



HAL
open science

Les pertes de rendement sont atténuées en présence d'une diversité d'adventices

Stéphane Cordeau, Nicolas Munier-Jolain, Guillaume Adeux

► **To cite this version:**

Stéphane Cordeau, Nicolas Munier-Jolain, Guillaume Adeux. Les pertes de rendement sont atténuées en présence d'une diversité d'adventices. *Innovations Agronomiques*, 2020, 81, pp.69-89. 10.15454/en10-2v70 . hal-03152163

HAL Id: hal-03152163

<https://hal.inrae.fr/hal-03152163v1>

Submitted on 10 Jun 2021

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Les pertes de rendement sont atténuées en présence d'une diversité d'adventices

Cordeau S.¹, Munier-Jolain N.¹, Adeux G.¹

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon

Correspondance : stephane.cordeau@inrae.fr

Résumé

Concilier la productivité des cultures et le maintien de la biodiversité est l'un des principaux défis de l'agriculture mondiale. Nous avons testé les hypothèses selon lesquelles (i) toutes les communautés adventices ne génèrent pas de pertes de rendement et (ii) que des communautés adventices plus diversifiées peuvent atténuer les pertes de rendement. L'étude est basée sur trois années d'observations des densités et biomasses adventices à quatre stades critiques de croissance des céréales d'hiver dans 54 zones (36 sans désherbage et 18 avec), sur un dispositif expérimental présentant un gradient de densité et de diversité d'espèces adventices. Dans ce contexte, quand la flore adventice est désherbée, les pertes de rendement ne sont pas significatives. Quand la flore n'est pas désherbée, quatre des six communautés identifiées ont généré des pertes de rendement significatives, variant de 19 à 56 %. Dans les zones non désherbées, le nombre d'épis par plante et le nombre de grains par épi ont été systématiquement affectés, quand des pertes de rendement sont détectées. Quand l'équitabilité des communautés augmente (répartition équitable des densités ou biomasse entre espèces), la biomasse totale des adventices baisse et la productivité de la culture augmente.

Mots-clés : Rendement, Diversité fonctionnelle, Biomasse adventice, Compétition culture:adventice, Blé tendre d'hiver

Abstract : Mitigating crop yield losses through weed diversity

Reconciling crop productivity and biodiversity maintenance is one of the main challenges of agriculture worldwide. We tested the hypothesis that (i) not all weed communities generate yield losses and (ii) that more diversified weed communities can mitigate yield losses. The study is based on three years of observations of weed densities, weed and crop biomass at four critical growth stages of winter cereals across 54 zones (36 unweeded and 18 weeded), in fields with a large range of weed density and diversity. Yield losses were not significant in weeded zones. In unweeded zones, four out of the six communities identified generated significant yield losses, which ranged from 19 to 56%. In unweeded zones, the number of ears per plant and the number of grains per ear were systematically affected, when yield losses were detected. When weed community evenness increased, total weed biomass decreased and crop productivity increased.

Keywords: Yield, Functional diversity, Weed biomass, Weed:crop competition, Winter wheat

Introduction

Les adventices représentent une contrainte majeure pour la production agricole (Oerke et al., 1994 ; Milberg et Hallgren, 2004). Les herbicides se sont avérés être un outil efficace de gestion des adventices. Toutefois, la simplification des systèmes de culture et l'usage systématique d'herbicides ont entraîné une évolution de la résistance des adventices et une perte de leur diversité, comme en témoigne l'émergence de quelques espèces adventices dominantes et compétitives (Heap, 1997 ; Foley et al., 2011), telles que le gaillard grateron - *Galium aparine* L. (Malik et Vanden Born, 1988) et le vulpin des champs - *Alopecurus myosuroides* Huds. (Naylor, 1972). D'autre part, cette perte de biodiversité dans les paysages agricoles a généré une érosion des services agroécosystémiques fournis par les adventices, qui peuvent s'avérer essentiels à une production végétale durable (Marshall, 2002 ; Jordan et Vatovec, 2004). Ces deux visions apparemment opposées, c'est-à-dire les aspects nuisibles et bénéfiques des adventices, pourraient être réconciliées en reconnaissant que maintenir une diversité d'adventices et prévenir la dominance de quelques espèces compétitives reposent sur le même ensemble de processus écologiques et principes de gestion (Storkey et Neve, 2018). L'importance de la diversité des adventices dans l'atténuation des pertes de rendement a récemment été identifiée comme l'une des cinq principales priorités de recherche en malherbologie (Neve et al., 2018).

La compétition adventice/culture a principalement été étudiée par des expérimentations qui ne prenaient en compte qu'une seule espèce adventice à la fois (Guglielmini et al., 2017). On sait donc peu de choses sur l'effet compétitif des adventices dans des communautés plus complexes (Pollnac et al., 2009) ou sur la manière dont la diversité des adventices pourrait affecter la productivité des cultures (Davis et al., 2005). Des communautés adventices plus diversifiées devraient accroître le nombre potentiel d'interactions compétitives entre espèces adventices (Clements et al., 1994). En effet, lors de tests effectués avec des assemblages plurispécifiques, des auteurs ont mis en évidence des effets non additifs. En d'autres mots, la compétition de plusieurs espèces assemblées en communauté sur une culture ne peut pas se résumer à la somme des compétitions individuelles de ces espèces observées en situation bi-spécifique (adventice/culture). Ces résultats suggèrent que l'hypothèse d'un effet compétitif additif dans des assemblages plurispécifiques surestimerait l'effet compétitif des communautés adventices (Pollnac et al., 2009). Ces effets non additifs peuvent être expliqués par des interactions indirectes (c'est-à-dire "l'ennemi de mon ennemi est un ami" ou "pierre-papier-ciseaux" (Weigelt et al., 2007 ; Aschehoug et Callaway, 2015)), ou par une concurrence asymétrique et interspécifique accrue au sein de la communauté adventice (Swinton et al., 1994 ; Freckleton, 2001 ; Ali et al., 2013). Cependant, les communautés adventices assemblées de manière artificielle (e.g. essai où l'on sème les adventices en station expérimentale) révèlent souvent des interactions non additives pour certaines combinaisons d'espèces (Pollnac et al., 2009). Par conséquent, l'importance de telles interactions dans de véritables communautés adventices, c'est à dire qui résultent de l'effet d'un ensemble cohérent de pratiques agronomiques (i.e. des communautés adventices assemblées naturellement), plutôt que par des conditions expérimentales (par exemple un champ abandonné (Poggio et Ghera, 2011), une expérimentation sur la fertilisation azotée d'une monoculture de blé (Storkey et Neve, 2018), une approche expérimentale de voisinage avec quatre espèces adventices (Pollnac et al., 2009)), n'est guère étayée scientifiquement.

Les approches fondées sur les caractéristiques écologiques et fonctionnelles des adventices (Navas, 2012) plutôt que sur leur taxonomie (nom de l'espèce) ont permis de prédire avec succès les résultats de la compétition (Bennett et al., 2016 ; Gibson et al., 2017). En effet, les indicateurs basés sur la taxonomie utilisés dans les études précédentes (Pollnac et al., 2009 ; Poggio et Ghera, 2011 ; Syswerda et Robertson, 2014 ; Cierjacks et al., 2016 ; Ferrero et al., 2017 ; Storkey et Neve, 2018) ne reflétaient pas la structure fonctionnelle de la communauté adventice, qui régit les processus de compétition. Les communautés adventices compétitives expriment des traits liés à l'acquisition rapide de ressources (c'est-à-dire une masse de graines élevée, une hauteur importante, une surface foliaire spécifique élevée, une forte teneur en azote des feuilles, la même phénologie que la culture) (Mariotte, 2014 ; Bennett et al.,

2016 ; Gibson et al., 2017) et leur effet compétitif sur la culture est exacerbé par l'augmentation de la densité (Wilson et Wright, 1990).

Selon le concept de niche écologique, la compétition adventice/culture est plus intense lorsque la communauté adventice occupe la même niche que la culture (MacArthur et Levins, 1967 ; Smith et al., 2010). Par conséquent, une grande diversité fonctionnelle au sein de la communauté adventice devrait induire une complémentarité dans l'utilisation des ressources dans l'espace et le temps (c'est-à-dire une complémentarité de niche), ce qui devrait réduire la probabilité d'un chevauchement intense de niche avec la culture et donc la perte de rendement due aux adventices dominantes et concurrentes (Navas, 2012). Toutefois, une différenciation fonctionnelle plus élevée entre la culture et la communauté adventice peut également conduire à des hiérarchies compétitives (Funk et Wolf, 2016), scénario dans lequel le résultat de la compétition sera déterminé par celui qui possède la valeur la plus avantageuse d'un caractère spécifique (e.g. la plus haute plante prélève la lumière au détriment de la plus petite). En outre, les composantes de rendement des cultures (c'est-à-dire le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épis et le poids de 1000 grains) sont déterminées à des stades distincts du développement de la culture et pourraient fournir des indications supplémentaires sur la manière dont la structure fonctionnelle de la communauté adventice influence la compétition adventice/culture dans le temps (Satorre et Slafer, 1999).

L'objectif de cette étude est d'identifier des communautés adventices naturellement assemblées qui ne compromettent pas la productivité des cultures et de les caractériser (soit sur la base de la taxonomie, soit sur la base des traits, en utilisant des données sur la densité ou la biomasse). Plus précisément, nous avons posé les questions suivantes : toutes les communautés adventices engendrent-elles des pertes de rendement ? La diversité des adventices peut-elle atténuer les pertes de rendement ? Nous avons émis l'hypothèse que si le désherbage est mis en œuvre les pertes de rendement sont négligeables quelles que soient la communauté adventice, mais qu'en absence de désherbage, la perte de rendement est significative si on ne tient pas compte de la communauté adventice présente. Nous avons aussi émis l'hypothèse que toutes les communautés adventices n'engendrent pas nécessairement de perte de rendement, même en l'absence de désherbage car les espèces qui les composent peuvent avoir des potentiels compétitifs inférieurs à celles de la culture. De plus, la culture peut avoir la capacité de compenser des composantes de rendement affectées tôt par des composantes de rendement élaborées plus tard dans la saison. Nous avons également émis l'hypothèse que, d'un point de vue taxonomique et fonctionnel, des communautés adventices plus diversifiées atténuent les pertes de rendement *via* une moindre dominance d'espèces compétitives susceptibles de produire de fortes biomasses.

