité, à une échelle fine (voir Clark et al., 1999 pour plus de détails). La courbe Exponentielle présente une augmentation de la densité de la queue de la courbe, ce qui donne plus d'importance aux graines qui vont plus loin (Clark et al., 1999). De la même façon, la courbe Weibull a une distribution plus leptokurtique (queue plus lourde) avec le pic élevé à zéro, tandis que la distribution 2Dt montre une forme moins leptokurtique et est concave près de l'origine (Austerlitz et al., 2004). La distribution 2Dt est intéressante parce qu'elle tend vers une Gaussienne quand α devient grand et vers une

Cauchy quand α tend vers zéro. Elle a été identifiée comme permettant le meilleur ajustement pour la dispersion des graines de plusieurs arbres (Clark et al., 1999).

Concernant la variation du modèle, l'effet de la résolution spatiale a été exploré pour vérifier un potentiel impact sur la forme de la distribution des graines effectivement dispersées par le modèle, pour une courbe donnée. Le risque potentiel serait lié à la discrétisation de l'espace, notamment pour des résolutions grossières. En effet, les événements de dispersion sur des distances inférieures à la taille du pixel ne peuvent pas être représentés dans le modèle (autrement dit, les graines restent dans le pixel où elle ont été produites). Couramment, des résolutions fines (de 1 à 7 mètres) sont utilisées pour les évaluations de dispersion (Aben et al., 2016 ; Nathalie Colbach et al., 2014 ; Nathan, Safriel, et Noy-meir, 2001) alors que des résolutions plus grossières sont utilisées pour prendre en compte des dispersion longues (Bullock et al., 2012). La résolution utilisée doit donc théoriquement dépendre du mode de dispersion envisagée (McConkey et al., 2012), mais elle dépend aussi, pour des raisons de temps de simulation et d'utilisation de la mémoire, de la taille du domaine spatial en interaction avec le matériel informatique utilisé. Dans le cas du modèle DynWeed et pour la variabilité des courbes de dispersion considérées dans cette étude, l'analyse de variance a montré que la résolution avait en fait peu d'effet sur la dispersion résultante.

4.3. Résultats post-simulation

4.3.1. Effet de la courbe de dispersion

Les résultats des simulations ont montré que les occupations du sol dans le paysage et leurs proportions jouaient plus sur la dynamique des adventices que la nature de la courbe de dispersion des graines.

Il est connu que la dispersion naturelle des plantes est difficile à étudier et prévoir (Auffret, Berg, et Cousins, 2014), de même que la projection de sa distribution dans le temps et l'espace (Elith et Leathwick, 2009). Pour autant, la dispersion des graines est un processus qui façonne les populations et les communautés locales (Levin et al., 2003).

Même si les autres variables ont montré plus d'effet sur la dynamique des adventices, il y a néanmoins un effet du type de courbe de dispersion sur cette dynamique. En particulier, il y a un effet d'interaction entre la courbe de dispersion et l'occupation du sol sur la quantité de graines à la fin de la simulation et la diversité des adventices. Alors que les courbes 2Dt et Gaussienne conduisent à de plus fortes abondances dans les occupations

conventionnelle et biologique, ce patron s'inverse dans l'occupation prairie où la courbe Exponentielle conduit des abondances plus fortes que la Gaussienne. L'occupation 100% conventionnelle a été la seule à faire ressortir les différences de diversité des adventices entre les courbes de dispersion.

La variation de la forme des courbes sur les sorties du modèle, qui contrairement aux comparaisons faite en pré-simulation, considère un paysage à plus grande échelle et sur du long terme. Au maximum, la différence maximale de dispersion entre les différentes combinaisons de paramètres est de 200 mètres, c'est-à-dire que dans une échelle parcellaire avec une taille beaucoup plus grande, cette différence ne sera pas perceptible. La prise en compte de la dispersion humaine est donc très importante pour vérifier l'effet de la dispersion dans les échelles parcellaires, où les distances moyennes de dispersions potentielles ont été mesurées environ de 13 km pour certaines espèces (Auffret et Cousins, 2013b).

4.3.2. Effet du parcellaire

L'effet de la variation de l'ensemble parcellaire dans la dynamique des adventices a été faible par rapport les autres variables. Il est néanmoins ressorti que la diversité des adventices ainsi que le temps pour couvrir tout le parcellaire augmentaient avec le nombre de parcelle. Il est connu que la diversité des adventices augmente avec la complexité du paysage (Roschewitz et al., 2005) et la finesse du grain du paysage (c.a.d. plus de parcelles et de petites taille ; Gaba et al., 2010). En contrepartie, les fermes avec de petites parcelles présentent un taux significativement plus élevés d'impuretés de récolte (Colbach, Monod, et Lavigne, 2009), ce qui peut être le résultat de plus fortes abondances. De plus, pour les espèces qui dispersent par zoochorie (principalement les grandes carnivores), la structure du paysage affecte la dispersion (Kernel) des graines (Herrera et al., 2016). L'approche choisie pour prendre en compte les effets du parcellaire a été un échantillonnage dirigé dans une base de donnée, en considérant uniquement les deux critères (corrélés) de taille et de forme de parcelles. Cette approche ne permet pas d'avoir un plan d'échantillonnage équilibré qui contrôle les autres descripteurs des parcellaires (forme, taille, niveau d'hétérogénéité spatiale de ces critères géométriques, proportion de la matrice paysagère). Ceci aurait nécessité l'utilisation de générateurs de parcellaires (ex : GenExp ; Adamczyk & Angevin, 2007) mais aurait aussi multiplier fortement le nombre de situations envisagées (et donc de simulations). La prise en compte de ces facteurs est

néanmoins nécessaire si on souhaite modéliser les effets de connectivité (Hodgson et al., 2011) et de la matrice paysagère (Hodgson et al., 2011 ; Ockinger et al., 2012 ; Roschewitz et al., 2005) sur la biodiversité.