1. Matériels et Méthodes

1.1 Site et dispositif expérimental

L'expérimentation a été répétée 3 années (campagne 2016 à 2018) sur le domaine expérimental de l'INRAE de Dijon à Bretenière (47°14'11.2" lat. N, 5°05'56.1" long. E). Le site présente des sols argilo-calcaires (50% d'argile, 44% de limon et 6% de sable et une profondeur de sol allant de 50 à 90cm) et est soumis à un climat semi-continentale, c'est-à-dire des hivers froids et des étés chauds. L'essai a été mis en place sur 2 parcelles par an, dont 5 cultivées en blé d'hiver et une en orge d'hiver, d'un essai de longue durée (2001-2018) visant à quantifier le potentiel de différents systèmes de culture à réduire le recours aux herbicides (Adeux et al., 2019a). Les systèmes de culture différaient principalement par la séquence de cultures, le type de travail du sol et la stratégie de désherbage, qui au fil des 17 années ont agi comme des filtres qui ont sélectionnés des communautés adventices contrastées (Booth et Swanton, 2002).

Pour chaque parcelle:année (Figure 1), neuf zones de 16 m² ont été sélectionnées ($N_{zones} = 54$) pendant la période hivernale : six n'étaient soumises à aucun désherbage ($N = 36$) et trois étaient désherbées ($N =$

18), que ce soit à la herse étrille, avec des herbicides ou la combinaison des deux sur l'année selon la parcelle. Lors des applications d'herbicides, les zones sans désherbage étaient protégées par une bâche imperméable, tandis que la herse était relevée dans le cas du désherbage mécanique. La distribution spatiale des adventices a été évaluée visuellement en examinant l'ensemble du champ. Cela nous a permis de positionner les zones pour chaque type de gestion (avec ou sans désherbage) afin d'obtenir une vue représentative de la flore de chaque parcelle.

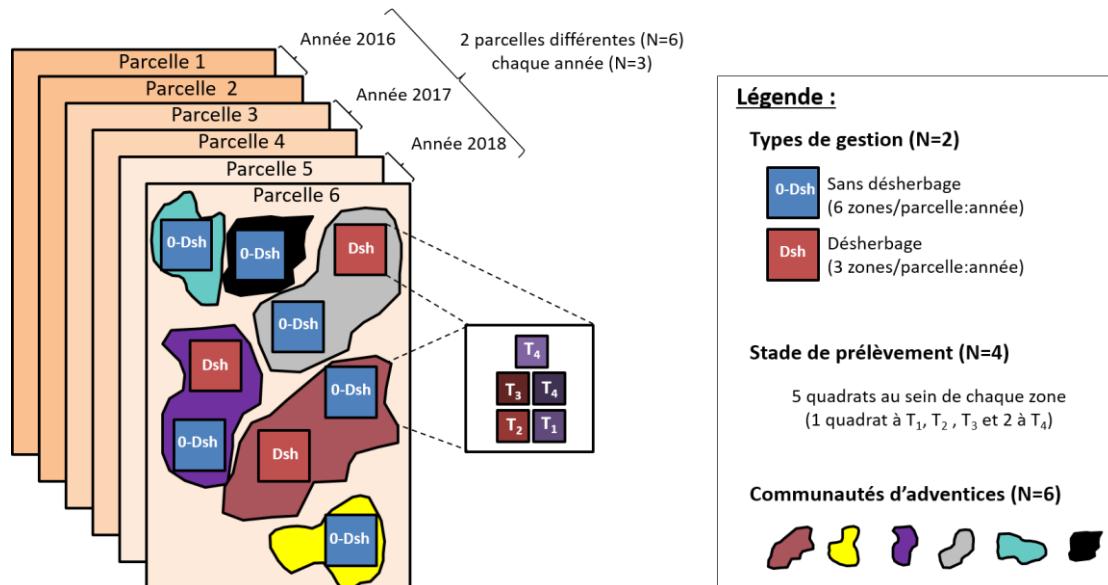


Figure 1 : Dispositif expérimental mis en œuvre dans l'étude, d'après Adeux et al. (2019b)

Dans chaque zone, cinq quadrats de 0,83 m² (six rangs de céréales semés à 13,8 cm d'espacement) avec des communautés adventices similaires ont été positionnés et maintenus fixes pendant la saison culturale (Figure 2) : un quadrat "avec adventices" pour chaque échantillonnage de biomasse (effectué à quatre stades de croissance de la culture : montaison, épiaison, remplissage du grain et maturité) et un quadrat supplémentaire "sans adventices" (désherbage manuel tout au long de la saison) échantillonné à maturité. Un total de 270 quadrats a été échantillonné.

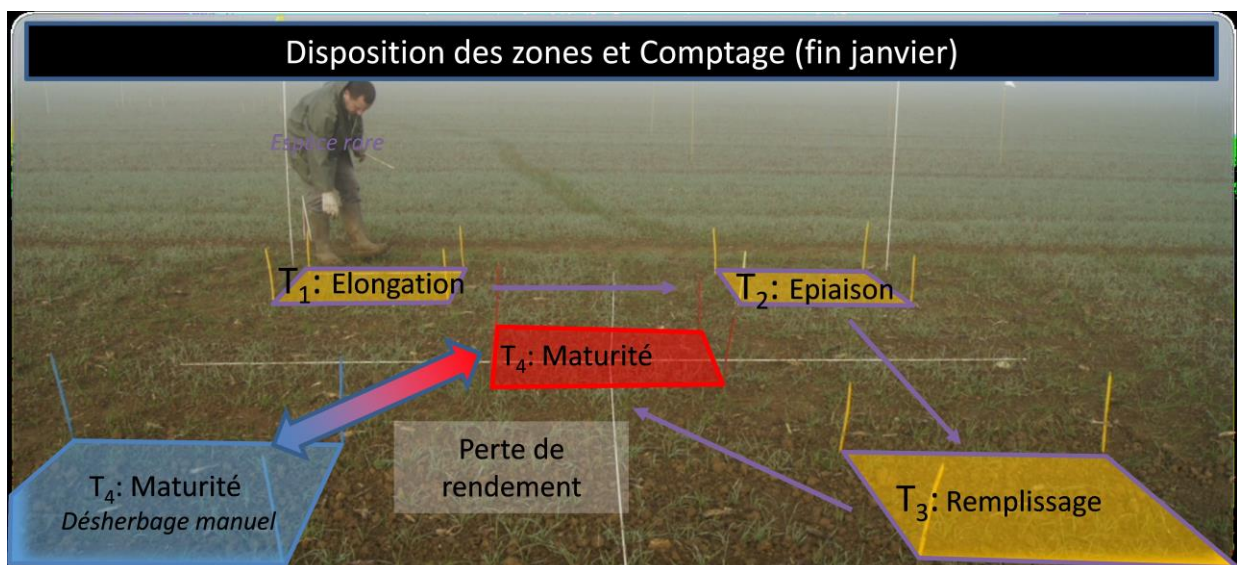


Figure 2 : Exemple d'une zone où les quadrats permettent la collecte des données (biomasse et densité par espèces) à différents stades de la culture.

Il est important de comprendre l'originalité du dispositif et les choix importants qui ont été faits. Comparer des zones avec et sans désherbage ne renseigne pas sur la nuisibilité des adventices mais sur l'efficacité de désherbage (Cordeau et al., 2016 ; Cordeau, 2018 ; Cordeau et al., 2018), car au-delà de réduire la pression en adventice, il n'est pas exclu que le désherbage, qu'il soit mécanique (Rasmussen, 1991) ou chimique (Cabanne et al., 1985), ait un effet sur la culture. Le meilleur moyen, mais chronophage de quantifier la nuisibilité directe des adventices, est de comparer des quadrats (échelle à laquelle se passe la compétition) avec et sans adventices (Adeux et al., 2017 ; Adeux et al., 2019b) dans des zones avec et sans désherbage (Adeux et al., 2019b). Ceci permet ainsi de calculer les pertes de rendement potentielles (différence de rendement entre quadrat avec et sans adventice en situation non désherbée) et les pertes de rendement réelles (différence de rendement entre quadrat avec et sans adventice en situation désherbée), le potentiel du rendement préservé dû au désherbage (différence de rendement entre quadrat avec adventice en situation désherbée ou non), ainsi que l'effet négatif du désherbage sur le rendement (différence de rendement entre quadrat sans adventice en situation désherbée ou non) (Figure 2, Figure 3).

1.2 Prélèvement sur cultures et adventices

La densité des cultures et des adventices a été évaluée par espèce sur chacun des 270 quadrats avant les opérations de désherbage en janvier (période la plus froide au cours de laquelle les germinations d'adventices sont rares). La biomasse aérienne des cultures et des adventices a été échantillonnée à quatre stades de développement des céréales d'hiver : élongation (20 avril au 2 mai selon les années), épiaison (10 mai au 19 mai), remplissage des grains (7 juin au 16 juin) et maturité (27 juin au 12 juillet). Les densités et biomasses des adventices sont échantillonnées par espèce afin de calculer des indices de diversité basés sur la densité et la biomasse. Les échantillons ont ensuite été séchés pendant 48 h à 80°C et pesés. La biomasse des adventices par espèce a été sommée à l'échelle du quadrat pour obtenir la biomasse totale des adventices.

Les composantes de rendement des céréales ont été évaluées dans les quadrats échantillonnés à maturité. Quatre composantes de rendement (qui se déterminent à différents stades du cycle de culture) ont été évaluées pour retracer dans le temps l'effet compétitif des adventices : le nombre de pied par quadrat, le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épi et le poids de 1000 grains. Le nombre d'épis par plante est élaboré du tallage à mi-montaison et a été obtenu en divisant le nombre d'épis par quadrat par le nombre de pieds par quadrat. Le nombre de grains par épi est élaboré jusqu'à la floraison de la culture et a été obtenu en divisant le nombre de grains par quadrat par le nombre d'épis par quadrat. Le poids de 1000 grains est élaboré de la floraison à la maturité et a été calculé en faisant la moyenne du poids de quatre échantillons aléatoires et indépendants de 1000 grains par quadrat. Après séchage, la biomasse totale de la récolte à maturité (épis et paille) a été soumise à une batteuse à station fixe afin d'évaluer le rendement en grains (à 0% d'humidité).

1.3 Calcul d'indicateurs et analyse de données

1.3.1 Mesure de la diversité des adventices

La diversité des communautés adventices a été caractérisée par trois indices taxonomiques (richesse spécifique, indice de diversité de Shannon et indice d'équitabilité de Pielou) et un indice fonctionnel (entropie quadratique de Rao), calculés soit sur la densité des adventices, soit sur leur biomasse. La richesse spécifique (S) a été calculée comme le nombre d'espèces adventices par quadrat.