4.3.3. Effet des occupations du sol et de leurs proportions

Les occupations du sol ont affecté la quantité de graines, la diversité mais pas le temps pour couvrir tout le parcellaire. Alors qu'en systèmes conventionnels l'utilisation d'herbicides diminuent l'abondance et diversité des adventices (Geiger et al., 2010) et même éliminent les espèces rares (Gaba et al., 2016), il est attendu qu'en agriculture biologique les abondances et la diversité soient plus élevées (Roschewitz et al., 2005). Dans le modèle, l'occupation biologique engendre bien une plus forte abondance mais en revanche, la diversité y est plus faible qu'en conventionnel, sauf quand elle occupe 50% du territoire. Ce résultat peut être une question d'échelle, cependant, il a été rapporté dans quelque espèces adventices, leur diversité ont été affecté positivement par l'intensité de la gestion du paysage (Petit et al., 2016).

Par contre, les proportions d'occupation du sol ont affecté la diversité, le temps pour couvrir tout le parcellaire mais pas la quantité de graines. En particulier, l'augmentation de la diversité quand la proportion de prairie augmente peut être lié à une augmentation de la diversité des niches écologiques au sein du paysage (Tamme et al., 2010). Même si le modèle DynWeed ne prend pas en compte ces processus, ce type de pattern est connu pour résulter d'une augmentation de la disponibilité des ressources pour les organismes qui dépendent principalement des réseaux à une grande échelle (Ekroos et al., 2016). L'augmentation du temps pour couvrir tout le parcellaire quand la proportion de prairie augmente résulte de la difficulté d'établissement des plantes adventices en prairie (Sheley, Manoukian, et Marks, 1996) et aussi d'effet de la complexité du paysage.

4.4. Effet des choix de modélisation ?

Comme le modèle DynWeed est un modèle théorique de dynamique des populations et on n'a pas beaucoup de données disponible sur la dynamique des adventices, principalement sur la partie de dispersion, il y a une possibilité d'un effet du facteur modélisation sur ces résultats. Pour être sûr des résultats qu'on vient de présenter, il faudrait faire une évaluation de la qualité du modèle en utilisant des données réelles du

terrain. Cependant, dans un contexte où il est difficile d'utiliser des jeux de données collectés dans de nombreux paysages contrastés, les résultats actuels apportent des connaissances nouvelles sur le rôle de la dispersion dans la dynamique des espèces et peuvent permettre d'orienter de futures analyses plus approfondies.

4.5. Résultats importants pour la gestion des adventices

Ces résultats de la sortie du modèle ont montré l'importance des facteurs de gestion et d'organisation du parcellaire. On a vu, par exemple, que les effets d'occupation du sol, la proportion d'occupation et la gestion de la parcelle jouent beaucoup plus sur les adventices que leurs différences de traits de dispersion.

Les effets des différentes occupations du sol et de la complexité du paysage qu'on a trouvé, sont déjà mentionnés dans la littérature (González-Díaz et al., 2012 ; Petit et al., 2013 ; Petit et al., 2016 ; Roschewitz et al., 2005). Ces résultats sont importants pour la décision du type gestion et d'organisation du paysage dans un objectif de diminution du nombre de graines adventices et d'augmentation de la diversité. La diminution du nombre de graines est important pour diminuer leur impact sur les systèmes de culture agricole (Oerke, 2006) et l'augmentation de la diversité important pour la disponibilité de ressources à faune sauvage (Mézière, Colbach, et al., 2015).

Un autre résultat important concerne sur la proportion de prairie dans le paysage. La proportion de 3% de prairie permanente correspond au minimum de surface équivalente topographique (à l'échelle de l'exploitation) dans le cadre de l'éco-conditionnalité des aides de la PAC (MEDE, 2012). Cependant, dans nos résultats, il n'est pas apparu de différence entre la situation sans aucune prairie et la situation avec 3% de prairie dans le paysage. Il est donc possible que ce niveau exigence soit trop faible pour avoir des conséquences marquées en termes de fonctionnement écologique.

4.6. Le rôle de dispersion humaine

Les activités humaines dans les agroécosystèmes peuvent changer la nature de la dispersion de graines adventices et donc sa dynamique populationnelle. Même dans le cas où elle serait peu fréquente, cette dispersion peut fournir dispersion longue, influençant fortement la dynamique (Higgins, Nathan, et Cain, 2003). Dans une situation où les adventices ont plus de chance de disperser plus loin et aussi de surmonter les barrières naturelles il serait important de tenir compte de ce facteur dans les modèles de dynamique

des populations, en particulier à l'échelle du paysage. Encore, la dispersion humaine pourra être aussi associé à un mode de dispersion spécifique (Auffret et Cousins, 2013a), donc après la découverte de cette association, sera plus facile la prévision de la dispersion, surtout la plus longue.

4.7. Limitation du modèle

Deux limitations principales existent dans le modèle DynWeed. La première est la grande simplification de la représentation des systèmes de culture dans laquelle ne sont considérés que des catégories conventionnelle, biologique et prairie permanente. Or les systèmes de cultures sont plus diverses incluant des pratiques cultures, la gestion de la parcelle, les cultures, offrant des combinaisons infinies. La deuxième limitation concerne à la simplification des espèces représentées, où le modèle DynWeed ne considère que quatre différents types d'espèces. Cette idée de séparer les adventices en groupes dépendant de leurs biologies est très intéressante et utile pour la modélisation, cependant il faudrait faire une analyse de sensibilité de ces variables pour comprendre comment on peut mieux représenter de manière simplifiée la grande diversité d'espèces adventices. Mais de manière générale, la modélisation repose sur une représentation simplifiée dans laquelle on recherche le compromis optimal entre le niveau de représentation et la rapidité du modèle pour explorer de larges gammes de scénarios.