Les indices de diversité de Shannon et d'équitabilité de Pielou ont été calculés d'après Scheiner (2012). Afin d'explorer pleinement le gradient d'équitabilité, la valeur d'équitabilité la plus faible possible (c'est-à-dire 0) a été attribuée aux quadrats où une seule espèce adventice a été observée. Une communauté

équitable indique que chaque membre (ici des espèces adventices) est présent en nombre (densité) ou poids (biomasse) équivalent, équitable, identique. A l'inverse, une communauté déséquilibrée, contient une ou plusieurs espèces qui dominent, qui ont un nombre ou un poids plus important que les autres. Autrement dit : si on observe 5 espèces adventices qui font au total 100g/m² de biomasse, une communauté équitable aura 20g/m²/espèce ; une communauté déséquilibrée aura une espèce, par exemple, à 90g/m² et les 4 autres à 2.5g/m² chacune. Dans ce dernier cas une espèce domine.

L'entropie quadratique de Rao (Botta-Dukát, 2005) mesure la différence moyenne entre les individus et a été calculée ici sur la base de trois traits quantitatifs reflétant les stratégies des plantes (Westoby, 1998) : hauteur, masse des graines et surface foliaire spécifique (i.e. surface foliaire par gramme de feuille). Toutes les valeurs des traits ont été extraites de la base de données LEDA (Kleyer et al., 2008). L'entropie quadratique de Rao a été calculée avec la fonction FD du package FD de R et a été pondérée par la densité ou la biomasse. Plus l'entropie quadratique de Rao est élevée, plus il existe de différence entre les individus de la communauté sur la base des trois traits cités ci-dessus ; plus l'entropie quadratique de Rao est faible, plus les individus ont la même stratégie (hauteur, masse de graine, surface foliaire spécifique).

1.3.2 Identification des communautés adventices par classification

Une analyse multivariée a été effectuée sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis (qui tient compte de l'identité et de l'abondance des espèces) de l'ensemble des 216 quadrats (i.e. ceux présentant des adventices, les autres étant désherbés manuellement) afin de vérifier l'homogénéité floristique des quadrats d'une zone. En effet, les quadrats d'une zone étant échantillonnés à plusieurs dates afin de retracer l'historique de la compétition sur l'année, il s'agit donc de vérifier au préalable que les quadrats hébergent des communautés adventices similaires au sein d'une même zone. Les communautés adventices ont été identifiées en effectuant une classification ascendante hiérarchique sur une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis (qui tient compte de l'identité et de l'abondance des espèces), à partir des comptages initiaux (janvier, avant désherbage) de densité d'adventices.

1.3.3 Analyse statistiques

Toutes les analyses de données ont été effectuées avec le logiciel R à l'échelle du quadrat. Des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) et des modèles linéaires à effets mixtes (LMM) ont été réalisés afin de tenir compte de la nature de certaines variables réponse (comptage vs. biomasse) et de la structure hiérarchique de l'expérimentation (quadrats nichés dans des zones d'une parcelle). Les facteurs *année* et *communautés adventices* ont toujours été considérés comme des facteurs fixes dans les modèles statistiques.

▪ Description des communautés d'adventices

Pour mettre en évidence des différences entre les communautés adventices identifiées ci-dessus par classification, la densité totale et les indicateurs de diversité basés sur les données de densités ont été modélisés comme fonction des facteurs *année* et *communautés adventices*. Aux quatre stades de la culture, un effet *stade de culture* et *communautés adventices par stade* a été ajouté au modèle précédent pour analyser la biomasse des adventices et les indicateurs de diversité basés sur les données de biomasse. En effet, quand on analyse la biomasse, il est important de tenir compte du stade de la culture dans le modèle car la biomasse augmente au cours du temps (ce qui n'est pas le cas pour l'abondance d'une espèce adventice donnée sur la période étudiée).

▪ Identification des communautés adventices qui minimisent la perte de rendement

Les pertes de rendement potentielles et réelles ont été calculées en utilisant les quadrats avec ou sans désherbage et avec ou sans adventices (Figure 1, Figure 2). On a testé les variations des pertes de rendement en fonction de l'*année*, la *densité de la culture*, le *type de gestion* (désherbage ou non), et la *présence d'adventices* (avec ou sans). Seul le sous-ensemble des quadrats échantillonnés à maturité,

ayant servi à la quantification du rendement, a été pris en compte. L'importance de considérer différentes communautés adventices a été étudiée en comparant ce dernier modèle avec un modèle incluant l'*année*, la *densité de culture* et toutes les interactions possibles entre la *communauté adventice*, le *type de gestion* et la *présence d'adventice*. L'effet des communautés adventices sur les composantes du rendement a été analysé de manière identique.

- **Démêler les relations entre la biomasse adventice, la diversité de la communauté adventice et la productivité des cultures.**

La relation entre la biomasse des cultures (ou des adventices) et les indicateurs de diversité (basés sur la densité ou la biomasse) dans les quadrats adventices des zones non désherbées a été étudiée en modélisant la biomasse des cultures (ou des adventices) comme fonction de l'*année*, la *densité des cultures*, les *indicateurs de diversité*, le *stade de la culture* et l'interaction entre les *indicateurs de diversité x stade de la culture*. La relation entre la biomasse des cultures et des adventices a été analysée de manière identique. Les relations entre les indicateurs de diversité basés sur la biomasse et leur réciproque basée sur la densité ont été analysées en modélisant les indicateurs de diversité basés sur la biomasse comme fonction de l'*année*, leur *réciproque basée sur la densité*, le *stade de la culture* et leur interaction.

2. Résultats

Lors des premiers comptages hivernaux (janvier, avant désherbage), 28 espèces ont été observées à travers les 216 quadrats. La densité initiale des adventices variait de 4 à 470 plantes/m² (moy.=100), la richesse spécifique de 1 à 10 espèces/quadrat (moy.=3,8), l'indice de diversité de Shannon de 0 à 1,7 (moy.=0,8), l'équitabilité des communautés de 0 à 1 (moy.=0,6) et l'entropie quadratique de Rao de 0 à 7,2 (moy.=2,4). De nombreuses espèces adventices communes associées aux céréales d'hiver en France étaient présentes sur le dispositif dont le vulpin des champs (39% de la densité totale des adventices observées), la véronique à feuilles de lierre (18%), le gaillet grateron (14%), la pensée des champs (13%), la stellaire intermédiaire (5%), le géranium disséqué (5%) et la véronique de Perse (4%). Seize espèces supplémentaires ont été enregistrées au cours des quatre échantillonnages de biomasse suivants.

2.1 Variation des pertes de rendements selon les communautés adventices

Si on ne tient pas compte des communautés adventices, le rendement variait selon la densité de culture, le type de gestion, la présence d'adventices (i.e. avec ou sans adventices, situation obtenue avec désherbage manuel) et l'interaction entre la présence d'un désherbage et la présence des adventices ($R^2_{\text{effets fixes}}=0,68$). Dans les zones sans désherbage, les rendements ont été significativement réduits de 30 % (-1,97 t/ha à 15 % d'humidité) dans les quadrats avec adventices par rapport aux quadrats sans adventices (Figure 3, df=53,71, t.ratio=6,67, $p<0,0001$). Dans les zones désherbées, les rendements ne sont pas significativement différents entre les quadrats avec et sans adventices (Figure 3, df = 53,86, t.ratio = 0,315, $p = 0,75$).

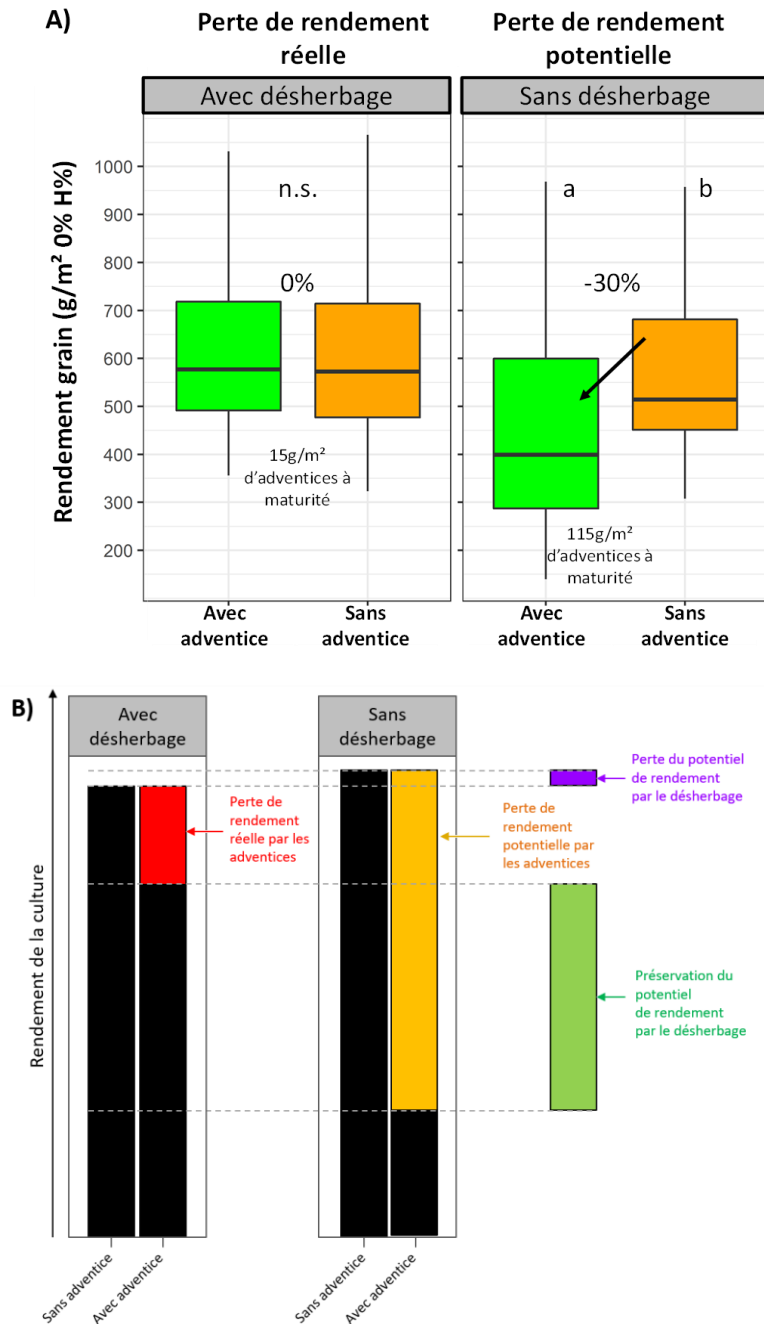


Figure 3 : (A) Répartition des rendements observés selon la présence d'un désherbage (avec ou sans) et la présence d'adventices (avec ou sans) sur 3 ans, 6 parcelles et 54 zones. (B) Représentation théorique des variations de rendement sous l'effet des adventices et du désherbage.

2.2 Identification des communautés adventices qui minimisent les pertes de rendement

2.2.1 Description des communautés adventices

A partir des relevés de flore initiaux (janvier, avant désherbage), les communautés adventices sont très homogènes à l'intérieur des zones (84 % de la variabilité des communautés adventices observées entre des quadrats est expliqué par l'effet zone). Six communautés adventices contrastées ont été identifiées (désignés de C1 à C6 ci-après, Figure 4.A). La densité des adventices était la plus faible en C1 et C4, intermédiaire en C3, C5 et C6, et la plus élevée en C2 (Figure 4B). La richesse spécifique ne variait pas

entre communautés. En revanche, toutes les communautés avaient des équitabilités, des niveaux de diversité de Shannon et d'entropie quadratique de Rao supérieures à C2 (Tableau 1). De plus, les communautés différaient en termes de composition (Figure 4). C1 était essentiellement composée de vulpin des champs (51%) et de stellaire intermédiaire (24%) (Figure 4.B). C2 était dominée à 90% par le vulpin des champs. C3 était essentiellement composée de véronique de Perse (62%) alors que C4 était principalement composée de gaillet grateron (66%). C5 était principalement composée de pensée des champs (46%) et de véronique à feuilles de lierre (26%) alors que C6 était essentiellement composée de gaillet grateron (36%) et de vulpin des champs (30%).

(A)

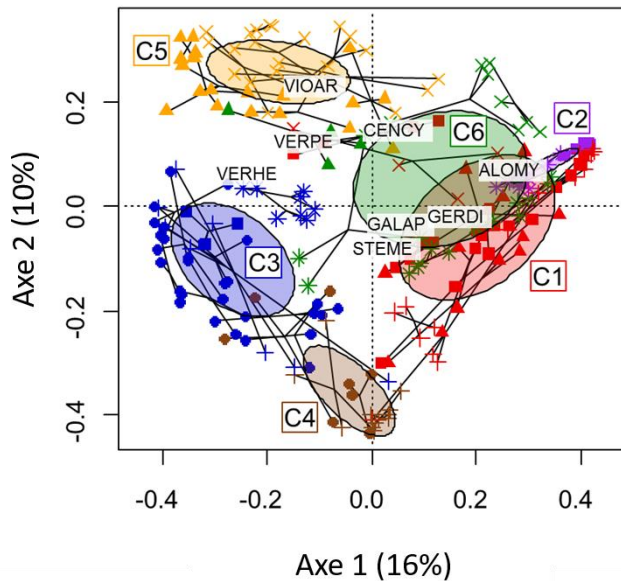
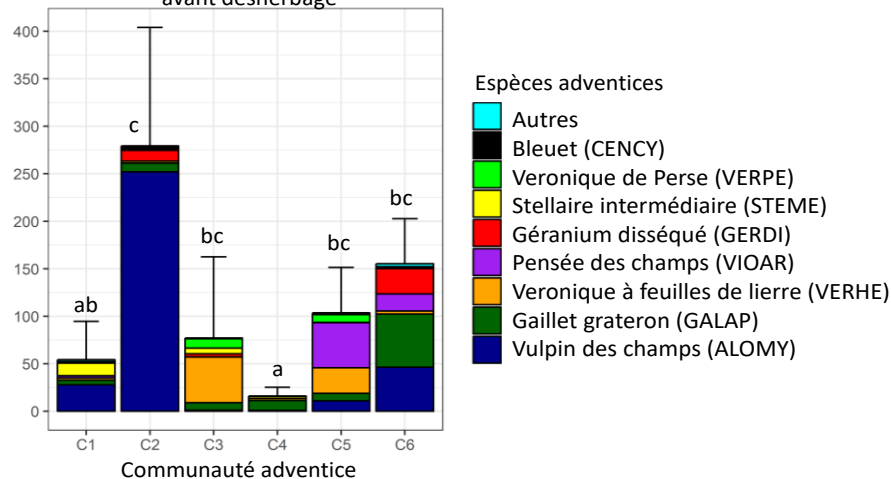
(B) Densité adventice en janvier (plantes/m²) avant désherbage

Figure 4 : (A) Analyse en coordonnées principales (sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis tenant compte de la présence et abondance des espèces) des 216 quadrats mettant en évidence les six différentes communautés adventices (nommés C1 à C6) obtenues par classification ascendante hiérarchique. Les quadrats appartenant à une même zone sont regroupés par les traits noirs. Les ellipses indiquent l'intervalle de confiance à 95 % autour de l'estimation du centroïde de la communauté adventice. Seules les huit espèces les plus abondantes sont représentées. (B) Densité moyenne et composition des adventices observées dans les six communautés. Les barres d'erreur représentent l'écart-type de la moyenne de la densité totale des adventices. Les barres partageant la même lettre ne montrent pas de différences significatives en terme de densité totale des adventices (*i.e.* $p > 0,05$).

Aux différents stades d'échantillonnage, ces communautés diffèrent aussi en terme de production de biomasse (évaluée en absence de désherbage). À tous les stades de la culture, la biomasse des adventices était généralement faible en C5, intermédiaire en C1, C3 et C4, et la plus élevée en C2 et C6 (Tableau 1). C1, C2 et C6 ont atteint leur biomasse adventice maximale à épiaison, tandis que C4 l'a atteinte au remplissage. La biomasse adventice est restée stable aux différents stades de la culture dans C3 et C5 (Tableau 1). Tous les indices de diversité basés sur la biomasse diffèrent entre communautés adventices. L'équitabilité de la biomasse des adventices était la plus faible dans C2, intermédiaire dans C1, C4, C5 et C6, et la plus élevée dans C3, tendance similaire pour l'indice de diversité de Shannon et d'entropie quadratique de Rao (Tableau 1).

Tableau 1 : Caractéristiques des six communautés adventices (nommée C1 à C6, moyenne (erreur standard)) basées sur les données de densité initiale (mesurées en janvier, avant désherbage) et sur les données de biomasse mesurées plus tard dans la saison (4 stades, de montaison à maturité) dans les zones sans désherbage. Les lettres montrent des différences significatives entre les groupes à $p < 0,05$. Les données sont indiquées par stade de la culture quand ceux-ci ont un effet.

Variable	Communauté adventice	Relevé initial	Stade de la culture			
			Montaison	Epiaison	Remplissage	Maturité
Densité totale adventice initiale	C1	47 (8) ab				
	C2	147 (36) c				
	C3	64 (13) b				
	C4	25 (6) a				
	C5	83 (18) bc				
	C6	87 (19) bc				
Biomasse sèche adventice totale (g/m ²)	C1		43 (15) ab	104 (36) ab	149 (51) b	149 (51) b
	C2		64 (24) ab	179 (66) b	223 (82) b	206 (76) b
	C3		71 (28) b	63 (25) ab	114 (45) ab	106 (42) ab
	C4		28 (10) a	45 (17) a	173 (66) b	101 (38) ab
	C5		34 (12) ab	61 (22) a	56 (20) a	57 (20) a
	C6		55 (20) ab	119 (43) ab	174 (64) b	157 (57) b
Richesse spécifique	C1	3.4 (0.3)	8.1 (0.9)	9.2 (1.0) b	6.4 (0.7) ab	4.4 (0.5) b
	C2	2.8 (0.4)	5.2 (0.6)	4.9 (0.6) a	5.2 (0.6) a	2.7 (0.3) a
	C3	3.4 (0.4)	8.4 (1.1)	8.6 (1.1) b	9.2 (1.2) b	9.4 (1.2) c
	C4	2.8 (0.4)	8.3 (1.0)	5.9 (0.7) ab	7.0 (0.9) ab	7.6 (0.9) c
	C5	4.1 (0.5)	5.9 (0.6)	6.2 (0.7) ab	5.7 (0.6) ab	4.4 (0.5) b
	C6	3.7 (0.5)	6.8 (0.8)	6.4 (0.8) ab	5.0 (0.6) a	3.7 (0.4) ab
Indice de diversité de Shannon	C1	0.72 (0.10) b	0.44 (0.07) bc			
	C2	0.17 (0.07) a	0.14 (0.05) a			
	C3	0.69 (0.10) b	1.27 (0.17) d			
	C4	0.57 (0.13) ab	0.66 (0.10) bc			
	C5	1.02 (0.14) b	0.83 (0.10) cd			
	C6	0.80 (0.14) b	0.42 (0.09) b			
Equitabilité de Pielou	C1	0.62 (0.08) b	0.32 (0.06) bc			
	C2	0.17 (0.06) a	0.11 (0.03) a			
	C3	0.58 (0.08) b	0.63 (0.08) d			
	C4	0.53 (0.11) ab	0.45 (0.08) bcd			
	C5	0.70 (0.07) b	0.44 (0.07) cd			
	C6	0.60 (0.10) b	0.24 (0.06) ab			
Entropie quadratique de Rao	C1	1.83 (0.34) b	1.29 (0.33) ab			
	C2	0.30 (0.22) a	0.24 (0.17) a			
	C3	2.24 (0.42) b	4.49 (0.84) c			
	C4	2.21 (0.61) b	2.24 (0.51) bc			
	C5	2.26 (0.44) b	1.24 (0.33) ab			
	C6	3.49 (0.70) b	1.50 (0.43) b			

2.2.2 Effets des communautés adventices sur le rendement et les composantes de rendement

Dans les zones désherbées, la comparaison des quadrats avec et sans adventices au sein de chaque communauté adventice n'a pas révélé de différences significatives en termes de rendement et de composantes du rendement (Tableau 2). Dans les zones sans désherbage, C1, C2, C5 et C6 ont généré une réduction significative du nombre d'épis par plante de 22, 39, 16 et 31 % respectivement (Tableau 2). C1, C2, C5 et C6 ont également généré une réduction significative du nombre de grains par épi de 12, 34, 11 et 19 % respectivement. Seul C6 a pu générer une réduction significative (19%) du poids de 1000 grains. C3 et C4 n'ont pas eu d'effet significatif sur les composantes du rendement, ni sur le rendement en grains dans les zones non désherbées. Enfin, C1, C2, C5 et C6 ont entraîné une réduction significative du rendement en grains de 25, 56, 19 et 51 % respectivement (Tableau 2). Le fait de tenir compte de la communauté adventice dans le modèle statistique expliquant le rendement, en plus de la présence du désherbage et des adventices a entraîné une augmentation du coefficient de détermination de 0,68 à 0,85.