5. Perspectives futures

Les résultats trouvés avec le modèle DynWeed ont été la base pour définir la variation des simulations engagées dans la fin du stage avec le modèle FlorSys. Les prochaines analyses seront basées sur l'ajout de la courbe de dispersion 2Dt dans le modèle FlorSys, en raison de sa différence significative par rapport aux autres courbes de dispersion et de son importance à l'échelle du paysage. En perspective, il serait intéressant d'explorer de manière plus approfondie le rôle de la variation des paramètres des courbes de dispersion sur la dynamique, le choix de chaque paramètre pouvant changer de manière importante les résultats des simulations. Pour ce faire, la méthode de statistique bayésienne se montre la plus intéressante, même si elle nécessite l'utilisation d'outils statistiques adéquats (winBugs, etc...). En complément, il est prévu d'inclure le rôle de dispersion humaine dans les deux modèles.

6. Conclusion

Au bilan il est ressortit de cette étude de simulation les points principaux suivants :

- Il y a plus d'effet du mode de dispersion que des caractéristiques phénotypiques liées à la dispersion sur la dispersion des graines.
- Il y a plus d'effet des paramètres des courbes de dispersion que de la résolution du modèle sur la dispersion des graines.
- Il y a un faible effet du nombre de parcelles sur la diversité des adventices et le temps pour couvrir tout le parcellaire.
- Les occupations du sol et leurs proportions jouent plus que la dispersion sur la dynamique de la population des adventices.
- La proportion de prairies permanentes tend à diminuer le nombre de graines adventices et à augmenter sa diversité

Bibliographie

- Aben J., Bocedi G., Palmer S. C. F., Pellikka P., Strubbe D., Hallmann C., Travis J. M. J., Lens L., Matthysen E. « The importance of realistic dispersal models in conservation planning: Application of a novel modelling platform to evaluate management scenarios in an Afrotropical biodiversity hotspot ». *J. Appl. Ecol.* [En ligne]. 2016. p. 1055-1065. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12643> >
- Adamczyk K., Angevin F. « GenExP, un logiciel simulateur de paysages agricoles pour l'étude de la diffusion de transgènes ». *Géomatique* [En ligne]. 2007. Vol. 17, p. 469-487. Disponible sur : < <http://hal.archives-ouvertes.fr/docs/00/19/91/14/PDF/adamczyk07.pdf> >
- Albert A., Mårell A., Picard M., Baltzinger C. « Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential ». *Ecography (Cop.)*. [En ligne]. mai 2015. Vol. 38, n°5, p. 440-449. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.00709> >
- Auffret A. G., Berg J., Cousins S. A. O. « The geography of human-mediated dispersal ». *Divers. Distrib.* [En ligne]. 2014. Vol. 20, n°12, p. 1450-1456. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12251> >
- Auffret A. G., Cousins S. A. O. « Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock ». *Ecography (Cop.)*. [En ligne]. 2013a. Vol. 36, n°10, p. 1150-1157. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00185.x> >
- Auffret A. G., Cousins S. A. O. « Humans as Long-Distance Dispersers of Rural Plant Communities ». *PLoS One* [En ligne]. 2013b. Vol. 8, n°5,. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0062763> >
- Austerlitz F., Dick C. W., Dutech C., Klein E. K., Oddou-Muratorio S., Smouse P. E., Sork V. L. « Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve ». *Mol. Ecol.* [En ligne]. 2004. Vol. 13, n°4, p. 937-954. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02100.x> >
- Austerlitz F., Smouse P. E. « Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. III. Impact of adult population structure. » *Genet. Res.* [En ligne]. 2001. Vol. 78, n°3, p. 271-280. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1017/S0016672301005341> >
- Benvenuti S. « Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment ». *Weed Biol. Manag.* [En ligne]. 2007. Vol. 7, n°3, p. 141-157. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1445-6664.2007.00249.x> >
- Bivand R., Keitt T., Rowlingson B. *rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library* [En ligne]. 2016. Disponible sur : < <https://cran.r-project.org/package=rgdal> >
- Borghi E., Costa N. V., Crusciol C. A. C., Mateus G. P. « Influência da distribuição espacial do milho e da Brachiaria brizantha consorciados sobre a população de plantas daninhas em sistema plantio direto na palha ». *Planta Daninha* [En ligne]. 2008. Vol. 26, n°3, p. 559-568. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-83582008000300011> >
- Boyd N. S., White S. « Impact of Wild Blueberry Harvesters on Weed Seed Dispersal within and between Fields ». *Weed Sci.* [En ligne]. 2009. Vol. 57, n°5, p. 541-546. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1614/WS-08-156.1> >
- Bullock J. M., White S. M., Prudhomme C., Tansey C., Perea R., Hooftman D. A. P.

« Modelling spread of British wind-dispersed plants under future wind speeds in a changing climate ». *J. Ecol.* [En ligne]. 2012. Vol. 100, n°1, p. 104-115. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01910.x> >

Buoro M., Carlson S. M. « Life-history syndromes: Integrating dispersal through space and time ». *Ecol. Lett.* [En ligne]. 2014. Vol. 17, n°6, p. 756-767. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12275> >

Butault J. P., Dedryver C. A., Gary C., Guichard L., Jacquet F., Meynard J. M., Nicot P., Pitrat M., Reau R., Sauphanor B., Savini I., Volay T. *Synthèse du rapport d'étude Ecophyto R&D : quelles voies pour réduire l'usage des pesticides ?* [s.l.] : [s.n.], 2010. 90 p.

Cardina J., Johnson G. a, Sparrow D. H. « to weed management of weed biology Importance Symposium : The nature and consequence of weed spatial distribution ». *Weed Sci.* 2012. Vol. 45, n°3, p. 364-373.

Clark J. S., Silman M., Kern R., Macklin E., HilleRisLambers J. « Seed Dispersal near and far: patterns across temperate and tropical fore ». *Ecology* [En ligne]. 1999. Vol. 80, n°5, p. 1475-1494. Disponible sur : < [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1475:SDNAFP\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2) >

Clobert J., Baguette M., Benton T. G., Bullock J. M., Ducatez S. *Dispersal Ecology and Evolution* [En ligne]. Oxford Sch.[s.l.] : Oxford University Press, 2012. 498 p. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.001.0001> > (consulté le 24 mars 2016) ISBN : 9780199608898.

Colbach N., Biju-Duval L., Gardarin A., Granger S., Guyot S. H. M., Mézière D., Munier-Jolain N. M., Petit S. « Le rôle des modèles pour l'évaluation multicritère et la conception multi-objectif de systèmes de culture pour la gestion des adventices ». In : *AFPP – 22e Conférence du columbia - journées Int. sur la lutte contre les mauvaises herbes*. Dijon : [s.n.], 2013. p. 738-748.

Colbach N., Biju-Duval L., Gardarin A., Granger S., Guyot S. H. M., Mézière D., Munier-Jolain N. M., Petit S. « The role of models for multicriteria evaluation and multiobjective design of cropping systems for managing weeds ». *Weed Res.* [En ligne]. 2014. Vol. 54, n°6, p. 541-555. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/wre.12112> >

Colbach N., Collard A., Guyot S. H. M., Mézière D., Munier-Jolain N. M. « Assessing innovative sowing patterns for integrated weed management with a 3D crop:weed competition model ». *Eur. J. Agron.* [En ligne]. 2014. Vol. 53, p. 74-89. Disponible sur : < <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=28327830> > (consulté le 11 mars 2016)

Colbach N., Monod H., Lavigne C. « A simulation study of the medium-term effects of field patterns on cross-pollination rates in oilseed rape (*Brassica napus* L.) ». *Ecol. Modell.* [En ligne]. 2009. Vol. 220, n°5, p. 662-672. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.11.020> >

Donald W. W., Ogg A. « Biology and Control of Jointed Goatgrass (*Aegilops cylindrica*), a Review ». *Weed Technol.* [En ligne]. 1991. Vol. 5, n°1, p. 3-17. Disponible sur : < <http://www.jstor.org/stable/3986780> >

Doyle C. J. « Mathematical models in weed management: A review ». *Crop Prot.* 1991. Vol. 10, n°6, p. 432-444.

- Ekroos J., Ödman A. M., Andersson G. K. S., Birkhofer K., Herbertsson L., Klatt B. K., Olsson O., Olsson P. A., Persson A. S., Prentice H. C., Rundlöf M., Smith H. G. « Sparing Land for Biodiversity at Multiple Spatial Scales ». *Front. Ecol. Evol.* [En ligne]. 2016. Vol. 3, n°January, p. 1-11. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.3389/fevo.2015.00145> >
- Elith J., Leathwick J. R. « Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time ». *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* [En ligne]. 2009. Vol. 40, p. 677-697. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159> >
- Fox J., Weisberg S. *An R companion to applied regression* [En ligne]. Second. Thousand Oaks, CA : Sage, 2011. Disponible sur : < <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion> > ISBN : 1452235759.
- Frantzen and, Bouman. « Dispersal and growth form patterns of some zonal páramo vegetation types ». 1989. Vol. 38, n°4, p. 449-465. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.1989.tb01376.x> >
- Fried G. « Variations spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France ». *Acta Bot. Gall.* [En ligne]. 2010. Vol. 157, n°1, p. 183-192. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2010.10516198> >
- Fried G., Kazakou E., Gaba S. « Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices ». *Agric. Ecosyst. Environ.* [En ligne]. 2012. Vol. 158, p. 147-155. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005> >
- Gaba S., Chauvel B., Dessaint F., Bretagnolle V., Petit S. « Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity ». *Agric. Ecosyst. Environ.* [En ligne]. 2010. Vol. 138, n°3-4, p. 318-323. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2010.06.005> >
- Gaba S., Gabriel E., Chadœuf J., Bonneu F., Bretagnolle V. « Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species ». *Sci. Rep.* [En ligne]. 2016. Vol. 6, n°August, p. 30112. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1038/srep30112> >
- Gardarin A., Dürr C., Colbach N. « Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits ». *Ecol. Modell.* [En ligne]. août 2012. Vol. 240, p. 123-138. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.05.004> > (consulté le 11 mars 2016)
- Garnier A., Pivard S., Lecomte J. « Measuring and modelling anthropogenic secondary seed dispersal along roadverges for feral oilseed rape ». *Basic Appl. Ecol.* [En ligne]. 2008. Vol. 9, n°5, p. 533-541. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2007.08.014> >
- Geiger F., Bengtsson J., Berendse F., Weisser W. W., Emmerson M., Morales M. B., Ceryngier P., Liira J., Tschardt T., Winqvist C., Eggers S., Bommarco R., Pärt T., Bretagnolle V., Plantegenest M., Clement L. W., Dennis C., Palmer C., Oate J. J., Guerrero I., Hawro V., Aavik T., Thies C., Flohre A., Høhne S., Fischer C., Goedhart P. W., Inchausti P. « Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland ». *Basic Appl. Ecol.* [En ligne]. 2010. Vol. 11, n°2, p. 97-105. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001> >
- Ghersa C. M., Roush M. L. « Searching for solutions to weed problems ». *Bioscience* [En ligne]. 1993. Vol. 43, n°2, p. 104-109. Disponible sur : <

<http://dx.doi.org/10.2307/1311971> >

Gibson R. H., Nelson I. L., Hopkins G. W., Hamlett B. J., Memmott J. « Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: Arable weeds as a case study ». *J. Appl. Ecol.* [En ligne]. 2006. Vol. 43, n°2, p. 246-257. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01130.x> >

Godinez-Alvarez H., Valiente-Banuet A., Rojas-Martinez A. « The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* ». *Ecology* [En ligne]. 2002. Vol. 83, n°9, p. 2617-2629. Disponible sur : < [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2617:TROSDI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2617:TROSDI]2.0.CO;2) >

González-Díaz L., Van Den Berg F., Van Den Bosch F., González-Andújar J. L. « Controlling annual weeds in cereals by deploying crop rotation at the landscape scale: *Avena sterilis* as an example ». *Ecol. Appl.* [En ligne]. 2012. Vol. 22, n°3, p. 982-992. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1890/11-1079.1> >