Tableau 2 : Variations du rendement et des composantes de rendement (moyenne (erreur type)) entre les six communautés adventices (C1 à C6) dans les quadrats avec et sans adventices, avec et sans désherbage. Les communautés C2 et C4 n'ont pas été observées dans des zones 'avec désherbage'. Les p-values < 0.05 (en gras) indiquent une différence significative de la variable réponse pour la communauté adventice entre les situations avec et sans adventices.

Variables	Communauté adventice	Avec désherbage				Sans désherbage			
		Sans adventices	Avec adventices	% différence	p-value	Sans adventices	Avec adventices	% différence	p-value
Nombre d'épis/pied	C1	2.50 (0.14)	2.52 (0.13)	-1	0.92	2.42 (0.13)	1.90 (0.11)	22	0.0004
	C2	-	-	-	-	2.81 (0.18)	1.71 (0.11)	39	<0.0001
	C3	2.03 (0.11)	2.03 (0.11)	0	0.98	1.92 (0.13)	1.94 (0.13)	-1	0.87
	C4	-	-	-	-	2.34 (0.15)	2.12 (0.14)	9	0.20
	C5	2.43 (0.17)	2.31 (0.17)	5	0.55	2.21 (0.12)	1.86 (0.10)	16	0.0096
	C6	2.87 (0.41)	2.55 (0.36)	11	0.49	2.09 (0.13)	1.43 (0.09)	31	<0.0001
Nombre de grains/épis	C1	31.3 (1.2)	32.0 (1.2)	-2	0.65	30.5 (1.1)	26.7 (1.0)	12	0.0094
	C2	-	-	-	-	32.4 (1.4)	21.5 (1.0)	34	<0.0001
	C3	32.0 (1.1)	31.7 (1.1)	1	0.84	34.0 (1.5)	31.1 (1.4)	9	0.10
	C4	-	-	-	-	33.5 (1.4)	31.6 (1.3)	6	0.29
	C5	27.0 (1.3)	27.4 (1.3)	-1	0.79	31.0 (1.1)	27.6 (1.0)	11	0.015
	C6	35.2 (3.3)	33.8 (3.1)	4	0.74	30.3 (1.2)	24.5 (1.0)	19	0.001
Poids de 1000 grains (0% H%)	C1	35.9 (1.1)	36.5 (1.2)	-2	0.59	34.9 (1.1)	34.6 (1.1)	1	0.76
	C2	-	-	-	-	33.4 (1.2)	33.0 (1.4)	1	0.80
	C3	34.5 (1.1)	34.9 (1.1)	-1	0.63	34.9 (1.4)	36.5 (1.4)	-5	0.17
	C4	-	-	-	-	34.0 (1.3)	34.9 (1.3)	-3	0.42
	C5	35.6 (1.5)	36.7 (1.5)	-3	0.39	35.0 (1.2)	35.5 (1.2)	-1	0.63
	C6	33.5 (2.7)	34.6 (2.7)	-3	0.64	35.3 (1.2)	28.6 (1.1)	19	<0.0001
Rendement (0% H%)	C1	605 (36)	636 (37)	-5	0.54	560 (34)	419 (25)	25	0.0007
	C2	-	-	-	-	588 (42)	258 (18)	56	<0.0001
	C3	529 (31)	532 (31)	-1	0.95	534 (40)	522 (39)	3	0.78
	C4	-	-	-	-	588 (41)	538 (38)	8	0.35
	C5	524 (41)	536 (42)	-2	0.83	548 (33)	445 (27)	19	0.01
	C6	711 (111)	659 (103)	7	0.72	518 (35)	254 (17)	51	<0.0001

2.3 Démêler les relations entre biomasse adventice, diversité des communautés adventices et productivité de la culture

Seul l'équitabilité sera présentée par la suite mais les résultats sont similaires avec l'indice de diversité de Shannon. Cependant, il est à noter que la richesse spécifique adventice n'a eu aucun effet sur la biomasse des cultures ou des adventices.

2.3.1 Biomasse adventice et biomasse de la culture

La biomasse des cultures était négativement corrélée à la biomasse des adventices ($R^2_{\text{effets fixes}}=0,84$). Aucune interaction significative entre la biomasse adventice et le stade de la culture n'a été détectée. Alors que la biomasse adventice augmentait de 0 à 100 g/m², la biomasse de la culture diminuait de 9 % (respectivement -48, -91, -145, -146 g/m² à montaison, épiaison, remplissage des grains et à maturité, Figure 5A).

2.3.2 Diversité des communautés adventices et biomasse de la culture

La biomasse de la culture était positivement corrélée à l'équitabilité des communautés adventices (que cette dernière soit calculée avec les densités ou les biomasses) et à l'entropie quadratique de Rao (calculée avec les biomasses). Aucune interaction significative avec le stade de la culture n'a été détectée pour aucun des indicateurs de diversité. Quand l'équitabilité augmentait de 0 à 1, la biomasse de la culture augmentait de 23 % ($R^2_{\text{effets fixes}}=0,83$, Figure 5B). Des effets similaires ont été obtenus avec l'équitabilité calculée sur la densité adventice (*i.e.* une augmentation de 27 % de la biomasse des cultures lorsque l'équitabilité augmente de 0 à 1, $R^2_{\text{effets fixes}}=0,83$) et l'entropie quadratique de Rao basée sur la biomasse (*i.e.* une augmentation de 19 % de la productivité des cultures sur le gradient observé, $R^2_{\text{effets fixes}}=0,83$). La biomasse des cultures à maturité peut être interprétée comme une approximation du rendement en grains compte tenu de la forte corrélation entre les deux variables (corrélation de Pearson, $t=11,545$, $df=33$, $p<0,0001$, $r=0,89$).

2.3.3 Biomasse adventice et diversité de la communauté

La biomasse adventice était négativement corrélée avec l'équitabilité calculée sur la biomasse des adventices, mais l'intensité de la relation dépendait du stade de la culture. De plus, les pentes des relations entre équitabilité de la biomasse adventice et biomasse adventice étaient plus importantes à épiaison ($\beta_{\text{échelle log}}=-1,67$) et remplissage ($\beta_{\text{échelle log}}=-1,80$) qu'à élongation ($\beta_{\text{échelle log}}=-0,15$). Quand l'équitabilité augmentait de 0 à 1, la biomasse adventice diminuait de 14, 81, 83 et 76 % respectivement à montaison, épiaison, remplissage et maturité de la culture (Figure 5C).

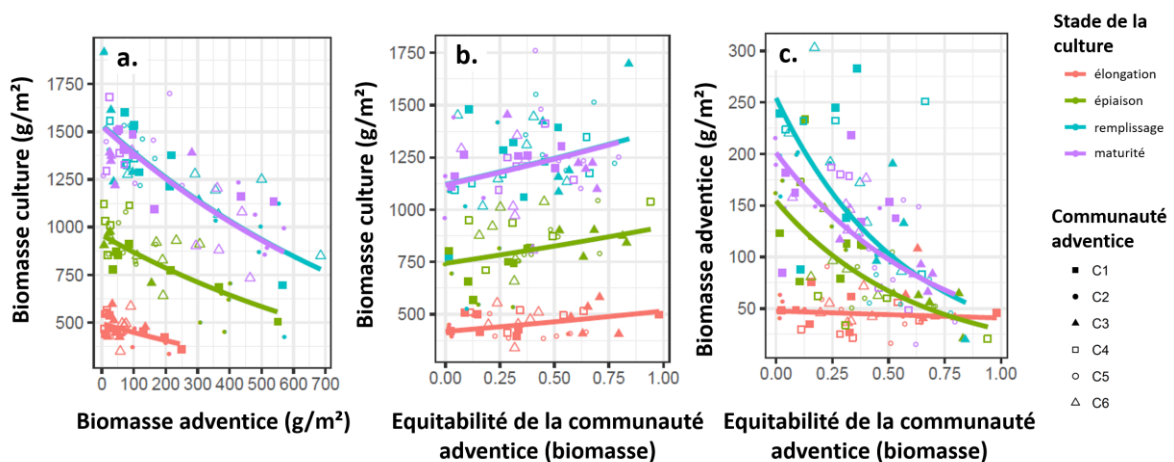


Figure 5 : Relations entre (A) la biomasse adventice et la biomasse de la culture à quatre stades de la culture, (B) l'équitabilité de la communauté adventice calculée sur les données de biomasse et la biomasse de la culture à quatre stades de la culture, (C) l'équitabilité de la communauté adventice calculée sur les données de biomasse et la biomasse adventice à quatre stades de la culture.

3. Discussion

3.1 Toutes les communautés adventices ne sont pas nuisibles au rendement

Conformément aux travaux précédents sur la nuisibilité (Oerke, 2006 ; Cordeau et al., 2016), la perte de rendement moyenne calculée, ici en céréales, est de 30 % dans toutes les zones non désherbées, tandis qu'elle n'a pas été significative dans les zones où les adventices sont désherbées, que ce soit mécaniquement ou chimiquement. Cela confirme donc que la flore peut être nuisible à la production agricole et que la flore résiduelle qui a échappé au désherbage ou a levé après, ici, ne l'est pas. Cependant, cette perte de rendement moyenne masquait une grande variabilité. Notre hypothèse selon laquelle toutes les communautés adventices ne génèrent pas de pertes de rendement significatives a été validée. Quatre des six communautés adventices (C1, C2, C5 et C6) ont été capables de générer des pertes de rendement significatives allant de 19 à 56%. Prendre en compte l'identité de la communauté adventice dans l'analyse des pertes de rendement a permis d'améliorer le coefficient de détermination du modèle (*i.e.* de 0,68 à 0,83). Cela justifie la nécessité de ne pas simplement prendre en compte la présence ou l'absence d'adventices dans l'analyse des pertes de rendement, mais aussi la composition floristique des communautés.