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. « Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. » *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* [En ligne]. 2003. Vol. 358, n°1439, p. 1899-1913. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2003.1404> >

Herrera J. M., De Sá Teixeira I., Rodríguez-Pérez J., Mira A. « Landscape structure shapes carnivore-mediated seed dispersal kernels ». *Landsc. Ecol.* [En ligne]. 2016. Vol. 31, n°4, p. 731-743. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-015-0283-4> >

Higgins S. I., Nathan R., Cain M. L. « Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? ». *Ecology* [En ligne]. 2003. Vol. 84, n°8, p. 1945-1956. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1890/01-0616> >

Hintze C., Heydel F., Hoppe C., Cunze S., Konig A., Tackenberg O. « D3: The Dispersal and Diaspore Database - Baseline data and statistics on seed dispersal ». *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* [En ligne]. 2013. Vol. 15, n°3, p. 180-192. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2013.02.001> >

Hodgson J. A., Moilanen A., Wintle B. A., Thomas C. D. « Habitat area, quality and connectivity: Striking the balance for efficient conservation ». *J. Appl. Ecol.* [En ligne]. 2011. Vol. 48, n°1, p. 148-152. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01919.x> >

Issanchou C. *Connectivité d'un paysage agricole et processus de dispersion des adventices : Approche par l'analyse de la similarité des communautés*. Université de Bourgogne, Dijon : [s.n.], 2013. 44 p.

Johansen A., Nielsen H. B., Hansen C. M., Andreasen C., Carlsgart J., Hauggard-Nielsen H., Roepstorff A. « Survival of weed seeds and animal parasites as affected by anaerobic digestion at meso- and thermophilic conditions ». *Waste Manag.* [En ligne]. 2013. Vol. 33, n°4, p. 807-812. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.wasman.2012.11.001> >

Julve P. H. « Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France ». In : *Inst. Cathol. Lille* [En ligne]. Lille : Institut Catholique de Lille, 2015. Disponible sur :

< <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm> >

Kakhki S., Moeini M., Nejad S., Aleefard M. « Weed population indices in irrigated wheat fields of zanzan province of iran ». *Pak. J. Weed Sci. Res.* [En ligne]. 2013. Vol. 19, n°2, p. 123-156. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004> >

Kelley K., Preacher K. J. « On effect size ». *Psychol. Methods* [En ligne]. 2012. Vol. 17, n°2, p. 137-152. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1037/a0028086> >

Knaus J. *snowfall: Easier cluster computing (based on snow)*. [En ligne]. 2015. Disponible sur : < <https://cran.r-project.org/package=snowfall> >

Levin S. A., Muller-Landau H. C., Nathan R., Chave J. « The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective ». *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* [En ligne]. 2003. Vol. 34, p. 575-604. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428> >

Von der Lippe M., Bullock J. M., Kowarik I., Knopp T., Wichmann M. C. « Human-Mediated Dispersal of Seeds by the Airflow of Vehicles ». *PLoS One* [En ligne]. 2013. Vol. 8, n°1, p. 1-10. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0052733> >

Von Der Lippe M., Kowarik I. « Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions ». *Conserv. Biol.* [En ligne]. 2007. Vol. 21, n°4, p. 986-996. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x> >

López-Darias M., Nogales M. « Raptors as legitimate secondary dispersers of weed seeds ». *Ibis (Lond. 1859)*. [En ligne]. 2016. Vol. 158, n°2, p. 428-432. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/ibi.12360> >

Marshall E. J. P., Brown V. K., Boatman N. D., Lutman P. J. W., Squire G. R., Ward L. K. « The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields* ». *Weed Res.* [En ligne]. avril 2003. Vol. 43, n°2, p. 77-89. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x> > (consulté le 1 septembre 2016)

Matthysen E. « Multicausality of dispersal : a review ». In : *Dispersal Ecol. Evol.* [En ligne]. [s.l.] : [s.n.], 2012. p. 3-17. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001> > ISBN : 9780191640353.

McCanny S. J., Cavers P. B. « Spread of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in Ontario, Canada. II. Dispersal by combines ». *Weed Res.* [En ligne]. avril 1988. Vol. 28, n°2, p. 67-72. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3180.1988.tb00788.x> > (consulté le 25 mars 2016)

McConkey K. R., Prasad S., Corlett R. T., Campos-Arceiz A., Brodie J. F., Rogers H., Santamaria L. « Seed dispersal in changing landscapes ». *Biol. Conserv.* [En ligne]. 2012. Vol. 146, n°1, p. 1-13. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.018> >

MEDE M. de l'Ecologie du D. durable et de l'Energie. « Le point sur les “infrastructures agro-écologiques” : états des lieux dans les communes françaises ». *Commis. Général au Développement Durable*. 2012. n°145, p. 4.

Mézière D., Colbach N., Dessaint F., Granger S. « Which cropping systems to reconcile weed-related biodiversity and crop production in arable crops? An approach with simulation-based indicators ». *Eur. J. Agron.* [En ligne]. 2015. Vol. 68, p. 22-37. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2015.04.004> >