La densité totale adventice des six communautés est un mauvais indicateur de l'impact sur le rendement, comme le souligne d'autres études (Colbach et Cordeau, 2018 ; Vuillemin et Cordeau, 2018 ; Vuillemin et al., 2018). Les quatre communautés capables de générer des pertes de rendement se caractérisaient par une densité initiale d'adventices de 47 à 147 plantes/m² et une proportion importante de vulpin de champs et/ou de gaillet grateron. Le fait que C1 et C5 aient généré des niveaux similaires de pertes de rendement (19-25%) alors que la densité des adventices était 77% plus élevée en C5 met en évidence un potentiel compétitif plus important de C1 par rapport à C5. En effet, C1 était essentiellement composé de vulpin des champs (51%), une espèce dont la phénologie est proche la culture (même période de germination, hauteur similaire, cycle légèrement plus court induisant une préemption des ressources) alors que C5 était principalement composée de véronique à feuilles de lierre (26%) et de pensée des champs (46%), deux espèces dicotylédones capables de terminer leur cycle avant la floraison de la culture (Angonin et al., 1996). De même, C2 (90 % de vulpin des champs) et C6 (30 % de vulpin des champs et 36 % de gaillet grateron) ont généré des niveaux similaires de pertes de rendement (51-56 %) même si la densité des adventices était 69 % plus élevée dans C2. Cela met en évidence le potentiel compétitif plus important du gaillet grateron par rapport au vulpin de champ. En effet, le gaillet grateron se caractérise par une masse de graines plus importante, un indice de nitrophilie plus élevé, une surface foliaire spécifique, une hauteur plus grande (grâce à son caractère grimpant) et un cycle de vie plus long que le vulpin des champs, ce qui lui confère un avantage en termes d'implantation et d'acquisition de ressources (Mariotte, 2014 ; Bennett et al., 2016 ; Gibson et al., 2017).

En revanche, C5 et C6 présentent des densités initiales adventices presque identiques, mais C6 a entraîné une réduction du rendement en grains deux fois plus importante (19 contre 51%). Cela suggère des différences dans les valeurs des caractères compétitifs entre les deux communautés (Mariotte, 2014; Aschehoug et al., 2016 ; Bennett et al., 2016 ; Funk et Wolf, 2016) et renforce une nouvelle fois l'idée que les seuils de densité des adventices n'ont pas de valeur générique (Coble, 1992 ; Swanton et al., 1999) et explique pourquoi ils ont eu des applications limitées (Wallinga et van, 1997 ; Munier-Jolain et al., 2002; Gherekhloo et al., 2010 ; Ali et al., 2013). La compétition entre culture et adventice se fait pour les ressources du milieu. Or ces ressources sont variables dans le temps (entre année) et l'espace (entre parcelles). Ainsi, les seuils de nuisibilité primaire directe n'ont pas de valeur quantitative mais uniquement une valeur indicatrice de l'importance agronomique des adventices. Ils sont très critiqués dans la littérature (Swanton et al., 1999). En effet, ils sont établis expérimentalement dans des situations bi-spécifiques (adventice-culture) et dans des contextes pédo-climatiques donnés qui ne traduisent pas l'ensemble de la variabilité spatiale et temporelle des ressources (Chiang, 1979). Dans la réalité, les parcelles agricoles peuvent héberger une grande diversité d'adventices à des stades de développement

très variables, et présentent de forts gradients de densité et une forte hétérogénéité spatiale (Hughes, 1989).

C1, C2 et C5 ont généré des pertes de rendement par une réduction du nombre d'épis par plante et du nombre de grains par épi, tandis que C6 a eu un impact sur toutes les composantes de rendement. Ces résultats suggèrent que C1, C2 et C5 ont concurrencé la culture jusqu'à la floraison, tandis que C6 a concurrencé la culture jusqu'au remplissage des grains (Satorre et Slafer, 1999). La question de savoir si la concurrence pour la lumière et/ou les ressources du sol a affecté ces composantes du rendement doit être étudiée plus en détail, en particulier dans les systèmes de culture à faible apport d'intrants dans lesquels les éléments nutritifs du sol pourraient être limitants (Angonin et al., 1996 ; Aschehoug et al., 2016).

Nous n'avons détecté aucune communauté adventice capable d'affecter les composantes du rendement déterminées plus tard dans la saison sans réduire d'abord le nombre d'épis par plante (Angonin et al., 1996 ; Gherekhloo et al., 2010). Ceci confirme que la compétition adventices/cultures débute avant la floraison des cultures (Zimdahl, 2007), qui est souvent considérée comme le stade critique de compétition adventices-cultures. Ces constats ont d'ailleurs justifié la définition d'une période critique où les cultures ne devraient pas être en compétition avec les adventices pour garantir leur potentiel de production (Welsh et al., 1999), mais elles suggèrent également que les adventices à levée tardive ne nuisent pas à la production l'année donnée (Wilson et Wright, 1990). La réduction du poids de 1000 grains générée par C6 pourrait refléter la capacité du gaillet grateron à grimper sur la culture, ce qui génère une compétition intense pour la lumière et les ressources du sol lors du remplissage des grains (Taylor, 1999 ; Bauer et al., 2011).

Le fait de se concentrer uniquement sur la biomasse des adventices échantillonnée en fin de saison pourrait limiter notre compréhension de la compétition adventices/cultures. La capacité d'une espèce à produire de la biomasse est souvent considérée comme un très bon indicateur de son effet compétitif (Colbach et Cordeau, 2018), mais certains traits (capacité à préempter les nutriments, architecture foliaire, etc.) peuvent également jouer un rôle important (Weigelt et al., 2007 ; Zimdahl, 2007 ; Mariotte, 2014 ; Aschehoug et al., 2016). Même s'il serait aisé de penser que la biomasse des adventices échantillonnée en fin de saison est le reflet de la compétition adventices/cultures tout au long du cycle de culture, elle ne permet pas de déterminer quelle composante du rendement a le plus contribué à réduire le rendement en grains. La biomasse des adventices à l'élongation de la tige et le pourcentage de perte d'épis par plante semblent positivement liés. Cependant, les relations observées en présence de la communauté adventice C3 semble s'écarter de ces relations, ce qui suggère que la biomasse aérienne des adventices ne permet pas de juger de tous les aspects de la compétition, tels que la complémentarité potentielle de niche entre la communauté adventice et le peuplement de la culture (Marshall, 2002 ; Weigelt et al., 2007 ; Smith et al., 2010 ; Funk et Wolf, 2016). Une grande diversité fonctionnelle de traits reflétant les stratégies écologiques des plantes pourrait expliquer pourquoi C3 a pu produire autant de biomasse sans avoir d'impact sur la culture (Cierjacks et al., 2016).

En revanche, l'absence de compétition adventices/cultures avec la communauté adventice C4 pourrait être attribuée à la faible densité initiale des adventices et à une culture compétitive (Guglielmini et al., 2017), se traduisant par une faible biomasse adventice à montaison. En outre, C6 présentait une biomasse adventice similaire à celle des autres communautés au moment du remplissage des grains et à maturité, mais était la seule communauté capable de réduire le poids de 1000 grains. Ce résultat laisse entendre qu'une meilleure compréhension de la relation entre compétition des adventices et les composantes du rendement ne devrait pas seulement reposer sur la biomasse des adventices mais aussi sur la façon dont elle se forme dans le temps (c'est-à-dire la forme des courbes de croissance) et dans l'espace (c'est-à-dire le port des plantes, la capacité à grimper, la hauteur maximale de la plante).

3.2 La diversité des adventices atténue les pertes de rendement

L'hypothèse selon laquelle une plus grande diversité d'adventices limite les pertes de rendement par une production moindre de biomasse adventice a également été validée. Néanmoins, il est important de noter qu'il n'a pas été possible de dissocier la biomasse adventice de l'équitabilité de la communauté adventice. Lorsque l'équitabilité des communautés adventices est élevée, la biomasse adventice est faible et l'effet compétitif des adventices sur les cultures est atténué. Par conséquent, nous n'avons pas pu vérifier si des communautés adventices plus diversifiées limitaient les pertes de rendement pour un même niveau de biomasse adventice, ce que nous considérerons comme un « véritable effet diversité ». Cependant, l'entropie quadratique de Rao calculée avec la biomasse adventice était positivement corrélée à la productivité des cultures même si aucune relation avec la biomasse des adventices n'a été détectée. Cela pourrait indiquer que, indépendamment de la biomasse de la communauté adventice, une plus grande diversité de traits au sein de la communauté adventice limite un chevauchement intense de niche écologique avec la culture et donc des pertes de rendement (Navas, 2012). L'augmentation de la richesse spécifique (nombre d'espèces) adventice n'a très probablement eu aucun effet sur la productivité des cultures ou sur la biomasse des adventices, car il est peu probable d'avoir beaucoup d'espèces adventices compétitives (*i.e.* mauvaises herbes) et localement (*i.e.* à l'échelle du quadrat) abondantes (Clements et al., 1993).

Conformément aux travaux de Cierjacks et al. (2016), nous avons mis en évidence une relation positive entre l'équitabilité (qu'elle soit calculée sur la biomasse ou la densité) et la productivité des cultures (biomasse) aux quatre stades de la culture. Ces résultats sont d'une importance considérable car ils soulignent le fait qu'il est possible d'observer des forts niveaux de productivité en céréales d'hiver en présence des communautés adventices diversifiées. Ces relations n'insinuent pas que les rendements élevés sont nécessairement associés à une forte diversité adventice (de forts rendements sont observés aussi sans adventice, ou à très faible densité et diversité), mais plutôt qu'en présence d'adventices, une forte équitabilité implique qu'aucune espèce adventice compétitrice, susceptible de générer des pertes de rendement, domine (Ferrero et al., 2017 ; Storkey et Neve, 2018). De même, une productivité élevée des cultures pourrait également être atteinte avec une forte densité d'adventices si celles-ci sont de faibles concurrentes (Wilson et Wright, 1990), comme dans le cas de la communauté C3.

3.3 Nouvelles implications pour la gestion des adventices

Avec cette étude, nous n'avons pas considéré les moyens d'obtenir une diversité d'adventice, mais plutôt les effets sur le rendement de cette diversité adventice (Adeux et al., 2019b) sélectionnée durant 17 ans par des pratiques diversifiées (Adeux et al., 2019a). L'étude démontre notamment une forte corrélation entre la diversité des communautés adventices observées dans l'hiver et celles observées aux quatre stades ultérieurs (montaison, épiaison, remplissage, maturité), et ce indépendamment du type de communautés (c'est-à-dire des espèces qui la compose), cette diversité « précoce » pouvant ainsi être indicatrice du devenir des communautés adventices plus tard en saison (Figure 6).

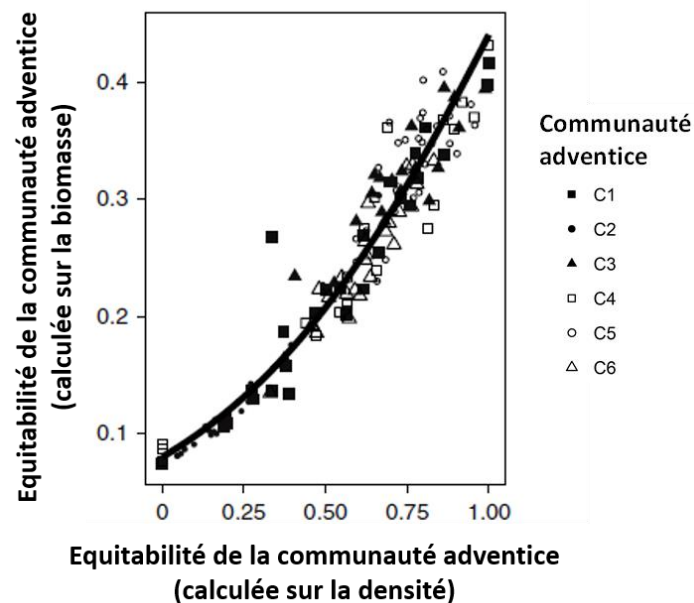


Figure 6 : Relation entre l'équitabilité de la communauté calculée sur la densité (évaluée en janvier) et l'équitabilité de la communauté adventice calculée sur la biomasse (aux 4 stades de la culture) dans les zones non désherbées.

La gestion des adventices doit donc tenir compte de la diversité des communautés adventices (en espèce et en caractéristiques biologiques). La gestion doit conduire à maintenir des communautés adventices équilibrées (Storkey et Neve, 2018), soit par la gestion spécifique et ciblée de l'espèce dominante (Ferrero et al., 2017), soit par la combinaison de pratiques qui favorisent la diversité des adventices sans en laisser une dominer (Adeux et al., 2019a ; Yvoz et al., 2020). Cependant, les pratiques actuelles de lutte contre les adventices permettent difficilement de cibler une espèce spécifique dans une communauté complexe (Storkey et Westbury, 2007), même si certaines matières actives ont des spectres très ciblés sur certaines espèces avec des effets faibles sur le reste de la communauté adventice. Du coup, la diversité des adventices devrait plutôt être favorisée indirectement en diversifiant les systèmes de culture (rotation des cultures (Weisberger et al., 2019), association de cultures, couvert ou pâturage (Palmer et Maurer, 1997)). Le bénéfice de cette diversification des systèmes de culture, au-delà de créer un habitat imprévisible (Cordeau et al., 2019), sera de favoriser un sol riche en ressources diversifiées (Smith et al., 2010), qui pourra potentiellement atténuer la compétition entre adventices et cultures (Menalled et al., 2020).

Selon le cadre théorique de l'assemblage des communautés végétales, mettre en œuvre une diversité de pratiques agricoles qui constitue une diversité de filtres, chacun peu sélectif, devrait permettre la persistance d'une communauté adventice diversifiée dont les niveaux de densité devraient limiter les pertes de rendement (Booth et Swanton, 2002). Néanmoins, une plus grande diversité d'adventices pourrait également favoriser le recrutement de quelques espèces problématiques, de sorte qu'une surveillance attentive serait nécessaire pour une gestion précoce et adaptée (Clements et al., 1993).

Notre étude n'a pris en compte que l'effet direct des adventices sur la culture (compétition), alors que les adventices non désherbées peuvent également augmenter les coûts de production, compliquer les opérations de récolte, réduire le prix de vente en polluant les produits récoltés ou compromettre la gestion à long terme des adventices en augmentant la banque de semences du sol (Cordeau et al., 2016 ; Cordeau et al., 2018 ; Cordeau et Schwartz, 2019). Il est crucial de rappeler ici que la flore adventice n'a pas impacté le rendement lorsqu'elle était désherbée, mais qu'elle a réduit le rendement de 19 à 56% en situation non désherbée, et ce pour 4 des 6 communautés adventices. Notre expérimentation a intégré des modalités sans désherbage précisément pour explorer un gradient de flore adventice (biomasse et densité) étant en mesure de générer des pertes de rendement, et non pour conclure que le désherbage

n'a aucune fonction. L'étude conclut que les pertes de rendements sont atténuées quand la diversité des adventices est élevée et qu'aucune espèce ne domine la communauté. Sur la base de ces résultats, nous ne préconisons pas de « ne pas désherber » (décision qui, appliquée seule, se traduirait par l'évolution rapide vers des communautés adventices dominées par quelques espèces générant des pertes de rendement), mais plutôt de reconcevoir les systèmes de culture vers plus de diversité de leviers de gestion, pour diversifier les communautés.

Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour confirmer la généralité de ces relations entre l'équitabilité des communautés adventices, leur biomasse totale, et la productivité de la culture. Il serait notamment important de valider au champ et dans des situations réelles (communautés sélectionnées par des pratiques) comme dans cette étude, et non sur des flores installées artificiellement) qu'il est possible ou non d'observer des communautés adventices équilibrées à forte biomasse totale. Bien que cela semble possible dans des conditions expérimentales, nous soutenons que de telles conditions sont rarement remplies dans la grande majorité des agroécosystèmes tempérés (Ferrero et al., 2017). Même si l'agriculteur observe à l'échelle de sa parcelle de nombreuses espèces qu'il juge problématiques (Cordeau et Schwartz, 2019), il est peu probable que toutes ces espèces coexistent à l'échelle d'un quadrat, échelle où la compétition se matérialise. De plus, même si de multiples espèces concurrentes sont présentes à cette échelle locale de la compétition, les traits des espèces interagissent avec l'environnement et une espèce peut être dominante une année et subordonnée l'année suivante (Mariotte, 2014 ; Funk et Wolf, 2016). Finalement, les espèces adventices concurrentes et dominantes peuvent réduire l'aptitude des espèces subordonnées à croître, dont l'abondance peut diminuer au fil du temps (Poggio et Ghersa, 2011 ; Armengot et al., 2017 ; Gibson et al., 2017).

Conclusion

Grâce à une description précise des communautés adventices naturellement assemblées par les pratiques agricoles et à l'analyse de leur effet sur les composantes du rendement dans le cadre d'une expérience pluriannuelle au champ, nous avons évalué que les pertes de rendement en céréales dues aux adventices n'étaient pas significatives en situation désherbée, étaient significatives en absence de désherbage (en moyenne -30%), étaient variables selon les communautés adventices observées (allant d'aucune perte significative à -56 %). Ces pertes de rendement peuvent être dues à des pertes sur différentes composantes de rendement selon les communautés adventices. De plus, l'étude indique que toutes les communautés adventices ne nuisent pas à la productivité des céréales. En outre, des niveaux élevés de diversité des adventices étaient associés à une faible biomasse adventice et à une réduction de l'effet compétitif sur la culture. Cette étude démontre qu'une productivité élevée des cultures et une grande diversité adventice peuvent être atteintes simultanément dans les céréales d'hiver. Ceci indique qu'une plus grande diversité de caractéristiques biologiques génère une intensité de compétition plus faible entre cultures et adventices, et donc moins de pertes de rendement. Ces relations n'insinuent pas qu'une forte diversité adventice est nécessaire pour atteindre des rendements élevés, car le potentiel de rendement peut être atteint aussi sans adventices. Cependant, en présence d'adventices, une forte équitabilité implique qu'aucune espèce adventice compétitrice, susceptible de générer des pertes de rendement, ne domine. D'autres études devront confirmer la généralité de ces résultats dans d'autres situations de production (selon les régions, les cultures, le pool d'espèces adventices, ...).

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier i) tous les membres du domaine expérimental INRAE d'Epoisses à Bretenière qui ont participé à mettre en œuvre l'essai au champ (dont Philippe Chamoy, Benjamin Pouilly et Pascal Farcy), ii) toutes les personnes qui ont participé au travail de terrain (dont Eric Vieren, Dominique Meunier, Gilles Louviot, Maiwen Abgrall, Justine Degenmann et la team Grenier avec Auxence

Baudron, Léa Grall, Marion Schwartz, Maude Angaud) et iii) toutes les personnes qui ont apporté leur contribution scientifique (dont Nathalie Colbach et Delphine Moreau). Guillaume Adeux a été financé durant sa thèse par le programme international en agrobiodiversité de la Scuola Superiore Sant'Anna, Pise (Italie) et accueilli par l'UMR Agroécologie - INRAE Dijon. Les auteurs reconnaissent le soutien financier du projet ANR COSAC (ANR-15-CE18-0007), du programme de recherche et d'innovation Horizon 2020 de l'Union européenne dans le cadre de la convention de subvention n° 727321 (IWM PRAISE), du programme français "Investissement d'Avenir" et du projet ISITE-BFC "Agroécologie en BFC" (contrat ANR-15-IDEX-03).

Références bibliographiques

- Adeux G., Giuliano S., Cordeau S., Savoie J.-M., Alletto L., 2017. Low-Input Maize-Based Cropping Systems Implementing IWM Match Conventional Maize Monoculture Productivity and Weed Control. *Agriculture* 7, 74.
- Adeux G., Munier-Jolain N., Meunier D., Farcy P., Carlesi S., Barberi P., Cordeau S., 2019a. Diversified grain-based cropping systems provide long-term weed control while limiting herbicide use and yield losses. *Agronomy for Sustainable Development* 39, 42.
- Adeux G., Vieren E., Carlesi S., Barberi P., Munier-Jolain N., Cordeau S., 2019b. Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nature Sustainability* 2, 1018-1026.
- Ali A., Streibig J.C., Andreasen C., 2013. Yield loss prediction models based on early estimation of weed pressure. *Crop Protection* 53, 125-131.
- Angonin C., Caussanel J.P., Meynard J.M., 1996. Competition between winter wheat and *Veronica hederifolia*: influence of weed density and the amount and timing of nitrogen application. *Weed Research* 36, 175-187.
- Armengot L., José-María L., Chamorro L., Sans F.X., 2017. *Avena sterilis* and *Lolium rigidum* infestations hamper the recovery of diverse arable weed communities. *Weed Research* 57, 278-286.
- Aschehoug E.T., Brooker R., Atwater D.Z., Maron J.L., Callaway R.M., 2016. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47, 263-281.
- Aschehoug E.T., Callaway R.M., 2015. Diversity Increases Indirect Interactions, Attenuates the Intensity of Competition, and Promotes Coexistence. *The American Naturalist* 186, 452-459.
- Bauer G., Klein M.-C., Gorb Stanislav N., Speck T., Voigt D., Gallenmüller F., 2011. Always on the bright side: the climbing mechanism of *Galium aparine*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278, 2233-2239.
- Bennett J.A., Riibak K., Tamme R., Lewis R.J., Pärtel M., 2016. The reciprocal relationship between competition and intraspecific trait variation. *Journal of Ecology* 104, 1410-1420.
- Booth B.D., Swanton C.J., 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50, 2-13.
- Botta-Dukát Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533-540.
- Cabanne F., Gaillardon P., Scalla R., 1985. Phytotoxicity and metabolism of chlortoluron in two wheat varieties. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 23, 212-220.
- Chiang H.C., 1979. General model of the economic threshold level of pest populations. *FAO Plant Protection Bulletin* 27, 71-73.
- Cierjacks A., Pommeranz M., Schulz K., Almeida-Cortez J., 2016. Is crop yield related to weed species diversity and biomass in coconut and banana fields of northeastern Brazil? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 220, 175-183.
- Clements D.R., Weise S.F., Swanton C.J., 1993. Integrated weed management and weed species diversity. *Phytoprotection* 75, 1-18.