- Mézière D., Petit S., Granger S., Biju-Duval L., Colbach N. « Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems ». *Ecol. Indic.* [En ligne]. 2015. Vol. 48, p. 157-170. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.07.028> >
- Munier-Jolain N., Chauvel B., Gasquez J. « Stratégies de protection intégrée contre les adventices des cultures: le retour de l'agronomie ». In : *Enjeux Phytosanit. pour l'Agriculture l'Environnement du XXIème Siècle*. [s.l.] : [s.n.], 2005. p. 411-430.
- Munier-Jolain N. M., Collard A., Busset H., Guyot S. H. M., Colbach N. « Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds ». *F. Crop. Res.* [En ligne]. janvier 2014. Vol. 155, p. 90-98. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.018> > (consulté le 11 mars 2016)
- Munier-Jolain N. M., Guyot S. H. M., Colbach N. « A 3D model for light interception in heterogeneous crop:weed canopies: Model structure and evaluation ». *Ecol. Modell.* [En ligne]. février 2013. Vol. 250, p. 101-110. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.10.023> > (consulté le 11 mars 2016)
- Nathan R., Safriel U. N., Noy-meir I. « Field Validation and Sensitivity Analysis of a Mechanistic Model for Tree Seed Dispersal by ». *Ecology*. 2001. Vol. 82, n°2, p. 374-388.
- Ockinger E., Lindborg R., Sjödin N. E., Bommarco R. « Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments ». *Ecography (Cop.)*. [En ligne]. 2012. Vol. 35, n°3, p. 259-267. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06870.x> >
- Oerke E. C. « Crop losses to pests ». *J. Agric. Sci.* 2006. Vol. 144, n°1, p. 31-43.
- Ofori F., Stern W. R. « Cereal-Legume Intercropping Systems ». *Adv. Agron.* [En ligne]. 1987. Vol. 41, n°C, p. 41-90. Disponible sur : < [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60802-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60802-0) >
- Pessel F. D., Lecomte J. « Towards an understanding of the dynamics of rape populations that have “escaped” from large-scale cultivation in an agricultural region. » *OCL - Oléagineux, Corps Gras, Lipides* [En ligne]. 2000. Vol. 7, n°4, p. 324-328. Disponible sur : < <http://www.cabdirect.org/abstracts/20003033064.html;jsessionid=E6C2513E7E37FBD0C4CD15A145C52AEC#> > (consulté le 25 mars 2016)
- Petit S., Alignier A., Colbach N., Joannon A., Le Cœur D., Thenail C. « Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review ». *Agron. Sustain. Dev.* [En ligne]. 2013. Vol. 33, n°1, p. 205-217. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1007/s13593-012-0095-8> >
- Petit S., Boursault A., Le Guilloux M., Munier-Jolain N., Reboud X., Guilloux M., Munier-Jolain N., Reboud X. « Weeds in agricultural landscapes. A review ». *Agron. Sustain. Dev.* 2011. Vol. 31, n°2, p. 309-317.
- Petit S., Gaba S., Grison A. L., Meiss H., Simmoneau B., Munier-Jolain N., Bretagnolle V. « Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields ». *Agric. Ecosyst. Environ.* [En ligne]. 2016. Vol. 223, p. 41-47. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.031> >
- Pickering C. M., Mount A., Wichmann M. C., Bullock J. M. « Estimating human-mediated

dispersal of seeds within an Australian protected area ». *Biol. Invasions* [En ligne]. 2011. Vol. 13, n°8, p. 1869-1880. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-011-0006-y> >

Pleasant J. M., Schlather K. J. « Incidence of Weed Seed in Cow (Bos sp.) Manure and Its Importance as a Weed Source for Cropland ». *Weed Technol.* [En ligne]. 1994. Vol. 8, n°2, p. 304-310. Disponible sur : < <http://www.jstor.org/stable/3988108> >

R Core Team. « R: A language and environment for statistical computing ». In : *R Found. Stat. Comput.* [En ligne]. [s.l.] : Vienna, Austria, 2015. Disponible sur : < <https://www.r-project.org/> >

Rees M. « Trade-offs among dispersal strategies in British plants ». *Nature* [En ligne]. 11 novembre 1993. Vol. 366, n°6451, p. 150-152. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1038/366150a0> > (consulté le 24 mars 2016)

Ricou C., Schneller C., Amiaud B., Plantureux S., Bockstaller C. « A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora ». *Ecol. Indic.* [En ligne]. 2014. Vol. 45, p. 320-331. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022> >

Römermann C., Tackenberg O., Poschlod P. « How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits ». *Oikos* [En ligne]. août 2005. Vol. 110, n°2, p. 219-230. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13911.x> > (consulté le 25 mars 2016)

Roschewitz I., Gabriel D., Tschardt T., Thies C. « The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming ». *J. Appl. Ecol.* [En ligne]. 2005. Vol. 42, n°5, p. 873-882. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x> >

Savage D., Borger C. P., Renton M. « Orientation and speed of wind gusts causing abscission of wind-dispersed seeds influences dispersal distance ». *Funct. Ecol.* [En ligne]. 2014. Vol. 28, n°4, p. 973-981. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12234> >

Schupp E. W., Fuentes M. « Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology ». *Ecoscience*. 1995. Vol. 2, n°3, p. 267-275.

Sheley B. R., Manoukian M., Marks G. « Preventing Noxious Weed Invasion ». *Rangelands*. 1996. Vol. 18, n°3, p. 100-101.

Sicard H., Fontaine L., Zaganiacz V. « Connaître les adventices pour les maîtriser en grandes cultures sans herbicide ». *Proj. CASDAR « Optimiser promouvoir le désherbage mécanique »*. 2012. p. 1-14.

Simard M.-J., Légère A. « Synchrony of flowering between canola and wild radish (*Raphanus raphanistrum*) ». *Weed Sci.* [En ligne]. 2004. Vol. 52, n°6, p. 905-912. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1614/WS-03-145R> >

Smith C. C., Fretwell S. D. « The optimal balance between size and number of offspring ». *Am. Nat.* [En ligne]. 1974. p. 499-506. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1086/282929> >

Stabler B. *shapefiles: Read and Write ESRI Shapefiles* [En ligne]. 2013. Disponible sur : <

<https://cran.r-project.org/package=shapefiles> >

Stevens V. M., Trochet A., Blanchet S., Moulherat S., Clobert J., Baguette M. « Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal ». *Evol. Appl.* [En ligne]. 2013. Vol. 6, n°4, p. 630-642. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/eva.12049> >

Stevens V. M., Trochet A., Van Dyck H., Clobert J., Baguette M. « How is dispersal integrated in life histories: A quantitative analysis using butterflies ». *Ecol. Lett.* [En ligne]. 2012. Vol. 15, n°1, p. 74-86. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01709.x> >