- Coble H.D., Mortensen, D.A., 1992. The threshold concept and its application to weed science. *Weed Technol.* 6, 191-195.
- Colbach N., Cordeau S., 2018. Reduced herbicide use does not increase crop yield loss if it is compensated by alternative preventive and curative measures. *European Journal of Agronomy* 94, 67-78.
- Cordeau S., 2018. Nuisibilité des adventices : définitions, méthodes de quantification, et regard critique sur les connaissances actuelles. In: GIS GC-HP2E(Ed.), Les Rencontres Annuelles du GIS GC HP2E, 22 mars 2018, Paris.
- Cordeau S., Adeux G., Chamoy P., Farcy P., Munier Jolain N.M., 2019. On a les adventices qu'on mérite, mais ce n'est pas toujours mauvais signe ! Retour sur 17 ans d'essai INRA sur la réduction des herbicides. *Techniques Culturelles Simplifiées* 101, 11-16.
- Cordeau S., Chauvel B., Guillemain J.-P., 2018. Nuisibilité des plantes adventices : compétition pour les ressources, quantification des pertes de rendement et de qualité des récoltes. In: Chauvel, B., Darmency, H., Munier-Jolain, N., Rodriguez, A., (coord.), *Gestion durable de la flore adventice des cultures*. Éditions Quæ, Versailles (France), pp. 77-97.
- Cordeau S., Dessaint F., Denieul C., Bonin L., Vuillemin F., Delattre M., Rodriguez A., Guillemain J.P., Chauvel B., 2016. La nuisibilité direct des adventices en grandes cultures : quelles réponses nous apportent les essais désherbage ? In: AFPP (Ed.), 23e Conférence du COLUMA - journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, DIJON.
- Cordeau S., Schwartz M., 2019. Perception des adventices par les agriculteurs, conseillers, techniciens d'expérimentations et chercheurs en France. In: AFPP (Ed.), 24e Conférence du COLUMA - journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes - 3 au 5 décembre 2019, Orléans, France.
- Davis A.S., Renner K.A., Gross K.L., 2005. Weed seedbank and community shifts in a long-term cropping systems experiment. *Weed Science* 53, 296-306.
- Ferrero R., Lima M., Davis A.S., Gonzalez-Andujar J.L., 2017. Weed Diversity Affects Soybean and Maize Yield in a Long Term Experiment in Michigan, USA. *Frontiers in Plant Science* 8, 236.
- Foley J.A., Ramankutty N., Brauman K.A., Cassidy E.S., Gerber J.S., Johnston M., Mueller N.D., O'Connell C., Ray D.K., West P.C., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337.
- Freckleton R., Watkinson A.R., 2001. Asymmetric competition between plant species. *Funct. Ecol.* 15, 615-623.
- Funk J.L., Wolf A.A., 2016. Testing the trait-based community framework: Do functional traits predict competitive outcomes? *Ecology* 97, 2206-2211.
- Gherekhloo J., Noroozi S., Mazaheri D., Ghanbari A., Ghannadha M., Vidal R.A., Prado R.d., 2010. Multispecies weed competition and their economic threshold on the wheat crop. *Planta Daninha* 28, 239-246.
- Gibson D.J., Young B.G., Wood A.J., 2017. Can weeds enhance profitability? Integrating ecological concepts to address crop-weed competition and yield quality. *Journal of Ecology* 105, 900-904.
- Guglielmini A., Verdú A., Satorre E., 2017. Competitive ability of five common weed species in competition with soybean. *International Journal of Pest Management* 63, 30-36.
- Heap I., 1997. The occurrence of herbicide-resistant weeds worldwide. *Pesticide Science* 51, 235-243.
- Hughes G., 1989. Spatial heterogeneity in yield-weed relationships for crop-loss assessment. *Crop. Res.* 29, 87-94.
- Jordan N., Vatovec C., 2004. Agroecological Benefits from Weeds. In: Inderjit (Ed.), *Weed Biology and Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 137-158.
- Kleyer M., Bekker R., Knevel I., Bakker J., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., Van Groenendael J., Klimeš L., Klimešová J., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266-1274.
- MacArthur R., Levins R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101, 377-385.

- Malik N., Vanden Born W.H., 1988. The biology of canadian weeds. 86. *Galium aparine* L. and *Galium spurium* L. Canadian Journal of Plant Science 68, 481-499.
- Mariotte P., 2014. Do subordinate species punch above their weight? Evidence from above- and below-ground. New Phytologist 203, 16-21.
- Marshall E.J.P., 2002. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. Proceedings 12th EWRS Symposium, Wageningen, pp. 50-51.
- Menalled U.D., Bybee-Finley K., Smith R.G., DiTommaso A., Pethybridge S.J., Ryan M.R., 2020. Soil-Mediated Effects on Weed-Crop Competition: Elucidating the Role of Annual and Perennial Intercrop Diversity Legacies. Agronomy 10, 1373.
- Milberg P., Hallgren E., 2004. Yield loss due to weeds in cereals and its large-scale variability in Sweden. Field Crops Research 86, 199-209.
- Munier-Jolain N.M., Chauvel B., Gasquez J., 2002. Long-term modelling of weed control strategies: analysis of threshold-based options for weed species with contrasted competitive abilities. Weed Research 42, 107-122.
- Navas M.-L., 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. Weed Research 52, 479-488.
- Naylor R.E., 1972. The nature and consequence of interference by *Alopecurus myosuroides* Huds. on the growth of winter wheat. Weed Research 12, 137-143.
- Neve P., Barney J.N., Buckley Y., Cousens R.D., Graham S., Jordan N.R., Lawton-Rauh A., Liebman M., Mesgaran M.B., Schut M., Shaw J., Storkey J., Baraibar B., Baucom R.S., Chalak M., Childs D.Z., Christensen S., Eizenberg H., Fernández-Quintanilla C., French K., Harsch M., Heijting S., Harrison L., Loddo D., Macel M., Maczey N., Merotto Jr A., Mortensen D., Necajeva J., Peltzer D.A., Recasens J., Renton M., Riemens M., Sønderkov M., Williams M., 2018. Reviewing research priorities in weed ecology, evolution and management: a horizon scan. Weed Research 58, 250-258.
- Oerke E.-C., Dehne H.W., Schonbeck F., Weber A., 1994. Crop production and crop protection. Elsevier Science, Amsterdam, Netherlands.
- Oerke E., 2006. Crop losses to pests. Journal of Agricultural Science 144, 31-43
- Palmer M.W., Maurer T.A., 1997. Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. Journal of Vegetation Science 8, 235-240.
- Poggio S.L., Ghersa C.M., 2011. Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities. Weed Research 51, 241-249.
- Pollnac F.W., Maxwell B.D., Menalled F.D., 2009. Weed community characteristics and crop performance: a neighbourhood approach. Weed Research 49, 242-250.
- Rasmussen J., 1991. A model for prediction of yield response in weed harrowing. Weed Research 31, 401-408.
- Satorre E.H., Slafer G.A., 1999. Wheat: ecology and physiology of yield determination. CRC Press.
- Scheiner S.M., 2012. Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment edited by Anne E. Magurran and Brian J. McGill. The Quarterly Review of Biology 87, 254-254.
- Smith R.G., Mortensen D.A., Ryan M.R., 2010. A new hypothesis for the functional role of diversity in mediating resource pools and weed-crop competition in agroecosystems. Weed Research 50, 37-48.
- Storkey J., Neve P., 2018. What good is weed diversity? Weed Research 58, 239-243.
- Storkey J., Westbury D.B., 2007. Managing arable weeds for biodiversity. Pest Management Science 63, 517-523.
- Swanton C.J., Weaver S., Cowan P., Acker R.v., Deen W., Shrestha A., 1999. Weed thresholds: theory and applicability. Journal of Crop Production 2, 9-29.
- Swinton S.M., Buhler D.D., Forcella F., Gunsolus J.L., King R.P., 1994. Estimation of crop yield loss due to interference by multiple weed species. Weed Science 42, 103-109.
- Syswerda S.P., Robertson G.P., 2014. Ecosystem services along a management gradient in Michigan (USA) cropping systems. Agriculture, Ecosystems & Environment 189, 28-35.

- Taylor K., 1999. *Galium aparine* L. Journal of Ecology 87, 713-730.
- Vuillemin F., Cordeau S., 2018. Adventices du tournesol : la nuisibilité n'est pas linéaire. Perspectives Agricoles 454, 25-26.
- Vuillemin F., Denieul C., Cordeau S., 2018. Nuisibilité des adventices en colza : un rendement impacté par les fortes infestations. Perspectives Agricoles 458, 29-31.
- Wallinga J., van O., M., 1997. Level of threshold weed density does not affect the long-term frequency of weed control. Crop Protection 16, 273-278.
- Weigelt A., Schumacher J., Walther T., Bartelheimer M., Steinlein T., Beyschlag W., 2007. Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. Journal of Ecology 95, 53-64.
- Weisberger D., Nichols V., Liebman M., 2019. Does diversifying crop rotations suppress weeds? A meta-analysis. Plos One 14, e0219847.
- Welsh J., Bulson H., Stopes C., Froud-Williams R., Murdoch A., 1999. The critical weed-free period in organically-grown winter wheat. Annals of Applied Biology 134, 315-320.
- Westoby M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil 199, 213-227.
- Wilson B., Wright K., 1990. Predicting the growth and competitive effects of annual weeds in wheat. Weed Research 30, 201-211.
- Yvoz S., Petit S., Biju-Duval L., Cordeau S., 2020. A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities. European Journal of Agronomy 115, 126009.
- Zimdahl R.L., 2007. Weed-crop competition: a review. John Wiley & Sons.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL ou DOI).