Stevens V. M., Whitmee S., Le Galliard J. F., Clobert J., Böhning-Gaese K., Bonte D., Brändle M., Matthias Dehling D., Hof C., Trochet A., Baguette M. « A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals ». *Ecol. Lett.* [En ligne]. 2014. Vol. 17, n°8, p. 1039-1052. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12303> >

Tamme R., Götzenberger L., Zobel M., Bullock J. M., Hoofman D. a P., Kaasik a, Pärtel M. « Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits ». *Ecology* [En ligne]. 2013. Vol. 95, n°2, p. 505-513. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1890/13-1000.1> >

Tamme R., Hiiesalu I., Laanisto L., Szava-Kovats R., Pärtel M. « Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales ». *J. Veg. Sci.* [En ligne]. 2010. Vol. 21, n°4, p. 796-801. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x> >

Thomson F. J., Moles A. T., Auld T. D., Ramp D., Ren S., Kingsford R. T. « Chasing the unknown: Predicting seed dispersal mechanisms from plant traits ». *J. Ecol.* [En ligne]. 2010. Vol. 98, n°6, p. 1310-1318. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01724.x> >

Tufto J., Engen S., Hindar K. « Stochastic dispersal processes in plant populations ». *Theor. Popul. Biol.* [En ligne]. 1997. Vol. 52, n°1, p. 16-26. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1006/tpbi.1997.1306> >

Valantin-Morison, M. Guichard, L. Jeuffroy M. . « Comment maîtriser la flore adventice des grandes cultures à travers les éléments de l'itinéraire technique ? ». *Innov. Agron.* 2008. Vol. 3, p. 27-41.

Vitalos M., Karrer G. « Dispersal of *Ambrosia artemisiifolia* seeds along roads: the contribution of traffic and mowing machines ». *Neobiota*. 2009. Vol. 8, p. 53-60.

Vittoz P., Engler R. « Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits ». *Bot. Helv.* [En ligne]. 2007. Vol. 117, n°2, p. 109-124. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8> >

Vu V. Q. *ggbiplot: A ggplot2 based biplot* [En ligne]. 2011. Disponible sur : < <http://github.com/vqv/ggbiplot> >

Weibull W. *A statistical distribution function of wide applicability* [En ligne]. *J. Appl. Mech.* 1951. Vol. 18, p. 293-297. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/citeulike-article-id:8491543> >

Wilson J. D., Morris A. J., Arroyo B. E., Clark S. C., Bradbury R. B. « A review of the

abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change ». *Agric. Ecosyst. Environ.* [En ligne]. 1999. Vol. 75, n°1, p. 13-30. Disponible sur : < [http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00064-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X) >

Winkler E., Fischer M. « The role of vegetative spread and seed dispersal for optimal life histories of clonal plants: A simulation study ». In : *Ecol. Evol. Biol. Clonal Plants* [En ligne]. [s.l.] : [s.n.], 2002. p. 59-79. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1023/A:1016080714200> > ISBN : 0269-7653.

Wratten S. D., Gillespie M., Decourtye A., Mader E., Desneux N. *Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services* [En ligne]. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2012. Vol. 159, p. 112-122. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.020> >

Annexes

Annexe I. Tableau d'entrée du modèle DynWeed avec les paramètres de chaque espèce pour chaque occupation du sol, type de culture et labour. Sm : mortalité des semences ; pm : mortalité des plantes ; sp : nombre de graines par plante ; gr : taux de germination des graines et k : facteur d'ajustement. Dans LandUse, Matrix : les espaces banches qui n'ont pas des systèmes de culture ; Conv : conventionnelle ; Org : Agriculture biologique ; DD : Semis direct ; PM : prairie.

Species	LandUse	CropType	Tillage	sm	gr	pm	sp	K
WinterSmall	Matrix	Ind	Ind	0.35	0.001	0.9	5000	1
WinterSmall	Conv	Spring	Yes	0.35	0.01	0.9	5000	4
WinterSmall	Conv	Spring	No	0.35	0.01	0.9	5000	4
WinterSmall	Conv	Winter	Yes	0.35	0.05	0.75	5000	42
WinterSmall	Conv	Winter	No	0.35	0.075	0.75	5000	63
WinterSmall	Org	Spring	Yes	0.35	0.01	0.9	5000	4
WinterSmall	Org	Winter	No	0.35	0.075	0.6	5000	100
WinterSmall	DD	Spring	No	0.35	0.01	0.95	5000	2
WinterSmall	DD	Winter	No	0.35	0.1	0.95	5000	17
WinterSmall	PM	Ind	No	0.35	0.001	0.3	1000	1
WinterLarge	Matrix	Ind	Ind	0.5	0.01	0.9	250	1
WinterLarge	Conv	Spring	Yes	0.5	0.1	0.9	250	2
WinterLarge	Conv	Spring	No	0.5	0.1	0.9	250	2
WinterLarge	Conv	Winter	Yes	0.5	0.25	0.75	250	8
WinterLarge	Conv	Winter	No	0.5	0.2	0.75	250	7
WinterLarge	Org	Spring	Yes	0.5	0.1	0.9	250	2
WinterLarge	Org	Winter	No	0.5	0.2	0.6	250	11
WinterLarge	DD	Spring	No	0.5	0.1	0.95	250	1
WinterLarge	DD	Winter	No	0.5	0.15	0.95	250	1
WinterLarge	PM	Ind	No	0.5	0.01	0.3	50	1
SpringSmall	Matrix	Ind	Ind	0.35	0.001	0.9	5000	1
SpringSmall	Conv	Spring	Yes	0.35	0.05	0.75	5000	42
SpringSmall	Conv	Spring	No	0.35	0.075	0.75	5000	63
SpringSmall	Conv	Winter	Yes	0.35	0.01	0.9	5000	4
SpringSmall	Conv	Winter	No	0.35	0.01	0.9	5000	4
SpringSmall	Org	Spring	Yes	0.35	0.05	0.6	5000	67
SpringSmall	Org	Winter	No	0.35	0.01	0.9	5000	4
SpringSmall	DD	Spring	No	0.35	0.1	0.95	5000	17
SpringSmall	DD	Winter	No	0.35	0.01	0.95	5000	2
SpringSmall	PM	Ind	No	0.35	0.001	0.3	1000	1
SpringLarge	Matrix	Ind	Ind	0.5	0.01	0.9	250	1
SpringLarge	Conv	Spring	Yes	0.5	0.25	0.75	250	8
SpringLarge	Conv	Spring	No	0.5	0.2	0.75	250	7
SpringLarge	Conv	Winter	Yes	0.5	0.1	0.9	250	2
SpringLarge	Conv	Winter	No	0.5	0.1	0.9	250	2
SpringLarge	Org	Spring	Yes	0.5	0.25	0.6	250	13
SpringLarge	Org	Winter	No	0.5	0.1	0.9	250	2

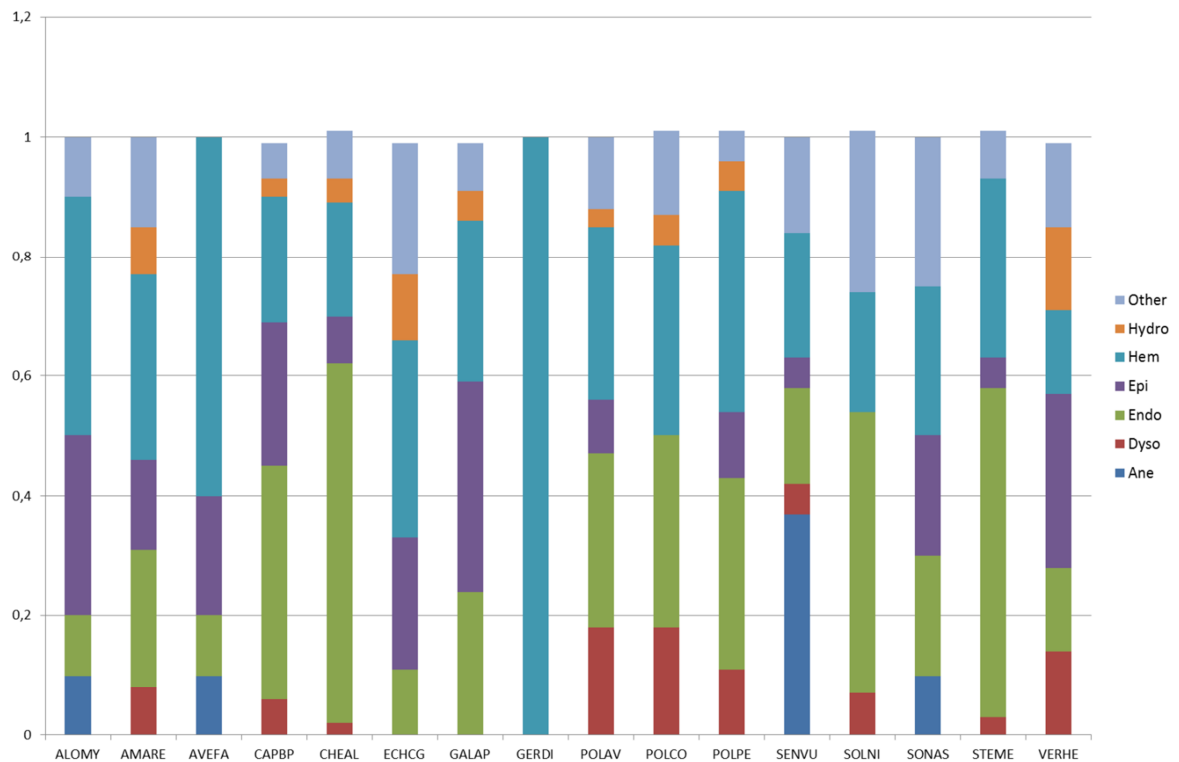
SpringLarge	DD	Spring	No	0.5	0.15	0.95	250	1
SpringLarge	DD	Winter	No	0.5	0.1	0.95	250	1
SpringLarge	PM	Ind	No	0.5	0.01	0.3	50	1

Annexe II. Nombre de graines initial dans le premier an de simulation du modèle DynWeed. Unités sont en nombre/m². Dans LandUse, Matrix : les espaces banches qui n'ont pas des systèmes de culture ; Conv : conventionnelle ; Org : Agriculture biologique ; DD : Semis direct ; PM : prairie.

LandUse	WinterSmall	WinterLarge	SpringSmall	SpringLarge
Matrix	0	0	0	0
Conv	700000	3000	250000	2000
Org	700000	3000	250000	2000
DD	NA	NA	NA	NA
PM	3000	2	3000	2

Annexe III. Tableau de paramètres du modèle DynWeed pour calculer l'Indicateur de Fréquence de Traitements Phytosanitaires (IFT) et (SC). Dans LandUse, Matrix : les espaces banches qui n'ont pas des systèmes de culture ; Conv : conventionnelle ; Org : Agriculture biologique ; DD : Semis direct ; PM : prairie.

LandUse	CropType	Tillage	IFT	SC
Conv	Spring	Yes	1	0
Conv	Spring	No	1	0,5
Conv	Winter	Yes	1	0
Conv	Winter	No	1	0,5
Org	Spring	Yes	0	0
Org	Winter	No	0	0,5
DD	Spring	No	2	1
DD	Winter	No	2	1
PM	Ind	No	0	1



Annexe IV. Classification du mode de dispersion basé dans une révision bibliographique réalisé par Hintze et al. (2013). Les modes de dispersion sont, Ane : anemochorie ; Dyso : dysochorie ; Endo : endozoochorie ; Epi : epizoochorie ; Hem : hemochorie ; Hydro : hydrochorie et Other : autres modes de dispersion.